



УДК 581.4

СТРУКТУРА ЭЛЕМЕНТАРНОГО МОДУЛЯ *SOLANUM DULCAMARA* L.

Ирина А. Журавлёва и Наталья П. Савиных

Аннотация. Рассмотрены структуры (метамеры) *Solanum dulcamara* на уровне элементарного модуля. Выделены признаки для выявления их варибельности. Выделено 44 варианта метамеров. Дана характеристика отдельных признаков: тип бокового органа (листа срединной формации) и пазушной структуры (почка, побег, сериальный комплекс), степень развития генеративных органов, наличие и тип корней.

Ключевые слова: *Solanum dulcamara*, модульная организация, элементарный модуль, метамер, лист, пазушная структура, сериальный комплекс, соцветие, корень

Вятский государственный гуманитарный университет, кафедра биологии, ул. Ленина, 198, Киров, 610007, Россия;
S-dulcamara@yandex.ru

Введение

Теофраст в свое время описывал растение как «... нечто многообразное, сложное и трудно поддающееся общим определениям: доказательством этого является то, что у растения нет ни одной части, которую можно считать общей для всех растений... ни корень, ни стебель, ни разветвление, ни ветки, ни листья, ни цветы... не являются принадлежностью всех растений» (Теофраст 1951: 14).

Проблема мысленного расчленения тела растения на структурные блоки остается актуальной и сегодня. Важным этапом к решению этой проблемы стали представления о разделении всех организмов на 2 группы на основе их структуры: модульные и унитарные (HALLÉ & OLDEMAN 1970; HALLÉ *et al.* 1978; HARPER & BELL 1979).

С этой точки зрения растение – пространственно-временная модульная система, состоящая из повторяющихся элементов – модулей разного ранга и разной степени индивидуализованности (ШАФРАНОВА и Гатцук 1994). Эта система отличается открытым ростом, имеет тело, состоящее из набора основных конструктивных элементов, число которых чрезвычайно изменчиво, а их развитие

зависит от взаимодействия со средой.

Современные биоморфологические исследования показывают, что наиболее значимыми для характеристики, сравнения и оценки эволюционных взаимоотношений биоморф, а также демонстрации морфологической поливариантности являются три категории модулей: элементарный, универсальный и основной (Савиных 2002, 2006).

Наименьшей неделимой частью тела растения является элементарный модуль – элементарный метамер (терм.: БАРЫКИНА и ГУЛЕНКОВА 1983) – часть побега, состоящая из листа с пазушной почкой и междоузлия.

Настоящее сообщение посвящено изучению структуры элементарного модуля (метамера) *Solanum dulcamara* L.

Материалы и методы исследований

Объект исследования – *S. dulcamara* (паслён сладко-горький) – летнезелёный вегетативно-подвижный поликарпический длиннокорневищный лиановидный полукустарник с симподиально нарастающими в течение вегетационного сезона и в разной степени одревесневающими осями из серии монокарпических побегов.

Исследование основано на изучении

Табл. 1. Признаки для выявления вариабельности элементарного модуля.**Table 1.** The signs to identify the variability of elementary module.

Признак	Характеристика метамера			
	Катафилл	Паракатафилл		Лист срединной формации
Тип пазушной структуры	Почка	Побег обогащения	Сериальный комплекс из побега обогащения и почки	Сериальный комплекс из двух побегов обогащения
Степень развития генеративных органов	Соцветие в фазе бутонизации		Соцветие в фазе цветения	
Наличие корней	Есть		Нет	
Расположение корней	Узловые	Внеузловые	Узловые и внеузловые	
Тип корней	Бурые неветвящиеся		Зелёные ветвящиеся	

материалов собственных сборов в Кировской (2009-2012 г.г.), Ярославской (2010-2013 г.г.) и Нижегородской (2010-2011 г.г.) областях, анализе фондов гербариев LE, МНА, SYKO, IBW, TK, NS, NSK, MWV, MOSP, SYKT и гербарной коллекции ВятГГУ.

В исследовании применяли сравнительно-морфологический метод (СЕРЕБРЯКОВ 1952, 1954), теорию модульной организации Н.П. САВИНЫХ (2002, 2006). При анализе листа срединной формации использовали подходы Н.П. КРЕНКЕ (1933-1935), С.В. МЕЙЕНА (MEYEN 1973), В.В. КОРОНЫ и А.Г. ВАСИЛЬЕВА (2007).

