

УДК 581.4

ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ МОДУЛЬ – ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Ю.А. Бобров

Вятский государственный гуманитарный университет, Киров

Обосновано введение нового уровня морфологического анализа побеговых систем растений. Проведён полный анализ побеговых систем двух видов сем. Ericaceae.

С введением М.-Ф. Prévost [2] термина модуль (article) в руках морфологов появился удобный инструмент для анализа побеговых систем растений. Созданные впоследствии классификации, расширявшие трактовку термина, значительно развили заложенные автором аналитические возможности этой категории. В настоящее время наиболее разработанной является система Н.П. Савиных [1], предусматривающая возможность морфологического анализа сложных структур на трёх иерархически соподчинённых уровнях – на уровне элементарного метамера (первая категория – элементарный модуль), целостного побега с детерминированным ростом (вторая категория – универсальный модуль) и системы, придающей своеобразие жизненной форме (третья категория – основной модуль). На каждом из выделенных уровней существуют реальные структуры, анализ которых позволяет успешно сравнивать побеговые системы отдельных видов, определяя возможный ход эволюционного процесса и механизмы частных приспособлений к условиям среды. В то же время в данной системе остаётся неохваченным ещё один естественный уровень, важный для анализа структур как древесных, так и травянистых растений сезонного климата. Этим уровнем является уровень элементарного побега.

В настоящей работе рассмотрим возможность использования этой категории модулей при анализе побеговых систем двух видов из семейства Вересковые (Ericaceae), представляющих вторую (протосомную) линию эволюции жизненных форм данного таксона.

В качестве модельных объектов взяты следующие виды:

- 1) одноцветка одноцветковая (*Moneses uniflora* (L.) A. Gray); жизненная форма – многолетнее вечнозелёное протосомное растение; ареал вида циркумбореальный, особи в целом приурочены к лесным (преимущественно темнохвойным) фитоценозам;
- 2) подбельник обыкновенный (*Hypopitys monotropa* Crantz); жизненная форма – многолетнее бесхлорофилльное протосомное растение; ареал вида циркумбореальный; особи приурочены к лесным фитоценозам.

Материал для анализа преимущественно был собран на территории Кировской области в различные сезоны 2001 – 2008 гг. Также был использован гербарный материал ряда региональных и центральных гербариев, в том числе LE, MW, VLA. Всего проанализировано несколько десятков тысяч экземпляров.

Целостное растение особей этих видов представлено совокупностью двух частей – многолетней протосомной части, располагающейся в почве и выполняющей функции вегетативного размножения, субстрата для внедрения микосимбионта (следовательно, косвенно–минерального и органического питания) и банка инициальных почек побегов, и многолетней (у одноцветки) или однолетней (у

подъельника) побеговой части, выполняющей функции семенного размножения и воздушного питания (последнюю – только у одноцветки). Корневая часть всегда отсутствует.

Побеговые системы растений обоих видов обычно представлены одиночными почвенными и почвенно-воздушными побегами, причём основную часть побеговой системы составляют последние. У одноцветки иногда, а у подъельника обычно в побеговой системе присутствуют системы побегов, в редких случаях также с включением воздушных побегов. Все побеги независимо от места расположения их инициальных почек отмирают после цветения и плодоношения полностью; корневища в побеговых системах этих видов всегда отсутствуют.

Проанализируем побеговые системы модельных видов на выделенных нами четырёх уровнях – основном, универсальном, промежуточном и элементарном модулях.

Наиболее обычная структура на уровне основного модуля одноцветки – это парциальный побег, почвенно-воздушный олигоциклический монокарпический. После цветения побег постепенно отмирает с терминального конца (от ложнотерминального цветка). Побег формируется в течение 3 – 5 лет (иногда дольше, что связано с характером субстрата), а затем примерно столько же лет отмирает. В редких случаях на этом уровне формируется иной тип структуры – парциальный куст обычно двух порядков ветвления. Это происходит в случае отмирания апикальной меристемы материнского побега и активации пазушной почки его надземной части. При развитии дочернего побега оставшаяся часть материнского побега выше места возникновения дочернего отмирает. Развитие нового побега не отличается от типичного – после цветения и плодоношения он полностью отмирает.

У подъельника на уровне основного модуля также обычен парциальный побег, почвенно-воздушный моноциклический монокарпический. Его отмирание начинается, однако, с базального конца, а не с терминального и продолжается в течение нескольких недель. Чаше, чем у одноцветки, у подъельника формируются на этом уровне парциальные кусты, также обычно двух порядков ветвления. При этом формирование дочернего побега индуцируется гибелью апикальной меристемы материнского, но в отличие от одноцветки в рост трогается обычно пазушная почка подземной части побега. Парциальные кусты с участием воздушных побегов (т. е. когда инициальной почкой дочернего побега является почка надземной части материнского) встречаются так же редко, как и у одноцветки.

