



УДК 581.41

## ДЕЗИНТЕГРАЦИЯ КАК МОДУС МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

НАТАЛЬЯ П. САВИНЫХ

**Аннотация.** Морфологическая дезинтеграция оценена как модус морфологической эволюции, условие и адаптация растений к условиям биотопов с повышенной влажностью. Показано значение морфологической дезинтеграции и автономизации частей организма в этих условиях. Уточнены жизненные формы малолетних и однолетних водных и прибрежно-водных растений. Приведен спектр биоморф малолетников и однолетников вегетативного происхождения.

**Ключевые слова:** морфологическая дезинтеграция, адаптации растений, однолетники вегетативного происхождения, малолетники вегетативного происхождения, прибрежно-водные растения, водные растения, модусы морфологической эволюции

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

Растения, особенно семенные, являются модульными организмами – образованы структурами, повторяющимися в пространстве и во времени (Бигон и др. 1989). Главное последствие модульной организации (Марфенин 1999) – автономизация частей – независимость образующихся вновь элементов от уже существующих. У растений это проявляется в раннем формировании собственных ассимилирующих органов, корней и достаточно ранней репродукции. В результате сформированные в течение ограниченного промежутка времени элементы становятся способными выполнять все функции целостной живой системы. У разных биоморф эти автономные структуры образованы различными системами. Такими структурами у многолетних трав являются монокарпические побеги (Серебряков 1952; Troll 1964) – дифференцированные на структурно-функциональные зоны. Они формируются в течение разного времени: могут быть озимыми, моно-, ди-, олигоциклическими; и из разных структур. Это могут быть почки регулярного возобновления на корневищах, турионы разного типа: небольшие участки побегов прошлых лет, особенно у стелющихся и

ползучих трав, столонно-верхнерозеточные побеги, клубни, луковицы. Детально описаны эти структуры Т.Б. Батыгиной (Батыгина и Васильева 2002) при характеристике способов вегетативного размножения – сарментации – «...образовании отпрысков из верхушечной, боковых и придаточных почек на столонах, корневищах, корнях, которые после укоренения отделяются от материнской особи» (Батыгина и Васильева 2002: 110) и партикуляции – «...продольном расчленении растения, преимущественно его подземных органов, на отдельные живые части (партикулы), способные при отделении к самостоятельному существованию и развитию» (Батыгина и Васильева 2002: 113). Эти автономные структуры у растений разных биоморф в зависимости от морфологической целостности последних в течение разного времени находятся в составе исходного индивида. В результате формируются различные по степени воздействия на среду биоморфы: неявнополицентрические, моноцентрические, явнополицентрические и ацентрические (Воронцова и Серебрякова 1976; Шорина 1994). У столонообразующих растений, как у *Fragaria vesca* L., в ходе

онторморфогенеза закономерно чередуются две фенобиоморфы: явнополицентрическая (недолго живущий сложный индивид со столонно-розеточными побегами) и моноцентрическая – дочерние растения (Савиных и Бобров 2008).

Место и роль морфологической дезинтеграции – потери исходным организмом физиологической и морфологической целостности оказывает большое влияние на габитус растений. При этом мы поддерживаем представление Е.Л. Нухимовского (1997) о том, что партикуляция, как и сарментация – средство (точнее – способы), создающие возможность вегетативного размножения или непосредственно обеспечивающие его; процесс. Вегетативное размножение – результат этого процесса: увеличение числа особей в ценопопуляции.

Автономные структуры формируются в результате разных модусов морфологической эволюции (СЕРЕБРЯКОВА 1983): пролонгации (удлинения), аббревиации (обрыва), девиации (изменения) отдельных стадий как развития побега, так и онтогенеза растения в целом. Потеря морфологической целостности исходной особью при бесполом образовании потомков означает окончание ее (исходной особи) онтогенеза, но продолжающегося индивидуального развития в виде онтогенезов вегетативно возникших особей (рамет) многочисленных последующих поколений. При ранней морфологической дезинтеграции сокращается не только онтогенез конкретной исходной особи семенного происхождения, но и время формирования автономных структур, обеспечивающих тип биоморфы – основных модулей (Савиных 2013а). У вегетативно-подвижных растений, особенно в условиях с переменными условиями увлажнения, автономным становится отдельный монокарпический побег, как у видов рода *Rorippa* (ШАБАЛКИНА 2013) и многих других (Савиных и др. 2012). Большинству биоморф этих биотопов свойственна тенденция к монокарпичности исходных особей и потомков (Савиных 2013б). Реализуется она по-разному.