Результаты и их обсуждение

В результате исследования модульной организации паслёна выявлено, что наибольшим разнообразием отличаются структуры на уровне элементарного модуля. Всего насчитывается 44 варианта метамеров, которые выделены по ряду признаков (Табл. 1).

Всё их разнообразие основано на 3-х метамерах с длинным междуузлем, узлом, пазушной почкой, выделенных по типу бокового органа (листа): низовой формации – катафилла (Рис. 1 а), переходного типа – паракатафилла (Рис. 1 б) и срединной формации (Рис. 1 в). Первые 2 варианта элементарных модулей включают до 7 различных метамеров, выделенных по наличию стеблеродных придаточных

корней и их типу. В отличие от них, метамер 3-го типа (Рис. 1 в) отличается большей изменчивостью и насчитывает до 30 вариантов. Признаками для их выделения служили: тип пазушной структуры, степень её развития, наличие и тип стеблеродных придаточных корней.

Особый интерес представляет боковой орган элементарного модуля – лист срединной формации. Для *S. dulcamara* свойственно явление гетерофиллии (КОРОНА и ВАСИЛЬЕВ 2007), так как в пределах одного монокарпического побега можно проследить общую тенденцию к усложнению листовой пластинки от цельной до расчленённой на лопасти, доли, сегменты (Рис. 2). С.В. Мейен (MEYEN 1973) этому процессу присвоил название «пиннация».

Наибольший интерес привлекает схема С.В. Мейена (MEYEN 1973), которая показывает варианты расчленения листьев и других уплощённых частей тела растения (Рис. 3). В ней мы нашли линию преобразования листьев паслёна от простого (Рис. 3 1) к перисто-расчленённому с пятью сегментами (Рис. 3 5). Это рацемический ряд, так как листья расчленены симметрично. Помимо него существуют левостороннее и правостороннее расположение надразов, которые в природе встречаются гораздо чаще (КРЕНКЕ 1933-1935). У паслёна из перисто-лопастных мы обнаружили варианты листьев с лопастью либо справа, либо слева от центральной жилки, либо с



Рис. 1. Варианты элементарных модулей: **а** – метамер с длинным междоузлием, узлом с пазушной почкой и катафиллом; **б** – метамер с длинным междоузлием, узлом с пазушной почкой и паракатафиллом; **в** – метамер с длинным междоузлием, узлом с пазушной почкой и листом срединной формации. **1** – участок прошлогоднего побега; **2** – побег текущего года; **3** – псевдолатеральное соцветие; **4** – редуцированное псевдолатеральное соцветие; **5** – отмерший лист срединной формации; **6** – катафилл с пазушной почкой; **7** – паракатафилл с пазушной почкой; **8** – лист срединной формации с пазушной почкой; **9** – придаточный корни, сформировавшиеся на суше; **10** – придаточный корни, сформировавшиеся в воде.

Fig. 1. The variants of elementary modules: **a** – metamere with internodium elongatum, a node with axillary bud and cataphylls; **б** – metamere with internodium elongatum, a node with axillary bud and paracataphylls; **в** – metamere with internodium elongatum, a node with axillary bud and middle leaf formation. **1** – part of the shoot of the last year; **2** – shoot of the current year; **3** – pseudolateral inflorescence; **4** – reduced pseudolateral inflorescence; **5** – dead middle leaf formation; **6** – cataphyll with axillary bud; **7** – paracataphyll with axillary bud; **8** – middle leaf formation with axillary bud; **9** – adventitious roots formed on the land; **10** – adventitious roots formed in the water.

обеих сторон от нее. Из перисто-раздельных мы встретили те же самые варианты расположения долей, что и у перисто-лопастных. У перисто-рассечённых листьев можно отметить наибольшее разнообразие расположения сегментов. Кроме вариантов, перечисленных выше, обнаружены листья с двумя сегментами справа от центральной жилки, двумя сегментами справа и одним слева, двумя справа и двумя слева от неё.

Таким образом, у *S. dulcamara* можно наблюдать все переходы в структуре листа от цельных простых до перисто-рассечённых с двумя, тремя и пятью сегментами. Возможность наблюдения всех вариантов

структуры у одного полудревесного вида позволяет предположить возникновение их как преадаптаций у древесных форм.

