

УДК 58.009, 58.084, 58.002

С.В. Федорова

S.V. Fedorova

**ASARUM EUROPAEUM L. (ARISTOLOCHIACEAE): ПОЛИЦЕНТРИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ СТРОЕНИЯ ОРГАНИЗМА, МОРФОМЕТРИЯ, ПРОДУКТИВНОСТЬ**

**ASARUM EUROPAEUM L. (ARISTOLOCHIACEAE): POLYCENTRIC STRUCTURE MODEL OF THE ORGANISM, MORPH-METRIC, PRODUCTIVITY**

В статье представлена выработанная автором полицентрическая модель строения организма, адаптированная к *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae). В основу модели положен четкий ключ к выделению 4 элементов: центр побегообразования, центр почвенного питания, центр генерации, центр ассимиляции. Принципы выделения элементов – функциональная и морфологическая дифференциация организма растения на органы. Показана перспектива использования модели в процессе проведения популяционного исследования различной направленности. Описан гипотетический жизненный цикл организма растения, представлены реальные морфометрические показатели и продуктивность полицентрического организма *A. europaeum* в сосново-разнотравном фитоценозе.

Процесс адаптации растений к среде обитания – актуальная экологическая проблема. Решать ее можно в рамках различных методологических подходов. Автором предложен оригинальный методологический подход к решению проблемы, основанный на полицентрической модели строения организма растения (Федорова, 2012, 2013а, 2014а, 2014б, 2015). В основу полицентрической модели строения организма растения положен четкий ключ к выделению 4 элементов: центр побегообразования, центр почвенного питания, центр генерации, центр ассимиляции. Принципы выделения элементов – функциональная и морфологическая дифференциация организма растения на органы.

*Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae) – вид из категории жизненных форм «травянистые корневищные поликарпические растения», имеет дизъюнктивный ареал, что обуславливает его внесение в региональные Красные книги (Красная..., 2006, 2012 и др.). В Республике Татарстан вид широко распространен, произрастает под пологом хвойных, лиственных и смешанных лесов и представляет собой подходящую модель для проведения различных экспериментов (Любарский, 1967; Любарский, Полуянова; 1984, Федорова, 2011, 2013б).

В 2013 г был проведен очередной эксперимент с *A. europaeum* в лесном фитоценозе. Административная привязка: Республика Татарстан, г. Казань, Кировский район, с. Беляевское. Климат: умеренно-континентальный с теплым умеренно влажным летом и морозной снежной зимой. Почва: серая лесная. Фитоценоз: сосново-разнотравный. Доминант *Pinus sylvestris* L. Сомкнутость крон 40 %. В травостое: преимущественно вегетативно-подвижные растения: *A. europaeum*, *Aegopodium podagraria* L., *Stellaria holostea* L., *Carex pilosa* Scop., *Equisetum sylvaticum* L., *Galium mollugo* L., *Anemone ranunculoides* L., *Geum urbanum* L., *Viola tricolor* L., *Corydalis solida* (L.) Clairg., *Ranunculus acris* L. Принцип отбора образцов: сплошной сбор ассимилирующих растений с сохранением всех вегетативных органов в зоне максимального проективного покрытия. Период сбора: фенологическая фаза «цветение». Дата сбора и гербаризации образцов: 18 мая 2013 г. Критерии оценки состояния образцов: морфометрические показатели, характеризующие развитие вегетативных органов и продуктивность организма. Принцип выбора показателей: целесообразность их использования для проведения популяционного анализа. Обработка данных: стандартный «Пакет анализа» в Microsoft Excel, пакет программ «Описательная статистика» с доверительным уровнем в 90 %. Символика обозначений:  $M$  – среднее арифметическое,  $m_M$  – стандартная ошибка,  $\Delta$  – доверительный интервал,  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение,  $C_v, \%$  – коэффициент вариации,  $Lim x_i$  – границы варьирования;  $n$  – объем выборки,  $\sum x_i$  – сумма вариант,  $Mo$  – мода.

