



СТРУКТУРНАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАСТЕНИЙ С ПОЗИЦИИ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

НАТАЛЬЯ П. САВИНЫХ, О.П. ДЕГТЕРЕВА, И.А. ЖУРАВЛЁВА, Е.И. ЧУПРАКОВА, С.В. ШАБАЛКИНА

Аннотация. На основе изучения структурной поливариантности растений с использованием трёх категорий модулей – элементарного, универсального и основного – выделено четыре группы растений по типу их габитуса. Полученные данные соотношены с представлениями об архетипе, рефренах и меронах в понимании С.В. Мейена. Высказано предположение об абсолютном возрасте видов на основании обсуждаемых признаков.

Ключевые слова: поливариантность, модуль, цветковые растения, жизненная форма, мерономия, архетип, рефрен, мерон, габитус

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

Возможности организмов в освоении среды и особенности встраивания их в конкретные условия стали оценивать в последние десятилетия прошлого века с позиции новой парадигмы научной картины мира, когда стало понятно, что все существующие законы вероятны и всё имеет место быть. В результате проявилась тенденция отказа от жёсткого рационализма, механистического объяснения социальных явлений и явлений природы (Купцов 1996). На смену представлению о жёсткой стадийности онтогенеза растений (Работнов 1950; Уранов 1975; Ценопопуляции 1976) сформировалась теория об их поливариантности (Жукова 1995 и др.). Структурная поливариантность является одним из двух надтипов поливариантности и может быть представлена в виде морфологической (изменчивость строения корневой системы, побегов, листьев, цветков и плодов), размерной, способов размножения и воспроизведения. Мы изучили с вышеуказанных концепций структуру особей у около 100 видов цветковых растений с использованием 3 категорий модулей¹: основного – ОМ, универсального – УМ и элементарного – ЭМ (Савиных 2000, 2006; Савиных и Мальцева 2008). Анализ полученных

данных показал, что поливариантность развития является главным образом следствием модульной организации растений (Воскресенская 2006). Далее мы сопоставили способность растений к изменчивости габитуса, всех категорий модулей, число основных жизненных форм – ОЖФ (в понимании И.Г. Серебрякова (1962) как габитуса растения в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии), наличие экибиоморф – ЭБ (по Е.М. Лавренко и В.М. Свешниковой (Лавренко и Свешникова 1965) – типовые адаптационные организменные системы, существующие в определенных условиях среды) и фенобиоморф – ФБ (по А.П. Хохрякову (Антонова и др. 2008) – особый внешний вид растения в определённой фазе его развития.

В результате отчётливо выделилось несколько групп габитусов растений (Табл. 1):

- 1) габитус постоянен, модули не изменчивы или изменчивы незначительно (форма листа, опушение, число жилок) и это не приводит к возникновению новых адаптаций, ОЖФ одна;
- 2) габитус изменчив на уровне ЭМ, но это не меняет его структуру, ОЖФ также одна;

¹ **Элементарный модуль** – мельчайший простейший (далее неделимый) – метамер s.st. – элементарный метамер, состоящий из нижележащего междоузлия, узла, листа и почки или ее производных. Это – элементарная биоморфологическая единица побега, которая закладывается в течение одного пластохрона (период между заложением двух последовательных листовых зачатков на конусе нарастания побега).

Универсальный модуль – одноосный побег возникает также ритмично, регулярно и циклически, как и элементарный модуль, и наряду с определенным строением тоже обладает временной характеристикой. Время формирования универсального модуля определяется длительностью моноподиального нарастания одноосного побега за счет его верхушечной меристемы.

Основной модуль формируется на основе целого универсального модуля или его части и закономерно повторяется в строении зрелых генеративных особей, определяет основу и тип, составляет сущность биоморфа. Это – элементарная биоморфологическая единица особи: пространственно-временная структура.

Табл. 1. Зависимость габитуса растений от изменчивости модулей и спектр биоморф.

Table 1. Dependence of the plant habit from variability of modules and range of biomorphs.

