

УДК 582.573.68.582.52.581.143

И.Ю. МАЛЬЦОВ

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины
Украина, 01014 г. Киев, ул. Тимирязевская, 1

МОДУСЫ МОРФОСТРУКТУРНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОБЕГОВ ВИДОВ РОДА DRACAENA VAND. EX L. (DRACAENACEAE SALISB.)

Проанализированы закономерности развития и морфологическая структура побегов 9 видов рода Dracaena Vand. ex L. Определены модусы морфоструктурной адаптации побегов исследуемых видов.

"Открытые ростовые системы", коими являются растительные организмы, требуют "многоступенчатого подхода" при изучении их онтогенеза [7]. При таком подходе, сериальными рекапитуляциями следует считать не только листовые серии в пределах побега, но и "серии" побегов последовательных порядков ветвления. Неоднозначность трактовки таких рекапитуляций при филогенетических исследованиях [8] не умаляет возможности изучения изменчивости структуры побега с позиций "теории филэмбриогенеза" (модусов структурных перестроек) [5—8]. Одним из основных процессов структурной перестройки онтогенеза (в частности, морфогенеза побега) является изменение скорости и последовательности прохождения существующих этапов развития, а также добавление новых этапов развития. В данной статье обобщены результаты изучения разных типов побегов видов рода *Dracaena* Vand. ex L., установлены закономерности их развития и проанализирована изменчивость морфоструктуры.

Объекты и методы

Объектами изучения были 9 видов рода *Dracaena*: *D. draco* (L.) L., *D. deremensis* (N. E. Br.) Engl., *D. fragrans* (L.) Ker.-Gawl., *D. hookeriana* K. Koch., *D. marginata* Lam., *D. reflexa*

Lam., *D. surculosa* Lindl., *D. thaloides* Hort. Makoy ex E. Morr., *D. umbracullifera* Jacq. Наблюдения проводились в Фондовой оранжерее Национального ботанического сада им. Н.Н. Гришко НАН Украины в 2003—2006 гг. При составлении морфологической характеристики пользовались терминологией согласно М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякову [2], а также П.Ю. Жмылеву с соавторами [1].

Типы побегов. Изученные виды — растения с одревесневающим стеблем, верхушечной розеткой листьев, терминальным соцветием и симподиальным нарастанием системы побегов (рис. 1). У объектов исследования нами установлено наличие побегов трех типов [4]:

I. *Побеги продолжения* — развиваются из апикальных почек материнского побега периодически (ежегодно), в следующий сезон после завершения малого цикла развития побегов предыдущего порядка; полициклические (*D. draco*, *D. marginata*, *D. umbracullifera*) или моноциклические (в оранжерейных условиях иногда олигоциклические) (*D. deremensis*, *D. fragrans*, *D. hookeriana*, *D. reflexa*, *D. thaloides*), с двумя периодами роста в год. У *D. surculosa* отсутствуют.