Таким образом, на уровне основного модуля наиболее обычной структурой для обоих видов является парциальный побег; очень редко у одноцветки и достаточно часто у подъельника на этом уровне присутствует иная структура – парциальный куст (обычно не более двух порядков ветвления). Формирование дочернего побега в кусте у одноцветки начинается из почек надземной, а у подъельника – подземной части материнского побега. В обоих случаях парциальный куст – моноазий, возникающий в ответ на травму апекса материнского побега.

На следующем уровне – универсального модуля – основная структура одноцветки – это почвенно-воздушный олигоциклический монокарпический побег. Он нарастает практически вертикально; подземная часть представлена максимально 1 – 3 метамерами. Число входящих в него элементарных побегов чётко не определено: в зависимости от скорости роста субстрата вверх могут формироваться от 2 – 3 до 10 – 12 таких побегов, обычно – 3 – 4. Последний элементарный побег в составе монокарпического – вегетативно-генеративный.

Кроме основного типа побега иногда присутствуют иные структуры: почвенные моноциклические побеги с неполным циклом развития, почвенно-воздушные побеги различной цикличности с неполным циклом развития, воздушные побеги различной цикличности с неполным циклом развития, воздушные монокарпические побеги различной цикличности. Все они являются вспомогательными факультативными

элементами побеговой системы, появляющимися только в результате травматических процессов.

У подбельника на этом уровне побег представлен почвенно-воздушным моноциклическим монокарпическим побегом. Побег нарастает практически вертикально; подземная часть такого побега значительно развита (особенно по сравнению с таковой у одноцветки) и представлена 10 – 20 метамерами.

Как и у одноцветки, в результате травматических процессов на этом уровне могут появляться и иные структуры: почвенные моноциклические побеги с неполным циклом развития, почвенно-воздушные моноциклические побеги с неполным циклом развития, воздушные моноциклические побеги с неполным циклом развития, воздушные моноциклические монокарпические побеги. В целом они отмечаются значительно чаще, чем эти же структуры у одноцветки.

Таким образом, основной структурой на уровне универсального модуля у модельных видов является почвенно-воздушный монокарпический побег олигоциклический (у одноцветки) или моноциклический (у подбельника). Кроме этого могут существовать ещё четыре типа побегов, в том числе один монокарпический. Они появляются как результат травмы апикальной меристемы материнского побега и чаще отмечаются у подбельника.

На уровне промежуточного модуля разнообразие структур у одноцветки значительное. Типичными являются следующие три типа побегов:

1) из инициальной почки протосомной части обычно формируется почвенно-воздушный вегетативный анизотропный элементарный побег; на нём расположены нефотосинтезирующие (в подземной части) и фотосинтезирующие (в надземной части) листья низовой формации и фотосинтезирующие листья срединной формации;

2) выше по побегу расположен один или несколько воздушных вегетативных изотропных элементарных побегов; в основании этих побегов находятся фотосинтезирующие листья низовой формации, а на верхушке – фотосинтезирующие листья срединной формации;

3) на верхушке монокарпического побега располагается воздушный вегетативно-генеративный изотропный элементарный побег; в его основании находятся фотосинтезирующие листья низовой формации, а на верхушке – несколько фотосинтезирующих листьев верховой формации, незначительно отличающихся от первых; в пазухе одного из таких листьев расположен одиночный цветок.

Кроме этих трёх отмечается и ещё один вариант базального элементарного побега – почвенный вегетативный анизотропный элементарный побег; он формируется в ряде случаев осенью, а терминальная почка его трогаётся в рост на следующую весну. На этом побеге располагаются только нефотосинтезирующие листья низовой формации.

У подбельника на уровне промежуточного модуля обычной структурой является почвенно-воздушный вегетативно-генеративный изотропный элементарный побег; на нём расположены только нефотосинтезирующие листья как низовой (в подземной и в основании надземной части), так и верховой формации. Внешне они практически не различимы. В пазухах листьев верховой формации находятся одиночные цветки. Ещё одной (достаточно редко встречающейся) структурой с законченным ростом является воздушный вегетативно-генеративный изотропный элементарный побег. Его структура не отличается от структуры надземной части описанного выше элементарного побега.

Таким образом, общей структуры у модельных видов на уровне промежуточного модуля выделить не представляется возможным. У одноцветки есть три основных и один дополнительный тип элементарных побегов, у подбельника – один основной и один дополнительный.