Эксперимент лег в основу составления полицентрической модели строения организма *A. europaeum*. На рис. 1 представлены гербарные образцы растения с обозначением морфологических деталей. В табл. 1 представлены элементы полицентрической модели, их место в структуре организма *A. europaeum* и функциональная роль в системе организма. На рис. 2 представлены элементы полицентрической модели

Таблица 1

Структурные элементы полицентрической модели организма *Asarum europaeum* и их функциональная роль

Элемент	Место в структуре организма	Функциональная роль
Центр побегообразования	вегетативный узел, обеспечивающий формирование почек и выход ассимилирующих органов	Формирование и рост вегетативного побега, ассимиляция, перспектива вегетативного размножения
Центр генерации	генеративный узел, обеспечивающий формирование цветка и выход семян	Формирование и рост генеративного органа, перспектива генеративного размножения
Центр ассимиляции	листовая пластинка	Ассимиляция
Центр почвенного питания	вегетативный узел, с соседним более молодым междоузлием, обеспечивающий формирование и выход корней	Формирование и рост корня, всасывание и проведение минерального раствора, перспектива вегетативного размножения

*A. europaeum*. Анализ источников (Любарский, 1967; Смирнова, Зворыкина, 1974; Любарский, Полуянова, 1984; Смирнова, 1987; Закамская, Жукова, 2000; Дымова, Тетерюк, 2000; Серебрякова и др., 2007) и личные наблюдения показали, что в естественных местообитаниях на фоне благоприятных климатических условий в центральной России процессы формирования побегов, придаточных корней и цветков происходят только в начале вегетационного сезона (конец апреля, май). Позднее активность вегетативных почек снижается и они переходят в состояние покоя. В середине июня отмечается процесс элиминации семян. Опыление цветков и распространение семян осуществляется благодаря агентам – муравьям. Для растения характерна мирмекохория.

