



УДК 581.4: 582.951.64

МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ И ЕЕ ПОСЛЕДСТВИЯ

НАТАЛЬЯ САВИНЫХ

Аннотация. Формирование в структуре цветкового растения трех категорий модулей (элементарного, универсального и основного) обеспечивает им следующие преимущества: 1) широкий спектр элементов для построения тела; 2) высокую степень автономизации частей – универсальных и основных модулей; 3) возможность существования в виде монокарпиков-однолетников и поликарпиков-однолетников вегетативного происхождения; 4) интеграцию особей и их частей в среду; 5) успешное существование в конкретных не всегда оптимальных условиях обитания.

Ключевые слова: модуль, элементарный модуль, универсальный модуль, основной модуль, основная биоморфа, монокарпики, поликарпики, однолетники вегетативного происхождения, поливариантность развития

Вятский государственный гуманитарный университет, естественно-географический факультет, кафедра биологии, ул. Ленина 198, г. Киров, 610007, Россия; botany@vshu.kirov.ru

Растения из-за своей относительной неподвижности в пространстве способны неограниченно расти с регулярным обновлением однотипных структур и утратой старых отмирающих частей. Как известно, в ходе адаптивной эволюции наибольшими преимуществами обладают организмы, имеющие в составе своего тела большее число однотипных элементов. У растений, как модульных организмов, такие элементы представлены отдельными метамерами в составе побегов и их систем: ветви от ствола, парциальные кусты, побеги формирования, стволы кустарников и т.д. (Савиных и Бобров 2008). Мы (Савиных и Мальцева 2008) оценили многообразие структурных элементов тела цветкового растения – модулей с позиции философских категорий «сущность» и «явление». Сущность модуля определяется временем и способом его формирования, явление – структурой, которой он представлен.

Модули как структуры очень разнообразны. При этом их можно сгруппировать в систему соподчиненных элементов определенного ранга. Ранг системы мы и определяем через «модуль» как категорию – таксономическую единицу

в иерархии структурных элементов тела растения. Элементарный модуль (ЭМ), какого бы он ни был строения, – структурный элемент универсального модуля – УМ (видоспецифичного в свою очередь); совокупность универсальных модулей формирует основной модуль (ОМ). Поэтому считаем, что категорий модулей у цветковых растений всего 3: элементарный, универсальный и основной. Конкретных проявлений каждой категории модулей у цветковых растений множество. Модуль как категория подобен таксону в систематике организмов и по сущности, и по содержанию.

Типы модулей в структуре растения заложены генетически. Поэтому они как структурные элементы тела растения определяют морфологический критерий вида, его видоспецифичность. Последовательность формирования модулей в морфогенезе (на уровне органов – побегов) и в онтогенезе (на уровне целой особи) также определены генетически. Однако число их регулируется как внутренними, так и внешними факторами. Внутренние факторы определяют тип, в основном элементарного и универсального, модулей в онтогенезе растения. На начальных этапах развития, в прегенеративный период,

формируются лишь вегетативные модули. ЭМ в это время различаются по типу листьев (семядоли, листья так называемого ювенильного типа, листья срединной формации и т.п.) и длине междоузлий. Число УМ изменяется от одного в начале прегенеративного периода, обычно до нескольких – в конце этой стадии онтогенеза. И только по достижении ассимилирующей поверхностью площади, достаточной для успешной репродукции, у растений формируются вегетативно-генеративные или генеративные и элементарные, и универсальные модули. То же проявляется и в развитии вегетативно-генеративных УМ: части цветка и соцветия не сформируются раньше элементарных модулей с листьями срединной формации.

Внешние факторы регулируют тип и число модулей: в определенных условиях формируются те модули, которые обеспечат растению существование в данный момент, и столько, сколько в этих условиях возможно быть. Это, на наш взгляд, является онтогенетической основой наличия и в полном смысле обеспечивает морфологическую поливариантность развития (Савиных 2006б, 2007б). Взаимное влияние внешних и внутренних факторов через формирование разных типов модулей, особенно вегетативных и вегетативно-генеративных, реализуется в поливариантности темпов развития, разном ходе онтогенеза: полный, сокращенный, обрывающийся (терм. по: Жукова 1995) у особой одного вида и обеспечивают им существование в конкретных условиях среды.