II. *Побеги формирования* — развиваются из базальных почек материнского побега

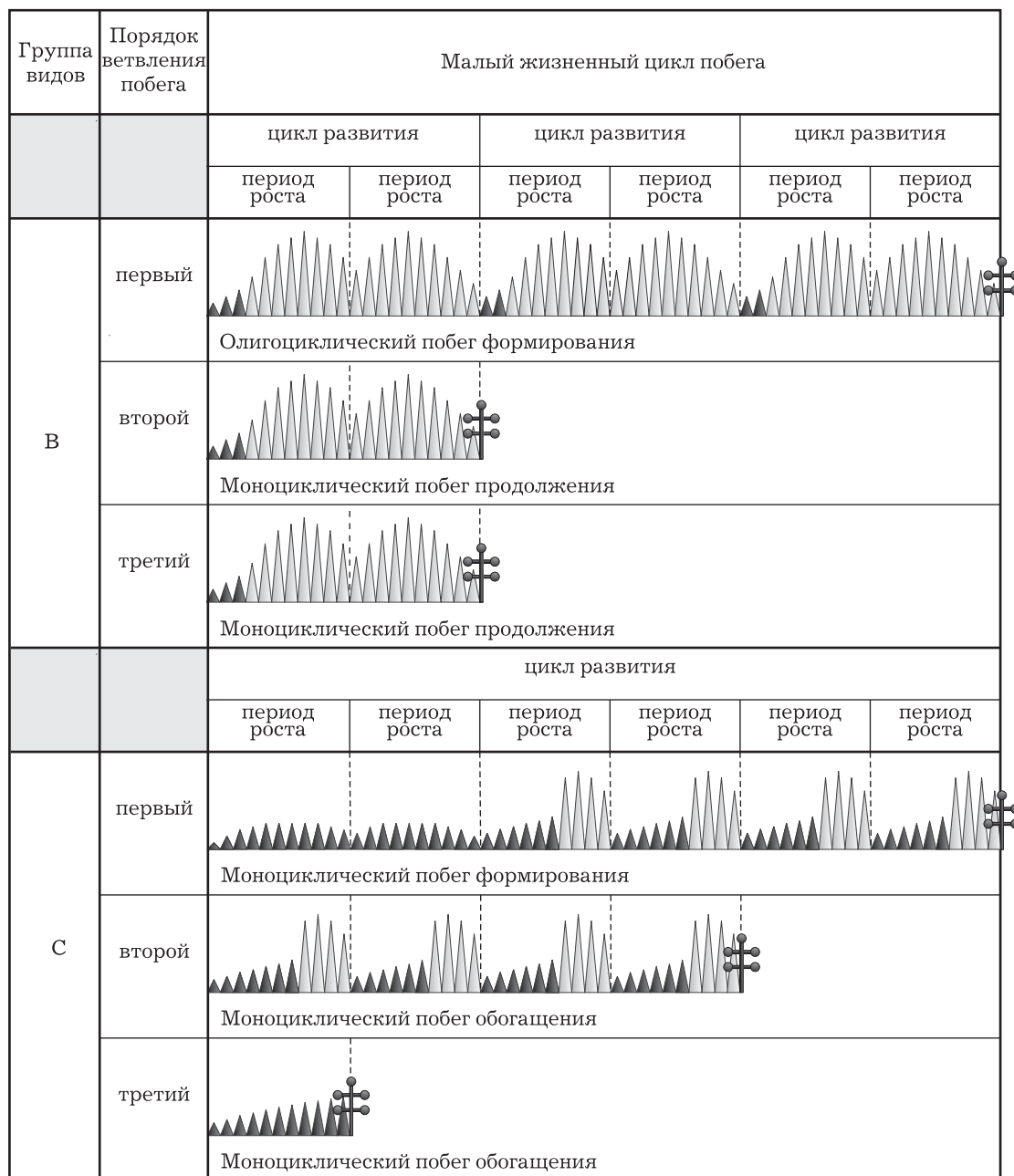


Рис. 1. Продолжительность малого жизненного цикла побегов различного порядка ветвления системы побега формирования видов рода *Dracaena*. Ряды листьев в пределах малых жизненных циклов побегов изображены схематически:

▲ — лист низовой формации; ▲ — лист срединной формации; ☼ — соцветие

апериодически; олигоциклические с двумя периодами роста в год (*D. deremensis*, *D. fragrans*, *D. reflexa*, *D. thaloides*) или моноциклические с шестью периодами роста в год (*D. surculosa*). У *D. draco*, *D. hookeriana*, *D. marginata*, *D. umbracullifera* отсутствуют.

III. *Побеги обогащения* — развиваются из медиальных почек материнского побега периодически, пролептически, до второго порядка ветвления включительно за период вегетации; олигоциклические, побеги первого порядка с четырьмя периодами роста в год, побеги второго порядка — с одним (*D. surculosa*). У остальных видов отсутствуют.

Закономерности развития побегов. Установленные нами закономерности заключаются прежде всего в согласованных изменениях размеров листьев и междоузлий в процессе развития побегов. Видимые изменения размеров листьев наблюдаются у всех исследуемых видов. Что касается междоузлий, то у части видов (*D. draco*, *D. hookeriana*, *D. marginata*, *D. umbracullifera*) междоузлия редуцированы так, что длина метамера равна толщине листового основания и не изменяется на протяжении периода вегетации. У большинства этих видов изменения размеров листьев не являются закономерными и тем более согласованными с изменениями размеров междоузлий. Исключением является вид *D. hookeriana*, у которого изменение размеров листьев носит закономерный характер, как и у остальных видов (*D. deremensis*, *D. fragrans*, *D. reflexa*, *D. surculosa*, *D. thaloides*). У этих видов были установлены следующие закономерности развития побегов в пределах периода роста:

- в начале периода роста размеры листа увеличиваются, а к концу — уменьшаются; максимальные по размеру листья образуются в середине периода роста;
- в начале периода роста длина междоузлий увеличивается, затем уменьшается, достигая минимума в середине периода роста; с уменьшением размера листьев

длина междоузлий увеличивается, но к концу периода роста уменьшается вместе с размером листьев.