Тип габитуса	Изменчивость модулей			Спектры биоморф			Представители
	ЭМ	УМ	ОМ	ОЖФ	ЭБ	ФБ	
Постоянен	-/+	-	-	1	-	-	<i>Calypso bulbosa</i>
	-	-	-	1	-	-	<i>Epipactis palustris</i>
Изменчив не адаптивен	-	-	-	1	-	-	<i>Humulus lupulus</i>
Изменчив адаптивен	+	+	-	1	+	+	<i>Solanum dulcamara</i>
Поливариантен адаптивен	+	+	+/-	4	-	+	<i>Rorippa amphibia</i>
	+/-	+	+	3	-	+	<i>Rorippa anceps</i>

3) габитус изменчив, как ЭМ и ОМ, меняется в связи с условиями среды с образованием ЭБ и ФБ; ОЖФ при этом также может быть одна;

4) габитус поливариантен и адаптивен, изменчивы все категории модулей, растение существует в виде нескольких ОЖФ и ФБ.

Далее проиллюстрируем вышесказанное на примере нескольких модельных видов: *Calypso bulbosa* (L.) Oakes – калипсо луковичной и *Epipactis palustris* (L.) Crantz – дремлика болотного (сем. Orchidaceae), *Humulus lupulus* L. – хмеля обыкновенного (сем. Cannabaceae), *Solanum dulcamara* L. – паслёна сладко-горького (сем. Solanaceae), *Rorippa amphibia* (L.) Bess. – жерушника земноводного и *Rorippa xanceps* (Wahlenb.) Reichenb. – жерушника обоюдоострого (сем. Cruciferae).

Calypso bulbosa – клубнелуковичное зимне-зеленое травянистое растение. Структура особи не изменчива, стабильна. ЭФ и ФБ не фиксируются. ОЖФ одна. 4 ЭМ в структуре растения выделяются по длине и толщине междоузлия, наличию придаточных корней, типу листьев, наличию и разнообразию пазушных структур (почки, бокового побега). Они в основном неизменны в пределах структурно-функциональных зон, лишь иногда возможно наличие второй почки возобновления и развитие двух побегов замещения в зоне возобновления, что не адаптивно в целом, а лишь обеспечивает увеличение вегетативной массы и семенной продуктивности отдельной особи. УМ стабилен – побегово-корневой комплекс (ПКК) в понимании И.В. Татаренко (1996 и др.) из клубнелуковицы и монокарпического побега. ОМ – симподий из двух ПКК: исходного – в виде клубнелуковицы с запасом веществ и отмершим генеративным побегом и зачаточного. ОМ

один, существует один год, поэтому *C. bulbosa* – замещающий малолетник, поликарпик.

Epipactis palustris – многолетнее длиннокорневищное летне-зеленое травянистое растение, ЭФ и ФБ нет. Структура растения неизменна, образована 7 ЭМ, различающимися по длине междоузлия, наличию придаточных корней, типу листьев и пазушных структур (спящая почка, почка регулярного возобновления, цветок). ЭМ стабильны в пределах структурно-функциональных зон монокарпического побега. УМ также стабилен и представлен ПКК, который по строению и ритму развития в основном соответствует монокарпическому побегу длиннокорневищных наземных трав сезонного климата. ОМ представлен корневищем, построенным по типу симподия-монохазия, из геофильных участков ПКК прошлых лет, существующих в составе побеговой системы до 9–10 лет, и ПКК текущего года.

Humulus lupulus – многолетнее длиннокорневищное летнезелёное травянистое растение-лиана. Структура особи изменчива лишь по строению ЭМ монокарпического побега, в надземной части которого по типу листа, наличию/отсутствию пазушных почек и их производных описано 22 их варианта. УМ два, различающихся по наличию репродуктивных органов на вегетативные и вегетативно-генеративные. ОМ представлен парциальным кустом на разных стадиях его развития. Структурная поливариантность на уровне надземной части УМ у этого растения не адаптивна за исключением того, что перерыв в цветении отдельных составных элементов осей способствует сохранению особи в пределах уже занятой территории.