В ходе приспособительной эволюции более всего способны к изменениям отдельные метамеры и их части – ЭМ: лист, стебель (междоузлие и узел) и почка. Это прекрасно проиллюстрировано в известной статье Т.И. СЕРЕБРЯКОВОЙ (1983) о метаморфозах у растений. Спектр элементарных модулей у цветковых растений чрезвычайно разнообразен: междоузлия могут быть длинными и короткими, тонкими и утолщенными, иногда – значительно, разными по длительности жизни; листья

варьируют от типичных для вида листьев срединной формации до катафиллов и других переходных форм, брактей и даже полностью редуцируются; боковые структуры также различны: почки – не только по числу метамеров в их составе, наличию покровов, составу, но и по длительности периода покоя; или развившиеся из них, как силлептические, боковые побеги (соцветия или вегетативные), цветки.

На основании обобщения данных и анализе строения отдельных побегов, особенно у трав, сформировалось представление о монокарпических побегах, как однажды цветущих и дифференцированных на структурно-функциональные зоны (СЕРЕБРЯКОВ 1952; TROLL 1964). Показано, что эти УМ можно признать наивысшей формой специализации структурных элементов у трав (САВИНЫХ 1981; SAVINUKH 2003). W. TROLL (1964 и др.) описал структурно-функциональные зоны в строении монокарпических побегов: возобновления, средняя торможения, обогащения и главного соцветия. Позднее Л.С. МУСИНА (1976) определила базальный участок геофильной части монокарпического побега до зоны возобновления, за счет которого растение занимает пространство, как нижнюю зону торможения, а И.В. БОРИСОВА и Г.А. ПОПОВА (1990) отметили еще и верхнюю зону торможения (часть побега между зоной обогащения и главным соцветием). У побегов некоторых растений (*Veronica gentianoides* Vahl.) выделяется скрытогенеративная зона – участок побега с неразвившимися соцветиями (САВИНЫХ 1998, 2006а).

Очевидно, что, не обладая модульной организацией с обусловленным ею формированием в течение жизни большого числа однотипных элементов, цветковые растения вряд ли смогли бы иметь такой спектр структурных элементов в составе своего тела.

Монокарпические побеги трав обладают высокой степенью автономности. Независимость отдельных модулей, как

справедливо показано Н.Н. Марфениным (1999), является важнейшим экологическим следствием модульной организации у животных. Монокарпические побеги со своей собственной поверхностью воздушного и почвенного питания, репродуктивной сферой обеспечивают основные функции живого (обмен веществ и саморепликацию), а также самоподдержание организма в целом в виде запаса веществ в геофильных частях побегов и ежегодного возобновления растений после периода покоя за счет почек зоны возобновления. Даже в том случае, когда побеговые системы формируются из ди- и олигокарпических, обычно плагиотропных у трав, побегов, а большая часть последних является конструктивной и входит в состав многолетнего тела растения, им свойственна структурно-функциональная зональность, как у *Veronica officinalis* L. (Савиных 1978, 2006а). Очевидно, что и эта важнейшая адаптация растений – автономность составляющих биоморфу элементов – смогла возникнуть благодаря модульной организации этих организмов.

В структуре растения закономерно повторяются и более сложные, чем УМ, элементы – основные модули. Как справедливо указывали М. БИГОН, Дж. ХАРПЕР и К. ТАУНСЕНД (1989), для того, чтобы понять развитие организма, необходимо познать рождение и смерть каждого модуля. Развитие ОМ, как и развитие отдельного побега (УМ), проходит в определенной последовательности – по собственной программе развития, которую у травянистых многолетников мы определили как архитектурную модель. На сегодняшний день можно, на мой взгляд, по строению основного модуля и числу их в структуре основной биоморфы – строению растения в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии обозначить следующие архитектурные модели (АМ)¹ у трав (Савиных 2012):

АМ1: Основной модуль (ОМ) один. Модель побегообразования (МП) – симподиальная длиннопобеговая, симподиальная полурозеточная, моноподиальная розеточная. Это

стержнекорневые и плотнокустовые травы.

Основные модули чаще сменяются в онтогенезе особи. Именно они формируются на основе главной оси последовательно в ходе онтоморфогенеза. В зависимости от строения основного модуля можно выделить следующие АМ.

АМ 2: ОМ – парциальный куст с геофильным участком формирующего этот куст исходного побега (в составе особи – коммуникационное корневище). МП преимущественно длиннопобеговая симподиальная. По этой АМ формируются многие длиннокорневищные травы.