1. Без образования специализированных органов и их частей путем а) ранней морфологической дезинтеграции у ацентрических биоморф (*Lysimachia nummularia* L., *Veronica beccabunga* L.); б) «вписывания» в среду на основе имеющихся однолетних структур (соцветия-стрелки при наличии многолетней вегетативной оси у *Butomus umbellatus* L.).

2. Изменение в онтогенезе побега: а) пролонгация – своеобразное итеративное ветвление при формировании синфлоресценции из нескольких силлептических побегов последовательных порядков ветвления, значительно повышающее семенную продуктивность у явнополицентрических и явнополицентрических биоморф замещающих малолетников *Alisma plantago-aquatica* L., *Sagittaria sagittifolia* L. (ЛЕЛЕКОВА 2006); б) пролонгация – полегание побегов после цветения и образование из почек средней зоны торможения монокарпических побегов силлептических боковых розеточных вегетативных побегов, в будущем – вегетативных диаспор у явнополицентрических биоморф – облигатно у *Rorippa amphibia* (L.) Bess. и переходных к ним габитусов – явнополицентрические фенобиоморфы при полегании побегов у *Caltha palustris* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. (МАЛЬЦЕВА 2009); в) базальная девиация как образование специализированных структур для вегетативного расселения и размножения у явнополицентрических биоморф – столоны и клубни у *Sagittaria sagittifolia*; столоны у *Oenanthe javanica* (Blume) DC. (ПЕТРОВА и БАРЫКИНА 2010); г) базальная девиация в развитии побега – запас питательных веществ в розеточной части побега у *Rorippa amphibia* (ШАБАЛКИНА и САВИНЫХ 2012а).

3. Изменения корней: а) образование корневых отпрысков и развитие из этих диаспор рамет у вегетативных малолетников и однолетников *Rorippa palustris* (L.) Bess., *R. xanceps* (Wahlenb.) Reichenb. (ШАБАЛКИНА 2013); б) терминальная пролонгация – формирование вторичностержневых корневых систем

в виде значительного утолщения и удлинения отдельных придаточных корней с закреплением особи на занятой территории у малолетников *R. palustris*, *R. хanceps* (ШАБАЛКИНА И САВИНЫХ 2012б, 2013); образование корневых шишек *Sium latifolium* L. (ПЕТРОВА 2012).

4. Терминальная аббревиация онтогенеза генеты и рамет: ранняя морфологическая дезинтеграция с образованием компактного (*Alisma plantago-aquatica*, *Oenanthe aquatica*, *Cicuta virosa* L., *Sium latifolium*) или диффузного (*Sagittaria sagittifolia*, виды рода *Rorippa*) клонов.

Эти изменения определяются, прежде всего, пластичностью элементарного модуля: разветвление побегов из почек без периода покоя, образование и изменение придаточных корней с последующими изменениями универсального модуля (САВИНЫХ 2013а). Кроме того – ранней морфологической дезинтеграцией, что приводит к формированию в течение жизни раметы единственного универсального модуля и совпадению его с основным.

Монокарпичность рамет обеспечивает моноцентрическим и неявнополицентрическим особям длительное существование на занятом участке при высокой энергии семенного воспроизведения. У растений с симподиальными длиннопобеговой и полурозеточной моделями, единый центр сохраняется в виде компактного клона; дочерние особи сохраняют кажущееся единство из-за большого числа придаточных корней. Это обеспечивает существование растений в условиях прибрежий. У растений явнополицентрических биоморф преобладает вегетативное образование потомков. Тенденция к монокарпичности рамет у них реализуется в полной мере. Образующиеся диаспоры автономны настолько, что совсем не зависят от материнского организма, способны и

цвести, и формировать новые зачатки на следующий год. При образовании большого числа семян семенное возобновление у этих видов подавлено, преобладает вегетативное воспроизведение. Монокарпичность рамет обеспечивает поликарпичность растения в целом, значительную независимость особей от меняющихся условий среды.