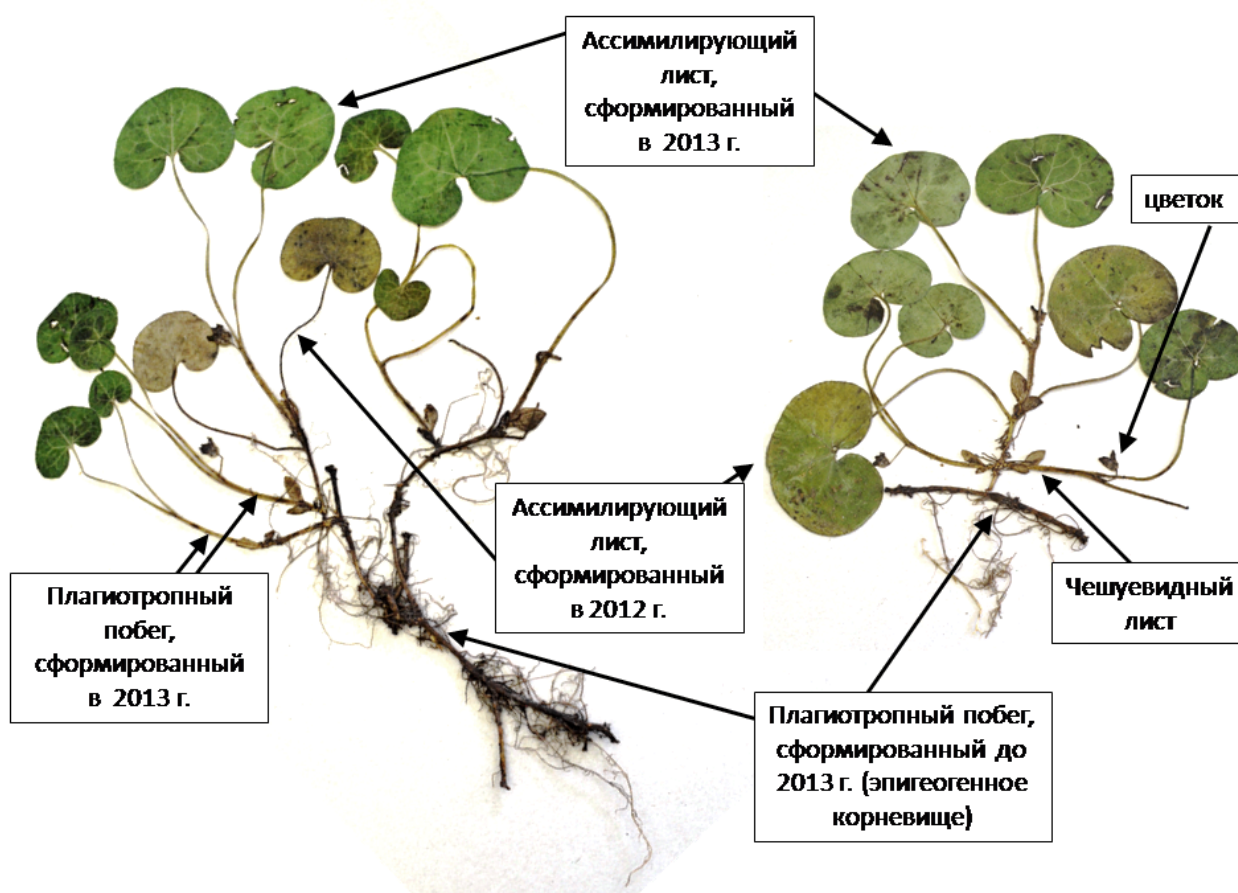


Рис.1. Морфологическое строение организма растения. Гербарные образцы *Asarum europaeum*. Дата сбора 18 мая 2013 г. Место сбора: сосново-разнотравный фитоценоз; пригородный лес (вблизи с. Беляевское) г. Казань, Республика Татарстан.

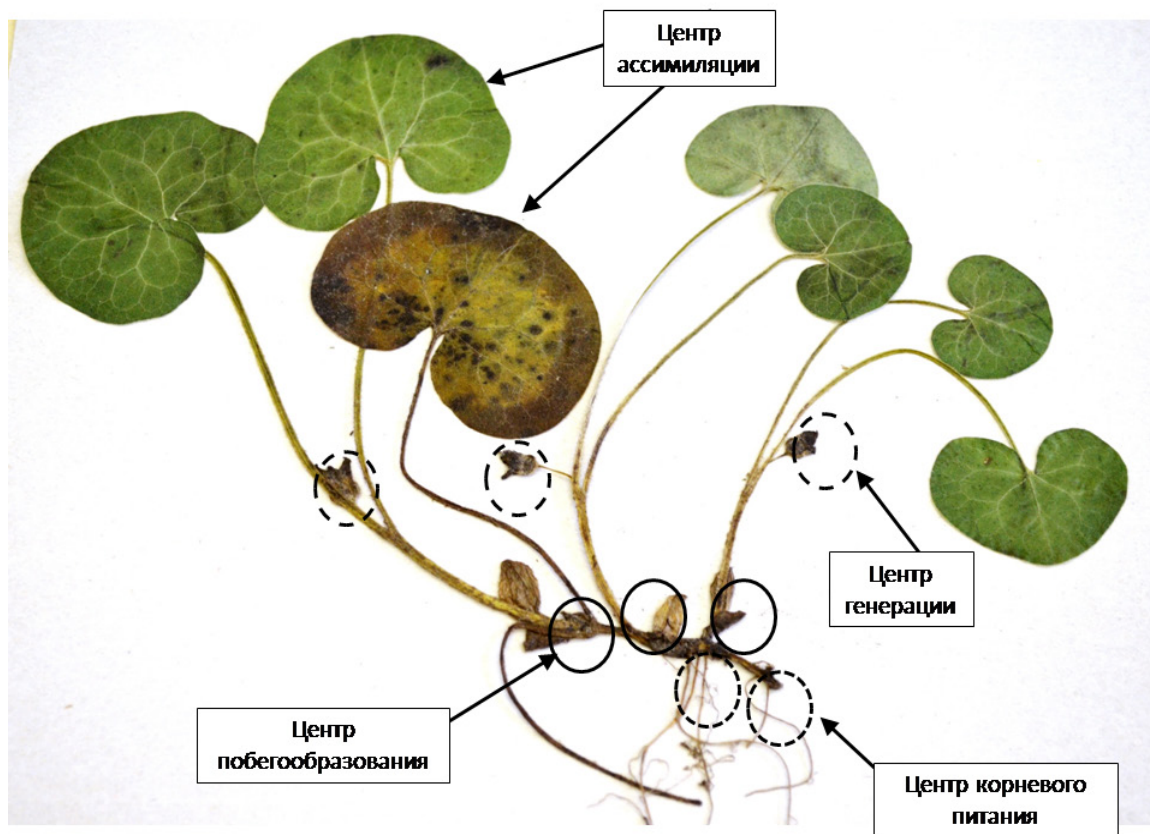


Рис. 2. Структурные элементы в полицентрической модели строения организма растения. Гербарный образец *Asarum europaeum*. Дата сбора 18 мая 2013 г. Место сбора: сосново-разнотравный фитоценоз; пригородный лес (вблизи с. Беляевское) г. Казань; Республика Татарстан.