АМ 3: ОМ – симподий-монохазий из розеточных побегов. МП симподиальная розеточная. Биоморфы высокогорных стелющихся трав.

АМ 4: ОМ – симподий-монохазий из удлинённых побегов с геофильными участками. Биоморфы длиннокорневищных растений, корневища гипогеегенные.

АМ 5: ОМ – моноподиальная побеговая система. МП – моноподиальная длиннопобеговая плагиотропная. Биоморфа – стелющиеся и ползучие растения с интеркалярными соцветиями.

АМ 6: ОМ – моноподий со специализированными вегетативно-генеративными побегами. МП моноподиальная длиннопобеговая со специализированными вегетативно-генеративными побегами. Биоморфа – длиннокорневищные растения с гипогеегенными корневищами

АМ 7: ОМ – симподий-монохазий из полурозеточных побегов. МП симподиальная полурозеточная. Биоморфа – короткорневищные и каудексовые растения.

Таким образом, автономность проявляется и на уровне более сложных побеговых систем.

¹ Склонна пока называть их по номерам – 1, 2, 3 и т.д.

Это свойственно вегетативно подвижным многолетним растениям и особенно водным и прибрежно-водным травам – поликарпикам, однолетникам или многолетникам вегетативного происхождения (Петухова и Савиных 2006, 2007; Савиных и др. 2012; Шабалкина и Савиных 2012 и др.). Ранняя морфологическая дезинтеграция при высокой степени специализации диаспор обеспечивает таким растениям практическое бессмертие.

Анализ модульной организации травянистых и древесных растений показал, что спектр ЭМ у травянистых растений шире, чем у древесных. Но у древесных биоморф шире спектр универсальных модулей. Так, в строении побеговых систем княжика сибирского – *Atragene sibirica* L. описано 14 вариантов побегов – УМ (Кузнецова 2007; Кузнецова и Савиных 2007).

В результате реализации внутренней биологической информации (генетически запрограммированной программы развития УМ и ОМ) в конкретных условиях среды в каждом отдельном случае образуется столько и таких (в количественном отношении) модулей всех категорий, сколько в этих условиях возможно быть. Это определяет поливариантность развития особей в понимании Л.А. Жуковой (Жукова 1995; Савиных 2012 и др.), что позволяет растению наилучшим способом освоить среду и успешно существовать в данных, не всегда оптимальных условиях. Это свойство растений также обусловлено модульной организацией.

Обсуждение исходной жизненной формы цветковых растений с позиции модульной организации позволило нам сделать следующие заключения (Савиных 2007а). Многие ботаники характеризуют дерево как высокое растение с одним стволом, кроной, четко отграниченными репродуктивными структурами, а траву – как ежегодно возобновляющуюся после периода покоя с недолго живущими наземными побегами. Не развеяли эти образы даже описания 24 архитектурных моделей тропических деревьев (HALLÉ *et al.* 1978), биоморфы

«многоствольное дерево» (Чистякова 1978, 1979), моделей побегообразования и их вариантов у трав (Серебрякова 1977, 1987 и др.; Савиных 2012), признание генетической программы формирования побеговых систем. Сравнение последних у разных биоморф с позиций модульной организации и системного подхода показало:

1. И древесные, и травянистые растения образованы сходными структурными элементами:

1.1. ЭМ у цветковых растений однотипны.

1.2. У многих древесных биоморф, ползучих многолетних трав и длиннопобеговых однолетников вегетативного происхождения УМ – недифференцированные на зоны олигоциклические побеги с интеркалярными соцветиями. Все вегетативные части и оси соцветий конструктивны. Сезонны лишь парциальные соцветия. ОМ – системы побегов 3-4-х порядков ветвления. С позиции представлений о генеративизации (Хохряков и Мазуренко 1996) – это 1 биоморфотип.

1.3. У УМ ряда деревьев, побегов ветвления кустарников, ортотропных и анизотропных побегов наземных сезонных трав ЭМ появляются в генетически запрограммированной последовательности, формируя монокарпический побег. Степень генеративизации таких древесных растений также невелика, у трав она выше из-за вовлечения большей части УМ в репродукцию. Первые по-прежнему относятся к 1 биоморфотипу, последние – к 3: исчезающе-пульсирующие растения с конструктивными небольшими базальными участками побегов. На основе этого УМ – монокарпического побега – возможно появление принципиально новых ОМ: парциальных кустов и др., по-видимому, гомологичных ОМ растений первого биоморфотипа. Иногда они значительно удалены друг от друга, что обеспечивает вегетативное разрастание, а при морфологической дезинтеграции – и вегетативное размножение. Еще более эта тенденция проявляется у гидрофитов,

особенно столонно-розеточных однолетников вегетативного происхождения (Петухова и Савиных 2006), ОМ которых также обладает всеми свойствами целого растения.