Нами выделены три фазы роста побега:

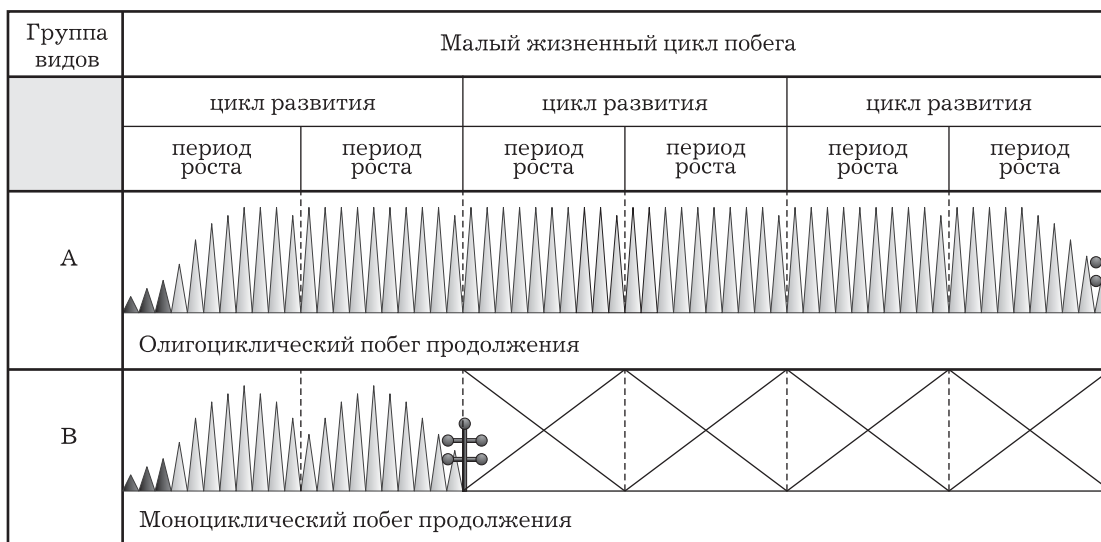
1. Фаза положительной корреляции между длиной листа и диаметром междоузлия в метамере на фоне увеличения их размеров (в начале периода роста).

2. Фаза отрицательной корреляции между длиной листа и диаметром междоузлия в метамере (в середине периода роста).

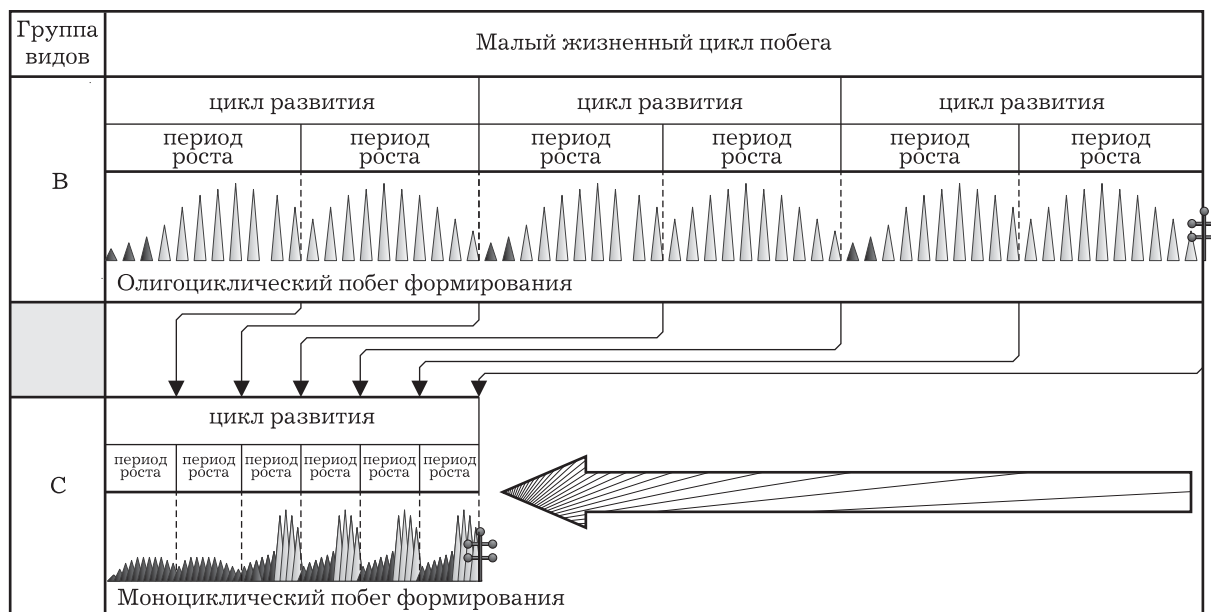
3. Фаза положительной корреляции между длиной листа и диаметром междоузлия в метамере на фоне уменьшения их размеров (в конце периода роста).