Гипотетический жизненный цикл организма *A. europaeum* в концепции полицентрической модели строения организма описывается следующим образом.

Процесс прорастания семени стимулирует активную работу конуса нарастания корня, которая способствует формированию главного центра почвенного питания. На этапе проростка работа центра почвенного питания стимулирует работу конуса нарастания стебля, которая способствует формированию главного центра побегообразования.

Ювенильный этап в естественных местообитаниях в умеренном климате может начаться не ранее, чем на 2-й год активной вегетации, и продолжаться еще 1–2 вегетационных года (период покоя не учитывается). Центр побегообразования способен формировать стебель длиной 1–2 см, 1–2 шт. чешуевидных сидячих листьев и 1 шт. черешковых ассимилирующих листьев с почковидной пластинкой. Из-за медленного прироста и слаборазвитой механической ткани побег (гипокотиль, эпикотиль, стебель с чешуевидными листьями и почками возобновления) размещен в лесной подстилке, где опавшие остатки растений в разной степени разложения смешаны с частицами почвы. Из-за короткого черешка (не более 7 см) центр ассимиляции размещен в нижнем слое травяного яруса. Центр ассимиляции не имеет защитной кутикулы и не способен пережить период с отрицательными температурами воздуха (зимует ювенильное растение без листьев). Положительные температуры воздуха в сочетании с повышенной влажностью почвы (из-за таяния снега и частых весенних осадков) стимулируют работу придаточной почки на многолетнем участке побега, способствуя формированию дополнительного центра почвенного питания. Придаточный корень обладает способностью к сокращению (контрактильный) и способствует затягиванию многолетнего участка побега сначала в лесную подстилку, затем в почву. По мере погружения побега в почву, он в течение вегетационного периода испытывает ряд метаморфозов (проводящая система смещается внутрь, развивается проводяще-механическое кольцо, формируется корка) и начинает функционировать как корневище.

Имматурный этап в естественных местообитаниях в умеренном климате может начаться не ранее, чем на 3-й год активной вегетации, и продолжаться еще несколько вегетационных лет (период покоя не учи-

тывается). Работа нескольких центров почвенного питания и непрерывный ассимиляционный процесс способствуют формированию дополнительного центра корневого питания. Глубина залегания корней 5–10 см. Центр побегообразования способен формировать плагиотропный стебель длиной до 4 см, 2–3 шт. чешуевидных листьев, 1–3 шт. ассимилирующих длинночерешковых листьев. В пластинке ассимилирующего листа развивается защитная кутикула, и центр ассимиляции приобретает способность пережить отрицательные температуры воздуха под снежным покровом и использовать каждый подходящий момент для активной работы. Центр ассимиляции, переживший зимний период, способен сохранять свою активность до середины вегетационного периода. Затем он (если не был поврежден механическим путем или растение не пережило физиологический кризис) отмирает в результате естественного физиологического процесса.

Виргинильный этап в естественных местообитаниях в умеренном климате может начаться не ранее, чем на 5-й год активной вегетации, и продолжаться еще 5 и более вегетационных лет (период покоя не учитывается). Работа нескольких центров почвенного питания и непрерывный ассимиляционный процесс способствуют формированию дополнительных центров почвенного питания и центров побегообразования на разных участках системы плагиотропного побега. Глубина проникновения корней на богатой гумусом почве может достигать 50 см. Одна почка в центре побегообразования способна формировать плагиотропный стебель длиной до 7 см, 2–3 шт. чешуевидных листьев, 1–3 шт. ассимилирующих длинночерешковых листьев.

Генеративный этап в естественных местообитаниях в умеренном климате может начаться не ранее, чем на 6-й год активной вегетации, и продолжаться много вегетационных лет (период покоя не учитывается). Работа нескольких центров почвенного питания и непрерывный ассимиляционный процесс стимулируют работу центра побегообразования. Одна почка в центре побегообразования способна формировать плагиотропный стебель длиной до 7 см, 2–3 шт. чешуевидных листьев, 1–3 шт. ассимилирующих длинночерешковых листьев. Работа апикальной почки способствует формированию центра генерации (короткий цветочный побег с одиночным верхушечным поникающим цветком).