1.4. Древесные растения, многолетние травы по числу ОМ – организмы мультимодульные, однолетники вегетативного происхождения – мульти- и мономодульные, монокарпики – мономодульные.

2. Накопление модулей на одной оси у взрослого растения приводит к противоречию между необходимостью и способностью нарастания. Разрешение его возможно несколькими путями:

2.1. Отмирание с верхушки и образование побеговых систем из спящих почек.

2.2. Сочетание разных способов нарастания главной и боковых осей (некоторые тропические деревья и моноподиально-розеточные травы), увеличивающее объем кроны деревьев и вегетативное разрастание трав.

2.3. Распад системы с последующим ее воспроизведением путем накопления УМ без значительных структурных перестроек последних у растений с плагиотропными побегами. Такая система способна к бесконечному существованию из-за изменения внутренних взаимодействий ее элементов с одновременным приближением питающих органов (корней) к меристеме побега.

2.4. Последовательное воспроизведение элементов системы путем закономерного образования ОМ из спящих почек (кустарники, полукустарники, кустарнички, полукустарнички).

2.5. Качественные изменения элементов системы и создание на этой основе принципиально нового целого – МК. Специализация частей УМ сопровождается разнообразными его изменениями, поливариантностью, преобразованием всего целого с появлением новых ОМ у многочисленных биоморф наземных, водных и прибрежно-водных травянистых поликарпиков.

Поэтому, характеризуя исходную биоморфу цветковых растений следует, по-видимому, оценивать, прежде всего, побегообразование. Исходное растение было, без сомнения, метамерным. Спектр ЭМ его вряд ли отличался от такового у современных цветковых. УМ нарастали моноподиально, и, в связи с этим, большая часть их была конструктивной. Назвать этот тип побегообразования с учетом преимущественного представления подобных побеговых систем у современных покрытосеменных иначе как древесным, вряд ли, возможно, хотя подобные структурные элементы есть и у отдельных трав. На какой стадии остановился процесс накопления УМ и ОМ у исходной формы, сказать трудно, но, если у этого растения побеги были ортотропными, вряд ли оно было не древесным растением по стратегии своего роста.

По-видимому, формирование в структуре цветковых растений трех категорий модулей обеспечило им наибольшие преимущества в распространении по всем средам жизни, поскольку в ходе приспособительной эволюции сформировался обширный спектр элементарных структур для формирования тела; повысилась автономность отдельных модулей, стало возможным существование растений в виде монокарпиков-однолетников и поликарпиков – однолетников вегетативного происхождения из-за выполнения функций целого организма его частью; успешное существование растений в конкретных, не всегда оптимальных условиях за счет поливариантности развития. Эволюционные изменения биоморф также были обусловлены этими преимуществами и играли определенную роль в этих процессах.

Цитируемые источники

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989.** Экология: особи, популяции и сообщества. Т. 1. Мир, Москва.
- Борисова И.В., Попова Г.А. 1990.** Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав. *Ботан. журн.* **75 (10):** 1420–1426.