Solanum dulcamara – летне-зеленый

длиннокорневищный полукустарник. Структура особи изменчива; растение существует в виде 3-х экобиоморф – стелющегося наземного и прибрежно-водного полукустарника, прибрежно-водного (редко наземного) вьющегося полукустарника и фенобиоморфы – водного стелющегося полукустарника. Наличие экобиоморф обусловлено разными средами произрастания и наличием или отсутствием опоры. Разнообразие биоморф определяется степенью изменчивости модулей. В структуре особи выделено 10 ЭМ по характеру бокового органа и почек, наличию/отсутствию сериальных комплексов, наличию/отсутствию придаточных корней. Последний из перечисленных признаков является адаптивным. На уровне УМ описано 5 структур, отличающихся наличием/отсутствием генеративных органов и степенью их развития, степенью ветвления побега, положением побега в пространстве и цикличностью. Два последних признака являются адаптивными, в то время как ветвление побега лишь увеличивает ассимилирующую поверхность. Поэтому структурная поливариантность обеспечивается разнообразием ЭМ и УМ, часть из которых обеспечивают существование разных экобиоморф. ОМ стабилен и представлен симподием – моно- или дихазием.

Rorippa amphibia существует в природе в виде 4 ОЖФ: моноцентрического двулетника-монокарпика; поликарпического замещающего малолетника; поликарпических вегетативно-подвижных малолетников вегетативного происхождения: лежащего и корнеотпрысковый. УМ у этого вида – система зрелого озимого, ди-, трициклического полурозеточного монокарпического побега с боковыми вегетативными розеточными побегами; система временно-верхнерозеточного вегетативного побега с боковыми вегетативными розеточными побегами; розеточные побеги. Они образованы 14 ЭМ, отличающимися разными комбинациями следующих признаков: длина междоузлий, тип листа (срединной формации или переходного типа), боковой структуры (почка или её производные, сериальный комплекс), наличием/отсутствием придаточных корней. В связи с перманентными условиями произрастания адаптивное значение у *R. amphibia* имеют следующие ЭМ: 1) короткое междоузлие, узел с отмершим листом срединной формации и почкой возобновления, за счёт чего особь

укрепляется на занятой территории в течение нескольких лет и существует как замещающий малолетник; 2) длинное междоузлие (ДМ), узел с листом срединной формации, системой придаточных корней и вегетативным розеточным побегом или сериальным комплексом из вегетативно-генеративного удлинённого и вегетативного розеточного побегов; 3) ДМ, узел с листом переходного типа, системой придаточных корней и сериальным комплексом из вегетативно-генеративного и вегетативного розеточного побегов или из вегетативного розеточного побегов и кисти; 4) ДМ, узел с листом срединной формации или переходного типа и вегетативно-генеративным побегом. После перегибания междоузлия наличие трёх первых ЭМ обеспечивает вегетативное размножение и воспроизведение, поддерживает численность популяции, а четвёртый – в основном семенную репродукцию. Высокий уровень поливариантности у этого вида обусловлен не только структурной, но и динамической поливариантностью, особенно за счёт формирования вегетативных диаспор – розеточных силлептических побегов, которые развиваются в будущем по-разному: нарастают моноподиально в течение одного или нескольких сезонов, цветут и плодоносят или отмирают, обеспечивая лишь расселение и вегетативное образование потомства. Таким образом, адаптация к переменным по степени увлажнения условиям обеспечивается у *R. amphibia* в большей степени вариабильностью ЭМ и развитием УМ разного строения.

Rorippa xanceps существует в природе в виде 3 ОЖФ: поликарпические многолетники: вегетативно-неподвижный моноцентрический стержнекорневой или вегетативно-подвижный явнополицентрический стержнекорневой корнеотпрысковый и малолетник вегетативного происхождения – явнополицентрический корнеотпрысковый. УМ представлен ортотропным озимым или дициклическим полурозеточным монокарпическим побегом. Это растения гемикриптофиты и геофиты. УМ слагаются 9 разными ЭМ. Адаптивное значение имеют первый и четвёртый описанные для *R. amphibia* ЭМ. ОМ – монокарпический побег у корнеотпрысковых малолетников, симподий чаще монохазий у многолетников. Таким образом, у *R. xanceps* адаптация к подвижным субстратам в большей степени обеспечивается

строением подземных частей растения, ЭМ и ОМ.