Особенности роста побегов исследованных видов демонстрируют закономерности перераспределения ресурса пластических веществ в пределах метамера в различные фазы роста побега. В начале (при увеличении интенсивности метаболизма) и в конце (при ее снижении) периода роста наблюдается одновременное соответственно увеличение или уменьшение длины листьев и междоузлий, т. е. положительная корреляция между ними. В середине периода роста, при стабильной интенсивности метаболизма и необходимости формирования как можно большей площади фотосинтетической поверхности, включается другая программа развития, основанная на отрицательной корреляции между длиной листа и диаметром междоузлия в метамере, обеспечивающая эффективное распределение ограниченного ресурса пластических веществ.

Морфоструктура побегов. Закономерности развития побегов исследуемых видов отражаются в строении побегов и позволяют выделить четко выраженную повторяющуюся единицу с характерной морфоструктурой — прирост побега за период роста, состоящий из ряда метамеров с определенным образом изменяющимися размерами листьев и междоузлий. Изученные нами объекты отличаются как строением самой морфоструктурной единицы, так и особен-

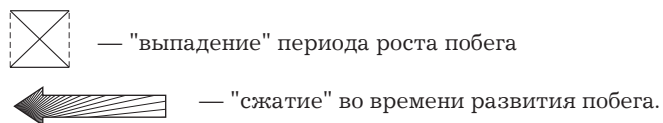


a



б

Рис. 2. Продолжительность малого жизненного цикла побегов в различных группах видов рода *Dracaena*:



Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

ностями построения побегов посредством таких единиц. Объекты исследования были разбиты нами на три группы, представители которых отличаются морфоструктурой побегов. Критериями отличия были следующие характеристики: наличие или отсутствие листьев низовой или срединной формации в пределах морфоструктурной единицы (периода роста); наличие или отсутствие закономерного изменения размеров метамеров в пределах морфоструктурной единицы; идентичность морфоструктуры побегов разных типов одного вида в пределах цикла развития. Ввиду того, что среди исследуемых объектов есть виды как переходящие в генеративную фазу развития в условиях оранжерей НБС, так и непереходящие, единицей сравнения выбраны периоды роста срединных циклов олиго- или полициклических побегов (исключение составляет *D. surculosa*, у которого все побеги моноциклические).

Группа А. Имеются только побеги продолжения. В пределах периода роста отсутствуют листья низовой формации и закономерные изменения размеров метамеров (*D. draco*, *D. marginata*, *D. umbracullifera*) (рис. 2, а).

Группа В. Имеются побеги продолжения и формирования. В пределах периода роста листья низовой формации могут как присутствовать, так отсутствовать (в зависимости от условий развития), размеры листьев и междоузлий закономерно изменяются (*D. deremensis*, *D. fragrans*, *D. reflexa*, *D. thaloides*) (или изменяются только размеры листьев (*D. hookeriana*)) (см. рис. 1); морфоструктура побегов разных типов качественно идентична (*D. deremensis*, *D. fragrans*, *D. reflexa*, *D. thaloides*) (или имеются только побеги продолжения (*D. hookeriana*)).

Группа С. Имеются побеги формирования и обогащения. В пределах периода роста развиваются либо только листья низовой формации, либо листья низовой и срединной формаций; размеры листьев и междоузлий закономерно изменяются; морфо-

структура побегов разных типов качественно неидентична: побеги разных типов и порядка ветвления отличаются количеством периодов роста (*D. surculosa*) (см. рис. 1).