- Жукова Л.А.** 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Ланар, Йошкар-Ола.
- Кузнецова С.Б.** 2007. Биоморфология княжика сибирского—*Atragene sibirica* L. (сем. Ranunculaceae). Дисс. ... канд. биол. наук. Сыктывкар.
- Кузнецова С.Б., Савиных Н.П.** 2007. Система побега ветвления княжика сибирского (*Atragene sibirica* L.). *Вестник Саратовского Государственного университета им. Н.И. Вавилова* 1: 38–42.
- Марфенин Н.Н.** 1999. Концепция модульной организации в развитии. *Журн. общ. биол.* 60 (1): 6–17.
- Мусина Л.С.** 1976. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 81 (6): 123–132.
- Петухова Д.Ю., Савиных Н.П.** 2006. Строение генеративных особей *Hydrocharis morsus-ranae* L. (сем. Hydrocharitaceae L.). *Гидробиотаника 2005 (Мат-лы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам, Борок, 11-16 октября 2005 г.):* 334–336.
- Петухова Д.Ю., Савиных Н.П.** 2007. Специфика столонно-розеточных гидрофитов на примере *Stratiotes aloides* L. (сем. Hydrocharitaceae). *Вестник Саратовского Государственного университета им. Н.И. Вавилова* 1: 55–58.
- Савиных Н.П.** 1978. Побегообразование и большой жизненный цикл *Veronica officinalis* L. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 83 (4): 123–133.
- Савиных Н.П.** 1981. Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.). *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 86 (5): 89–98.
- Савиных Н.П.** 1998. Розеточные травы в роде *Veronica* L. (Scrophulariaceae) и их происхождение. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 103 (3): 34–41.
- Савиных Н.П.** 2006а. Род Вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Изд-во ВятГУ, Киров.
- Савиных Н.П.** 2006б. Поливариантность развития растений как следствие модульной организации. В кн.: Воскресенская О.Л. (ред.), Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: 43–51. Изд-во МарГУ, Йошкар-Ола.
- Савиных Н.П.** 2007а. О модульной организации и исходной жизненной форме цветковых растений. *Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея:* 209–211.
- Савиных Н.П.** 2007б. Модульная организация растений. В кн.: Жукова Л.А. (ред.), Онтогенетический атлас растений. Т. 5: 15–34. Изд-во МарГУ, Йошкар-Ола.
- Савиных Н.П., Бобров Ю.А. (ред.).** 2008. Современные подходы к описанию структуры растения. Изд-во ВятГУ, Киров.
- Савиных Н.П., Мальцева Т.А.** 2008. Модуль у растений как структура и категория. *Вестник Тверского государственного университета. Серия Биология и экология* 9: 227–234.
- Савиных Н.П. (ред.).** 2012. Актуальные проблемы современной биоморфологии (Мат-лы II Всероссийского с международным участием школы-семинара, Киров, 3–6 мая 2012 г.). Изд-во ВятГУ, Киров.
- Савиных Н.П., Дегтерева О.П., Журавлева И.А., Чупракова Е.И., Шабалкина С.В.** 2012. Структурная поливариантность растений с позиции модульной организации. *Mod. Phytomorphol.* 1: 37–41.
- Серебряков И.Г.** 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. Сов. Наука, Москва.
- Серебрякова Т.И.** 1977. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 82 (2): 112–128.
- Серебрякова Т.И.** 1983. Метаморфоз растений: онтогенетический и эволюционный аспекты. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 89: 94–102.
- Серебрякова Т.И.** 1987. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав. В кн.: Серебрякова Т.И. и др. (ред.), Морфогенез и ритмы развития высших растений: 3–19. Изд-во МГПИ, Москва.
- Хохряков А.П., Мазуренко М.Т.** 1996. Генеративизация как один из путей эволюции высших растений. *Материалы IX Московского совещания по филогении растений:* 148–151.
- Чистякова А.А.** 1978. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 83 (2): 129–138.
- Чистякова А.А.** 1979. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 84 (1): 11–17.
- Шабалкина С.В., Савиных Н.П.** 2012. Биоморфология *Rorippa amphibia* (Brassicaceae). *Растительные ресурсы* 48 (3): 315–325.
- HALLÉ F., OLDEMAN R. A. A., TOMLINSON P. B.** 1978. Tropical trees and forests: An architectural analysis. Springer, Berlin.
- SAVINYKH N.** 2003. Biomorphology of veronicas of Russia and neighbouring states. *Wulfenia* 10: 73–102.
- TROLL W.** 1964. Die Infloreszenzen. B. 1. Gustav Fischer Verlag, Jena.

MODULAR ORGANIZATION OF FLOWERING PLANTS AND ITS CONSEQUENCE

NATALYA SAVINYKH

Abstract. Three categories of modules (elementary, universal and essential) development in the flowering plant give them the following advantages: 1) wide range of elements for the body construction; 2) a high degree of autonomy of parts – universal and essential modules; 3) possibility of the existence in the form of monocarpic annual plants and polycarpic annual plants of vegetative origin; 4) integration of individuals and their parts in the environment; 5) successful existence in specific not always optimal habitat conditions.

Key words: module; elementary module; universal module, essential module, the main biomorphe, monocarpic plants, polycarpic plants, annual plants of vegetative origin, multivariability of development

Vyatka State University of Humanities, Natural geography faculty, Department of Biology, 198 Lenin str., Kirov, 610007, Russia; botany@vshu.kirov.ru