Еще один признак, по которому выделено 4 типа метамеров с листом срединной формации – тип пазушной структуры. Помимо пазушной почки, у паслёна возможно формирование сериального комплекса из побега обогащения и сериальной почки (Рис. 4) либо из двух побегов обогащения в случае реализации сериальной почки в побег. Сериальная почка (Рис. 4 3) начинает своё развитие после того, как побег обогащения (Рис. 4 2) перейдёт к цветению. Часто осенью она



Рис. 2. Варианты листьев срединной формации *Solanum dulcamara*: **а** – целый лист; **б** – раздельный лист с тремя долями; **в** – рассечённый лист с тремя сегментами; **г** – рассечённый лист с пятью сегментами.

Fig. 2. Variants of the leaves from middle formation in *Solanum dulcamara*: **a** – entire leaf; **б** – divided leaf with three shares; **в** – dissected leaf with three segments; **г** – dissected leaf with five segments.



Рис. 3. Оригинальная схема С.В. Мейена (МЕУЕН 1973): **линия 1–2–3** – переход от простого листа к вильчатому (фуркация); **линия 1–4–5–6** и **линия 1–4–5–9** – переход от простого листа к перистому (пиннация); **линия 1–4–7–8** – переход от простого листа к пальчатому (пальмация).

Fig. 3. The original scheme of S.V. MEYEN (1973): **line 1–2–3** – transition from simple leaf to bifurcated leaf (furcations); **line 1–4–5–6** and **line 1–4–5–9** – transition from simple leaf to pinnate leaf (pinnations); **line 1–4–7–8** – transition from simple leaf to palmate leaf (palmations).

тоже развивается в побег.

Помимо рассмотренных выше признаков, по которым выделяем варианты метамеров у паслёна, существуют и другие, такие как степень развития генеративных органов, наличие и тип стеблеродных придаточных корней. Эти признаки являются адаптивными и позволяют провести границу между наземной и прибрежно-водной (водной) экобиоморфой вида. Так в большинстве случаев побеги паслёна цветут и плодоносят, однако, развиваясь полностью в водной среде, соцветие развивается лишь до стадии бутонизации. В тоже время в воде формируется особый тип придаточных стеблеродных корней, по-

видимому, выполняющих не только функцию закрепления и минерального питания, но и фотосинтеза и дыхания благодаря наличию хлорофилла.

Заключение

Таким образом, у *S. dulcamara* на уровне элементарного модуля насчитывается 44 варианта структур (метамеров). Поливариантность метамеров обеспечивается рядом признаков, основными из которых являются – тип боковой и пазушной структуры. Высокое разнообразие определяют и другие признаки, например степень развития генеративных органов и