Изменчивость структуры побегов. Сравнительный анализ строения побегов объектов изучения, помимо различий в пределах цикла развития, позволяет выделить ряд структурных отличий, связанных с количеством циклов развития в пределах малого жизненного цикла.

1. Изменчивость структуры побегов одного типа разных объектов исследования:

— побеги продолжения:

— в группе А — полициклические;

— в группе В — моноциклические (в оранжерейных условиях иногда олигоциклические);

— в группе С — отсутствуют (развиваются побеги обогащения).

— побеги формирования:

— в группе А — отсутствуют (функцию побега формирования выполняет главный побег);

— в группе В — олигоциклические;

— в группе С — моноциклические.

2. Изменчивость структуры разных типов побегов в пределах одного вида:

— в группе А — побеги полициклические;

— в группе В — побеги формирования олигоциклические, побеги продолжения моноциклические;

— в группе С — побеги формирования моноциклические, с шестью периодами роста в год, побеги обогащения олигоциклические, побеги первого порядка с четырьмя периодами роста в год, побеги второго порядка — с одним.

Обобщая изложенное, можно выделить следующие тенденции изменения развития побегов у изученных видов:

— изменение степени дифференциации структуры как побега (увеличение степени дифференциации метамеров от группы А к группе С), так и системы побегов (в группе А все побеги моноциклические, в группе С

количество периодов роста побега зависит от порядка ветвления);

— изменение времени прохождения побегами малого жизненного цикла: от полициклических побегов продолжения в группе А к моноциклическим в группе В, от олигоциклических побегов формирования в группе В к моноциклическим в группе С. Подобная тенденция наблюдается и в онтогенезе растений: в группе В побеги формирования олигоциклические, побеги продолжения моноциклические; в группе С — побеги формирования с шестью периодами роста, побеги обогащения второго порядка — с одним.

Более высокая степень дифференциация структуры побега наблюдается у видов, испытывающих недостаток света в условиях естественного произрастания. Значительное увеличение длины междоузлий в первой фазе начального этапа развития побега (особенно побега формирования), базирующееся, вероятно, на генетически закрепленной неспецифической реакции этиоляции, обеспечивает быстрый вынос фотосинтезирующих листьев в условия с лучшей освещенностью. Корреляционные связи между размерами листьев и междоузлий обусловлены прежде всего ограниченностью ресурса пластических веществ и их эффективным распределением.

Что касается различной скорости прохождения побегами малого жизненного цикла и степени дифференциации структуры побеговых систем, то они рассматриваются нами как результат гетерохронии этапов морфогенеза.

Гетерохрония этапов морфогенеза побегов. Морфоструктурные перестройки базируются на двух различных процессах: количественном изменении хода прохождения существующих этапов развития — гетерохронии и появлении новых этапов развития. Гетерохронию рассматривают как результат двух противоположных явлений [7]: акселерации — "преждевременного действия генов" и как следствие — более

раннего появления или завершения развития какого-либо органа или организма в целом и ретардации — "отсрочки действия определенных генов" с противоположным результатом развития. Однако, на наш взгляд, описанные процессы касаются не только органа или организма в целом, но и определенных фаз их развития, результат изменения которых фиксируется в структуре органа. Кроме того, мы считаем необходимым дать более детальную классификацию вариантов гетерохронии.

Акселерация:

- ускорение прохождения этапов (фаз) развития (за счет увеличения скорости развития);
- укорочение периода прохождения этапа (фазы) развития (за счет выпадения подэтапов развития, например, уменьшения количества метамеров при развитии побега);
- выпадение этапа (фазы) развития (как крайний случай — укорочение периода ее прохождения);
- перестановка какого-либо этапа (фазы) к началу развития относительно других этапов (фаз).

Ретардация:

- замедление прохождения этапов (фаз) развития (за счет уменьшения скорости развития);
- удлинение периода прохождения этапа (фазы) развития (за счет итерации (тиражирования) подэтапов развития, например, увеличения количества метамеров при развитии побега);
- перестановка к концу развития какого-либо этапа (фазы) относительно других этапов (фаз).

Следует отметить, что при неизменной продолжительности развития органа (организма) изменение (ускорение или замедление) продолжительности одних фаз развития влечет за собой противоположные изменения некоторых фаз развития, т. е. между ними наблюдается отрицательная корреляция.