Сформировавшаяся в условиях прибрежий тенденция к монокарпичности рамет еще в большей степени проявляется у гидрофитов. Исследования биоморфологии прибрежно-водных и водных растений в течение последнего десятилетия показало, что многие прибрежно-водные и водные травы вовсе не являются многолетними. Большая часть их – малолетники, значительная группа однолетников вегетативного происхождения. Это – поликарпические растения с монокарпическими раметами, формирующимися из вегетативных диаспор в результате сарментации или партикуляции исходных особей. Поэтому в отделе “Водные и прибрежно-водные растения” в системе жизненных форм И.Г. СЕРЕБРЯКОВА (1962) мы (САВИНЫХ 2009) выделили тип “Поликарпки с тремя подтипами”. В том числе – Подтип 2 – Малолетники и Подтип 3 – Однолетники вегетативного происхождения. При составлении системы биоморф использованы следующие признаки для выделения таксономических категорий. По числу плодоношений в ходе большого жизненного цикла определяли тип. По длительности жизни особей – подтип. По степени вегетативной подвижности – класс. По длительности жизни надземных осей – подкласс. По характеру воздействия особи на среду – группу, по типу подземных органов – подгруппу, а по типу побега, определяемому длиной междоузлий и положением в пространстве – Секцию. Основные биоморфы<sup>1</sup> прибрежно-водных и водных растений представлены в следующих двух подтипах.

<sup>1</sup> В скобках указаны модельные виды. При составлении системы биоморф использованы, кроме уже указанных, работы Е.В. Лелековой (2006).

**Подтип 2. Малолетники****Класс 1. Вегетативно-неподвижные****Подкласс 1. Травы****Группа А. Неявнополицентрические**

**Подгруппа а.** Кистекорневые замещающие двулетики (*Caltha palustris* с несколькими ортотропными монокарпическими побегами)

**Группа Б. Явнополицентрические**

**Подгруппа а.** Кистекорневые замещающие двулетики (*Caltha palustris* с анизотропными монокарпическими побегами)

**Группа В. Моноцентрические**

**Подгруппа а.** Кистекорневые замещающие двулетики (*Caltha palustris* с одним ортотропным монокарпическим побегом).

**Класс 2. Вегетативно-подвижные****Подкласс 1. Травы****Группа А. Явнополицентрические**

**Подгруппа а.** Поверхностноползучие верхнерозеточные (*Calla palustris* L.)

**Подгруппа б.** Длиннокорневищные (*Sparganium angustifolium* Michx.)

**Подгруппа в.** Столонно-розеточные (*Stratiotes aloides* L.)

**Группа Б. Ацентрические**

**Подгруппа а.** Наземноползучие (*Lysimachia nummularia* L.)

**Подтип 3. Однолетники вегетативного происхождения****Класс 1. Вегетативно-подвижные****Подкласс 1. Травы побеговые****Группа А. Явнополицентрические**

**Подгруппа а.** Подземно-столонно-клубневые (*Potamogeton pectinatus* L.)

**Подгруппа б.** Столонно-розеточные (*Hydrocharis morsus-ranae* L.)

**Группа Б. Моноцентрические**

**Подгруппа а.** С всплывающими удлинненными побегами (*Myriophyllum verticillatum* L.)

**Группа В. Ацентрические**

**Подгруппа а.** Всплывающие укореняющиеся

Секция а. Полурозеточные (*Batrachium*

*trichophyllum* (Chaix) Bosch)

Секция б. Верхнерозеточные (*Callitriche palustris* L.)

Секция в. Длиннопобеговые (*Potamogeton compressus* L.)

**Подгруппа б.** Свободноплавающие (*Urticularia vulgaris* L.)

**Подкласс 2. Листецовые травы****Группа А. Ацентрические**

**Подгруппа а.** Свободноплавающие (*Lemna minor* L.)

**Подгруппа б.** Погруженные (*Lemna trisulca* L.)

Таким образом, дезинтеграция, как потеря индивидом морфологической целостности при наличии у него достаточно автономных зачатков, является важнейшим условием, обеспечивающим адаптации растений к биотопам с повышенной влажностью. В рамках аббревиации онтогенеза конкретной особи с одной стороны, и пролонгации большого жизненного цикла как совокупности онтогенезов всех вегетативных потомков, с другой, дезинтеграция вне сомнения является важнейшим модусом морфологической эволюции растений, обеспечившим цветковым растениям успешное вторичное освоение водоемов. Ареной формирования многих адаптаций для этого были территории с переменными условиями увлажнения.

Исследование поддержано Грантом РФФИ № 13-04-01057.

**Цитируемые источники**

- БАТЫГИНА Т.Б., ВАСИЛЬЕВА В.Е. 2002.** Размножение растений. Санкт-Петербург.
- БИГОН М., ХАРПЕР ДЖ., ТАУНСЕНД К. 1989.** Экология: особи, популяции и сообщества. Т. 1. Мир, Москва.
- ВОРОНЦОВА А.И., СЕРЕБРЯКОВА Т.И. (РЕД.) 1976.** Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). Наука, Москва.
- ЛЕЛЕКОВА Е.В. 2006.** Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России. Дисс... канд. биол. наук. Пермь.