На уровне элементарного модуля разнообразие структур – элементарных метамеров – у одноцветки также велико. Всего можно выделить девять их типов:

- 1) плагитропный метамер с удлинённым междуузлем и нефотосинтезирующим листом низовой формации;
- 2) ортотропный метамер с удлинённым междуузлем и нефотосинтезирующим листом низовой формации;
- 3) ортотропный метамер с удлинённым междуузлем и фотосинтезирующим листом срединной формации;
- 4) ортотропный метамер с укороченным междуузлем и фотосинтезирующим листом срединной формации;
- 5) ортотропный метамер с удлинённым междуузлем и фотосинтезирующим листом низовой формации;
- 6) ортотропный метамер с укороченным междуузлем и фотосинтезирующим листом низовой формации;
- 7) ортотропный метамер с удлинённым междуузлем и фотосинтезирующим листом верховой формации;
- 8) ортотропный метамер с удлинённым междуузлем, фотосинтезирующим листом верховой формации и одиночным цветком в его пазухе;
- 9) ортотропный метамер с укороченным междуузлем, фотосинтезирующим листом верховой формации и одиночным цветком в его пазухе.

На этом уровне у подбельника разнообразие структур значительно меньше:

- 1) ортотропный метамер с укороченным междуузлем и нефотосинтезирующим листом низовой формации;
- 2) ортотропный метамер с удлинённым междуузлем и нефотосинтезирующим листом низовой формации;
- 3) ортотропный метамер с удлинённым междуузлем, нефотосинтезирующим листом верховой формации и одиночным цветком в его пазухе;
- 4) ортотропный метамер с укороченным междуузлем, нефотосинтезирующим листом верховой формации и одиночным цветком в его пазухе.

Также возможно существование пятого типа – ортотропного метамера с удлинённым (укороченным) междуузлем и нефотосинтезирующим листом верховой формации. Однако в связи с трудностью дифференцировки этих двух типов листьев обнаружить такой тип метамера не представляется возможным.

Таким образом, единого типа структуры на этом уровне, как и на предыдущем, нет, основные отличия связаны с характером боковых органов. У одноцветки присутствуют девять типов элементарных метамеров против четырёх типов таких структур у подбельника.

Анализируя структуры, все выделенные на всех четырёх уровнях, нетрудно заметить, что на уровне основного модуля структура (как типичная, так и дополнительная) у обоих видов одинакова. Различия сводятся к месту возникновения дочернего побега при формировании монохазия. На уровне универсального модуля основная структура имеет только количественные различия; дополнительные структуры одинаковые, но различаются частота их встречаемости – у подбельника они отмечаются чаще. Некоторые отличия отмечены также в структуре – подземная часть этого побега у подбельника выражена сильнее.

Значительные отличия есть только на уровне двух последних модулей. На уровне промежуточного модуля у одноцветки отмечены четыре типа элементарных побегов, у подбельника – только два, причём второй встречается крайне редко. Ещё более разительны различия на уровне элементарного модуля: девять типов у одноцветки и четыре (пять) типов у подбельника.

Признавая в этой части семейства в качестве основной эволюционной линии путь преобразования структур от автотрофных растений к гетеротрофным, отмеченные явления можно объяснить следующим образом:

1) основной модуль как наиболее консервативная структура несёт черты того возрастного состояния предковой формы, которая закрепилась в качестве основной в данной линии эволюции; более частая встречаемость монохазия у подбельника, по-видимому, связана с меньшей степенью апикального доминирования, что является адаптационным признаком, компенсирующим меньшую защищённость апексов побегов;

2) универсальный модуль отражает две основные черты данной эволюционной линии: во-первых, ускорение развития всей генеративной структуры, а следовательно, уменьшение цикличности побега; во-вторых, геофилизация базовой структуры (протосомной части), следствием которой явилось увеличение доли подземной части побега;

3) промежуточный модуль показывает, что в отсутствие воздушного питания происходит уменьшение разнообразия элементарных побегов – выпадение всех фотосинтезирующих побегов;

4) элементарный модуль также показывает наметившуюся тенденцию к унификации структур: единственный тип элементарного побега, который сохранился у подбельника, составлен практически одинаковыми элементарными побегами; даже для боковых структур характерна тенденция к однообразию – листья низовой и верховой формации практически неотличимы.

Таким образом, использование представления о модульной организации побегового тела растения и системы иерархически соподчинённых модулей позволяет успешно анализировать побеговые системы и выдвигать аргументированные предположения о направлениях и способах эволюционных преобразований морфологических структур разного ранга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1) Савиных Н.П. Модули у растений // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 95 – 96.
- 2) Prévost M.F. Architecture de quelques Apocynacees ligneuses // Mem. Soc. Bot. Fr. 1967. V. 114. P. 24 – 36.

INTERMEDIATE MODULE – AUXILIARY LEVEL OF MORPHOLOGICAL ANALYSIS

Yu.A. Bobrov

Vyatka State University of Humanities, Kirov

In the article putting into morphology new level of shoot's systems' morphological analysis of plants is substantiated. Full analysis of shoot systems of two species from family Ericaceae is made.