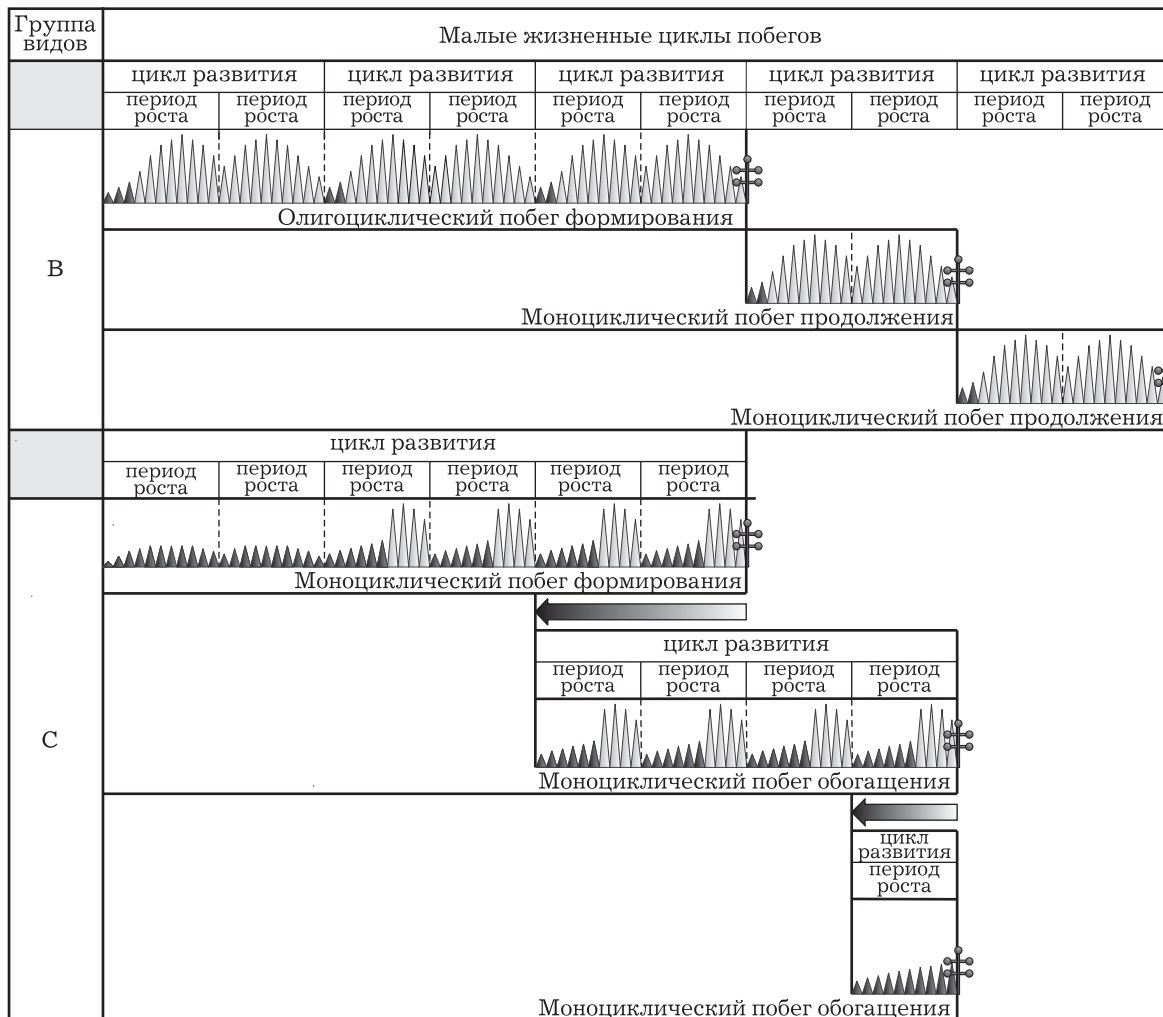


Рис. 3. Последовательность развития побегов различного порядка ветвления системы побега формирования видов рода *Dracaena*:

← — сдвиг начала развития побега.
 Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Малый жизненный цикл побегов объектов исследования целесообразно разбить на следующие фазы: фаза развития листьев нижней формации; фаза развития листьев срединной формации; генеративная фаза.