- МАЛЬЦЕВА Т.А. 2009.** Биоморфология некоторых кистикорневых гигрогелофитов. Дисс... канд. биол. наук. Сыктывкар.
- МАРФЕНИН Н.Н. 1999.** Концепция модульной организации в развитии. *Журн. общ. биол.* **60** (1): 6–17.
- НУХИМОВСКИЙ Е.А. 1997.** Основы биоморфологии семенных растений. 1. Недра, Москва.
- ПЕТРОВА С.Е. 2012.** Биоморфология прибрежно-водных зонтичных (на примере родов *Sium* L., *Berula* W.D.J. Roch., *Cicuta* L., *Oenanthe* L.) В сб.: Тимонин А.К. (ред.), Леонид Васильевич Кудряшов. Ad memoriam: 129–140. МАКС Пресс, Москва.
- ПЕТРОВА С.Е., БАРЫКИНА Р.П. 2010.** Пластичность биоморфы *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. в связи с прибрежно-водной средой обитания. *Бюл. МОИП. Отд. Биол.* **115** (2): 11–19.
- САВИНЫХ Н.П. 2009.** Биоморфология и система жизненных форм водных и прибрежно-водных растений. *Труды VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых 2: 173–182.* Москва.
- САВИНЫХ Н.П. 2013а.** Модульная организация растений и ее последствия. *Mod. Phytomorphol.* **3**: 139–145.
- САВИНЫХ Н.П. 2013б.** О некоторых особенностях структурной организации растений в условиях переменного увлажнения. *Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы V Международной научной конференции 1: 38–41.* Йошкар-Ола.
- САВИНЫХ Н.П., БОБРОВ Ю.А. (ред.) 2008.** Современные подходы к описанию структуры растений. Лобань, Киров.
- САВИНЫХ Н.П., ДЕГТЕРЕВА О.П., ЖУРАВАЛЕВА И.А., ЧУПРАКОВА Е.И., ШАБАЛКИНА С.В. 2012.** Структурная поливариантность растений с позиций модульной организации. *Mod. Phytomorphol.* **1**: 37–41.
- СЕРЕБРЯКОВ И.Г. 1952.** Морфология вегетативных органов высших растений. Сов. наука, Москва.
- СЕРЕБРЯКОВ И.Г. 1962.** Экологическая морфология растений. Высшая школа, Москва.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И. 1983.** О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений. *Журн. общ. биологии* **5**: 579–592.
- ШАБАЛКИНА С.В. 2013.** Биоморфология некоторых видов рода *Rorippa* Scopoli (Cruciferae Juss.). Автореф. дисс... канд. биол. наук. Сыктывкар.
- ШАБАЛКИНА С.В., САВИНЫХ Н.П. 2012а.** Биоморфология *Rorippa amphibia* (Brassicaceae). *Растительные ресурсы* **48** (3): 315–325.
- ШАБАЛКИНА С.В., САВИНЫХ Н.П. 2012б.** О корнеотпрысковой жизненной форме *Rorippa хanceps* (Wahlenb.) Reichenb. (Brassicaceae). *Вестник Тюменского государственного университета* **6**: 118–122.
- ШАБАЛКИНА С.В., САВИНЫХ Н.П. 2013.** Особенности онтогенеза *Rorippa хanceps* (сем. Cruciferae) в подзоне южной тайги. *Вестник Тверского государственного университета. Серия биология и экология* **31** (23): 143–155.
- ШОРИНА Н.И. 1994.** Опыт синтетического подхода к классификации жизненных форм папоротников. *Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки: 8–9.* Прометей, Москва.
- TROLL W. 1964.** Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. 1. Jena.

## MORPHOLOGICAL DISINTEGRATION AS A MODE OF MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF PLANTS

NATALYA P. SAVINYKH

**Abstract.** Morphological disintegration evaluated as a mode of morphological evolution, condition and adaptation of plants to biotopes the conditions of with high humidity. The value of morphological disintegration and autonomization of the parts of organism in these conditions was shown. The life forms of oligoennial plants, as well as of annual aquatic and coastal-aquatic plants were clarified. The spectrum of biormorphes of oligoennial and annual plants of vegetative origin was represented.

**Key words:** morphological disintegration, adaptation of plants, annual plants of vegetative origin, oligoennial plants, coastal-aquatic plants, aquatic plants, mode of morphological evolution