По своей значимости признаки структуры вида укладываются в следующие понятия: архетип, мерон и рефрен. Понятие «архетип» использовал ещё Аристотель для обозначения сущности таксона, его «чтойности», того, что свидетельствует о роде или виде (Любарский 1992). Архетип определяет тип базисной структуры и особенности биологии организма; это план строения всех организмов данного таксона по И.И. Канаеву (цит. по Мейен 1978). В соответствии с «законом гомологических рядов» Н.И. Вавилова – это признаки радикала. Расчлняя организмы (или иные объекты) по морфологическим, физиологическим или экологическим признакам и классифицируя выделенные компоненты, получают мероны – классы частей. Каждый мерон может рассматриваться в качестве индивида и делиться на мероны более низкого ранга. Мероны способны к изменениям, проявляющимся в разных состояниях. Причём разные члены рядов изменчивости объединяются одной тенденцией, одним правилом преобразования. Эта повторяющаяся, подчинённая одному правилу преобразования, последовательность состояний мерона получила название рефрена (Мейен 1978). Наличие рефренов – это ещё и возможность появления и сами разнообразные особенности архетипа. «Самая суть рефренов – выявление закономерностей в изменчивости признаков между таксонами; ...данные по рефренам обобщены весьма фрагментарно» (Мейен 1978, с. 505). Мы сочли возможным рассматривать все категории модулей меронами, а способности их к изменениям – рефренами. По-видимому, рефрен можно рассматривать не только с динамической (как описано выше), но и статической (как спектр модулей всех категорий, структурную поливариантность) позиции.

По-видимому, чем больше признаков включаются в архетип и меньше отнесено к рефренам, тем более адаптирован вид к условиям среды и ограничены его возможности к преадаптациям. Это можно расценивать, вероятно, как показатель высокого абсолютного возраста его в целом и жесткую согласованность структуры с особенностями биотопа. По-видимому, такие растения уязвимы при смене условий, а некоторые входят в группу

охраняемых и редких, как два описанных выше вида орхидей. И, наоборот, большое число рефренов свидетельствует о молодости вида, наличии возможностей и способностей к преадаптациям, повышающим устойчивость особей за счёт изменения структуры и обеспечивающим существование в конкретных условиях и при освоении новых сред, как у описанных видов жерушников и других прибрежно-водных растений, в том числе – паслёна сладко-горького.

Цитируемые источники

- Антонова И.С., Байков К.С., Байкова Е.В. и др. 2008. Современные подходы к описанию структуры растения. Лобань, Киров.
- Воскресенская О.Л. (ред.). 2006. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: науч. издание. Мар. Гос. Ун-т, Йошкар-Ола.
- Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Ланар, Йошкар-Ола.
- Кушцов В.И. (ред.). 1996. Философия и методология науки. Аспект Пресс, Москва.
- Лавренко Е.М. и Свешникова В.М. 1965. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков. *Журнал общей биологии* 39 (4): 495–508.
- Любарский Г.Ю. 1992. Биостилистика и проблемы классификации жизненных форм. *Журнал общей биологии* 53 (5): 649–661.
- Мейен С.В. 1977. Таксономия и мерономия. Вопросы методологии в геологических науках: 25–33. Наукова думка, Киев.
- Мейен С.В. 1978. Основные аспекты типологии организмов. *Журнал общей биологии* 39 (4): 495–508.
- Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. *Тр. БИН АН СССР. Сер. Геоботаника* 6: 7–204.
- Савиных Н.П. 2000. Биоморфология вероник России и сопредельных государств. Автореф. дисс. д-ра биол. наук. Москва.
- Савиных Н.П. 2006. Род Вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Изд-во ВятГТУ, Киров.
- Савиных Н.П. и Мальцева Т.А. 2008. Модуль у растений как структура и категория. *Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология* 9: 227–234.
- Татаренко И.В. 1996. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. Аргус, Москва.
- Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. *Научн. докл. высш. школы. Биол. науки* 2: 7–34.
- Ценопопуляции растений 1976. Основные понятия и структура. Наука, Москва.

STRUCTURAL MULTIVARIATE OF PLANTS
FROM THE POSITION OF MODULAR ORGANIZATION

NATALYA P. SAVINYKH, O.P. DEGTEREVA, I.A. ZHURAVLEVA, E.I. CHUPRAKOVA, S.V. SHABALKINA

Abstract. Studying structural multivariation of plants we use three categories of modules – elementary, universal and basic. We single out four groups according to their habit type. The data obtained are compared with the concept of archetype, refrain and meron according to S.V. Meyen. Absolute age of the species was suggested on the basis of features under discussion.

Key words: multivariate, module, flowering plants, life form, meronomiya, archetype, refrain, meron, habit

Vyatka State University of Humanities, Lenina Str., 198, Kirov, 610007, Russia; botany@vshu.kirov.ru