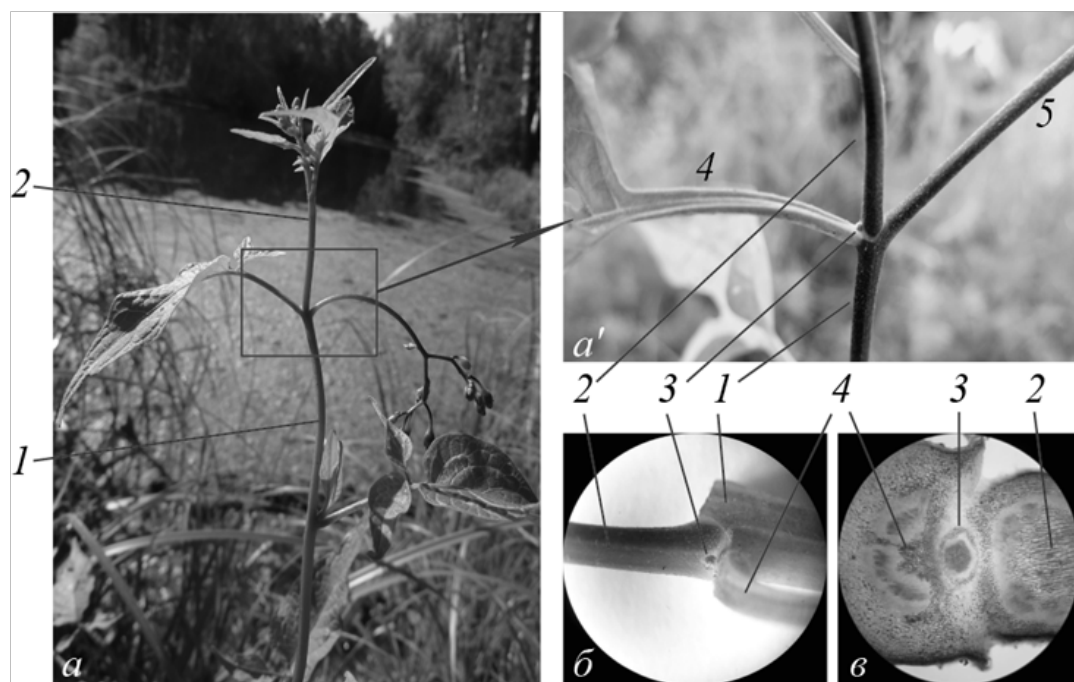


Рис. 4. Часть симподиальной оси (а, а'), увеличенный участок с сериальным комплексом в пазухе листа (б), и поперечный срез через кроющий лист, сериальную почку и побег обогащения *Solanum dulcamara* (в): 1 – побег возобновления; 2 – побег обогащения; 3 – сериальная почка; 4 – кроющий верхний лист побега возобновления; 5 – соцветие.

Fig. 4. The part of sympodial axis of (а, а'); the enlarged fragment with serials complex in leaf axil (б); and the cross-section through the coating leaf; serial bud and enrichment shoot of *Solanum dulcamara* (в): 1 – shoot of resumption; 2 – shoot of enrichment; 3 – serial bud; 4 – coating topleaf of the shoot of resumption; 5 – inflorescence.

наличие, расположение и тип стеблеродных придаточных корней, являющиеся адаптивными. В целом вариабельность метамеров обеспечивает разнообразие структур на уровне универсального и основного модулей, что позволяет растению существовать в изменяющихся условиях среды.

Исследование поддержано Грантом РФФИ № 13-04-01057.

Цитируемые источники

- БАРЫКИНА Р.П., ГУЛЕНКОВА М.А. 1983.** Элементарный метамер побега цветкового растения. *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* **84** (4): 114–124.
- КОРОНА В.В., ВАСИЛЬЕВ А.Г. 2007.** Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории. Екатеринбург.

КРЕНКЕ Н.П. 1933-1935. Феногенетическая изменчивость. *Тр. Биол. ин-та им. К. А. Тимирязева* **1**: 1–860.

САВИНЫХ Н.П. 2002. Модули у растений. *М-лы междунаrod. конф. по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 14-18 октября 2002 г.)*: 95–96.

САВИНЫХ Н.П. 2006. Поливариантность развития растений как следствие модульной организации. В сб.: *ВОСКРЕСЕНСКАЯ О.Л. (ред.), Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ*: 43–51. Кафедра экологии БХФ ГУО ВПО МарГУ, Йошкар-Ола.

СЕРЕБРЯКОВ И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. Советская наука, Москва.

СЕРЕБРЯКОВ И.Г. 1954. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях. *Уч. записки МГПИ им. В.П. Потемкина* **37** (2): 3–20.

ТЕОФРАСТ 1951. Исследования о растениях. Перевод с древнегреческого и примечания М. Е. Сергеевко. АН СССР, Москва, Санкт-Петербург.

- ШАФРАНОВА Л.М., ГАТЦУК Л.Е. 1994.** Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система. *Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки: Межаузовский сборник научных трудов*: 6–7. Прометей, Москва.
- HARPER J.L., BELL A.D. 1979.** The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. In: ANDERSON R.M., TURNER B.D., TAYLOR L.R. (eds), *Population dynamics*: 29–52. Blackwell Sci. Publ, Oxford.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A. 1970.** Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B. 1978.** Tropical trees and forest: An architectural analysis. Springer, Berlin, N.-Y.
- MEYEN S.V. 1973.** Plant morphology in its nomothetical aspects. *Bot. Rev.* **39** (3): 205–260.

STRUCTURE OF ELEMENTARY MODULE OF *SOLANUM DULCAMARA* L.

IRINA A. ZHURAVLYEVA & NATALYA P. SAVINYKH

Abstract. The structures (metamers) of *Solanum dulcamara* at the level of elementary module have been studied. The features for identification of their variability have been ascertained. 44 variants of metamers are described. The characteristic is represented for such individual features as: the type of lateral organ (leaf of a middle formation) and axillary structure (bud, shoot, serial complex); the degree of development of the generative organs; and the presence and type of roots.

Key words: *Solanum dulcamara*, modular organization, elementary module, metamers, leaf, axillary structures, serial complex, inflorescence, root

Vyatka State University of Humanities, Lenin str. 198, 610033 Kirov, Russia; S-dulcamara@yandex.ru