Сокращение периода развития побегов более высокого порядка можно представить как укорочение периода прохождения малого жизненного цикла за счет выпадения

циклов развития (группа В) или периодов роста (группа С) (см. рис. 1). Такая закономерность наблюдается у многих древесных растений [7]. Сериальные рекапитуляции, образуемые побегами последовательных порядков ветвления, отражают тенденцию акселерации развития в пределах рода *Dracaena*. Это проявляется в сокращении малого жизненного цикла побегов продолжения (от полициклических в группе А

к моноциклическим в группе В), которое происходит за счет выпадения циклов развития (см. рис. 2, а). Сокращение периода развития побегов формирования (от олигоциклических побегов в группе В к моноциклическим в группе С) происходит несколько иным способом. Здесь мы наблюдаем ускорение развития побега, причем период развития каждого цикла пропорционально уменьшается. Моноциклический побег формирования группы С "рекапитулирует" шесть периодов роста трициклического побега формирования группы В, что отражается в структуре побега чередованием фаз развития листьев низовой и срединной формаций (рис. 2, б). Кроме того, изменяется продолжительность фаз развития в пределах периода роста побега. Первый и второй периоды роста характеризуются выпадением фазы развития листьев срединной формации. Во втором—шестом периодах наблюдается удлинение периода прохождения фазы развития листьев низовой формации за счет увеличения количества таких метамеров и соответственно укорочение периода прохождения фазы развития листьев срединной формации. Такое перераспределение продолжительности фаз является частью общей стратегии роста видов группы С [3]. Развитие побегов обогащения в группе С можно представить как перестановку к началу развития побега продолжения относительно пятого и шестого периодов роста побега формирования. Кроме этого, побеги каждого следующего порядка ветвления укорачивают продолжительность своего развития за счет выпадения периодов роста или фаз развития (рис. 3).

Выводы

Объяснение изменений онтогенеза "открытых ростовых систем" посредством трех модусов филэмбриогенеза (анаболии, девиации и архалаксиста) не отражает всего их многообразия. Тем более вносят путаницу такие неоднозначные термины как "неоте-

ния", "педоморфоз" и т.п., которыми обозначают *результаты* перестроек. Более плодотворным является подход, при котором рассматриваются *процессы* перестройки онтогенеза, в частности гетерохронии, позволяющие более детально анализировать происходящие изменения.

Анализ закономерностей строения побегов исследованных видов рода *Dracaena* позволил выделить ряд закономерностей структурной изменчивости в пределах рода, реализуемой путем перестройки онтогенеза. Модусы структурной перестройки онтогенеза отражают тенденцию ускорения развития как отдельных побегов, так и побеговых систем, и реализуются различными вариантами положительной гетерохронии.

1. Жмьлев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. — М.: Гриф и К, 2002. — 240 с.

2. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. — М.: Наука, 1977. — 158 с.

3. Мальцов И.Ю. Стратегии роста видов рода *Dracaena* Vand. ex L. (*Dracaenaceae* R. A. Salisbury) // Интродукция растений. — 2004. — № 1. — С. 61—64.

4. Мальцов И.Ю. Строение побеговой системы видов рода *Dracaena* Vand. ex L. (*Dracaenaceae* Salisb.) // Интродукция растений. — 2007. — № 1. — С. 50—54.

5. Паутов А. А. Структура листа в эволюции тополей. — СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2002. — 164 с. (Тр. С.-Петербург. об-ва естествоиспытателей. Сер. 3. — Т. 78.)

6. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. — 610 с.

7. Серебрякова Т.И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биол. — 1983. — 44, № 5. — С. 579—593.

8. Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. — 214 с.

Рекомендовала к печати Л.А. Ковальская

I.Ю. Мальцов

Національний ботанічний сад
ім. М.М. Гришка НАН України,
Україна, м. Київ

МОДУСИ МОРФОСТРУКТУРНОЇ МІНЛИВОСТІ
ПАГОНІВ ВИДІВ РОДУ DRACAENA VAND. EX
L. (DRACAENACEAE SALISB.)

Проаналізовано закономірності розвитку і морфологічну структуру пагонів 9 видів роду *Dracaena Vand. ex L.* Визначені модуси морфоструктурної адаптації пагонів досліджуваних видів.

I.Yu. Maltsov

M.M. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

MODUSES OF SHOOT MORPHOSTRUCTURE
VARIABILITY OF DRACAENA VAND. EX L.
SPECIES (DRACAENACEAE SALISB.)

In the article the patterns of development and morphological structure of shoots of 9 *Dracaena Vand. ex L.* species were analyzed. The moduses of morphostructural adaptation of shoots of species studied were determined.