Непрерывный процесс нарастания системы плагиотропного побега благодаря работе центров побегообразования и формирование эпигеогенного корневища с дополнительными центрами почвенного питания способствуют бесконечно длительному процессу роста организма, и исключают его старение. Отмирание части плагиотропного побега, у которой почки были израсходованы либо на прирост организма, либо на его питание в период кризиса способствует продлению жизнедеятельности организма и его омоложению. Вегетативный узел, обособленный от системы плагиотропного побега и оставшийся в почве может сохранять свою потенциальную ростовую активность длительный период. Реализация его потенциала в благоприятной среде способствует возобновлению организма и формированию полицентрической структуры в более короткий период, по сравнению с аналогичным процессом, который происходит вследствие прорастания семени.

Гипотетически каждая почка в вегетативном узле способна сформировать сначала дополнительный центр побегообразования, затем центр генерации. Каждый вегетативный узел способен сформировать центр

Таблица 2

Показатели, характеризующие размеры и продуктивность полицентрического организма *Asarum europaeum* в сосново-разнотравном фитоценозе. Данные 18 мая 2013 г. ( $n = 11$ )

Параметр	Количество центров, шт.				Общая площадь центров ассимиляции, см <sup>2</sup>
	почвенного питания	побега-образования	генерации	ассимиляции	
$M \pm \Delta$	$7,5 \pm 3,2$	$6,3 \pm 1,8$	$5,1 \pm 1,9$	$14,4 \pm 4,6$	$293 \pm 88$
$m_M$	1,7	1,0	1,1	2,6	48
$Me$	6	5	4	11	216,06
$Mo$	4	3	2	10	-
$C_v, \%$	77	53	69	59	55
$\sigma$	5,8	3,4	3,5	8,5	161
$Es$	3,27	1,7	1,11	4,07	0,03
$As$	1,7	1,3	1,3	2,02	1,19
$Lim x_i$	2–22	3–14	2–13	7–36	165,63–612,14
$\sum x_i$	83	69	56	158	3220,88



Таблица 3

Показатели, характеризующие форму и размеры вегетативных органов в полицентрическом организме *Asarum europaicum* в сосново-разнотравном фитоценозе. Данные 18 мая 2013 г.

Параметр	Показатели ассимилирующего листа				Длина прироста плагиотропного побега, сформированного центром побегообразования в 2013 г, см
	длина черешка, см	длина пластинки, см	ширина пластинки, см	площадь поверхности пластинки, см <sup>2</sup>	
n	166	163	163	169	67
M ± Δ	10,25 ± 0,28	4,29 ± 0,18	5,18 ± 0,22	19,06 ± 1,4	4,01 ± 0,21
m <sub>M</sub>	0,17	0,11	0,13	0,87	0,12
Me	10,5	4,3	5	16,55	4
Mo	11	6	6,5	34,65	4,5
C <sub>v</sub> , %	21	32	33	59	25
σ	2,18	1,39	1,71	11,28	1,01
Es	0,58	-0,80	-0,69	-0,75	3,48
As	-0,42	-0,08	0,01	0,47	1,05
Lim x <sub>i</sub>	3,5–16	1,5–7,5	1,5–9,4	1,78–46,35	2–8
Σ x <sub>i</sub>	1701,38	699,63	845,4	3220,88	268,8

Таблица 4

Показатели, характеризующие размеры полицентрического организма *Asarum europaicum* в сосново-разнотравном фитоценозе. Данные 18 мая 2013 г. (n = 11)

Параметр	Количество центров ассимиляции, сформированных в разные годы, шт.		Длина системы плагиотропного побега, сформированная в разные периоды, см	
	2012 г.	2013 г.	до 2013 г.	в 2013 г.
M ± Δ	3,18 ± 1,4	11,18 ± 3,6	17,15 ± 6,3	42,75 ± 11,8
m <sub>M</sub>	0,7	1,9	3,5	6,5
Me	3	16	14	39,1
Mo	4	0	8	-
C <sub>v</sub> , %	78	58	67	50
σ	2,48	6,55	11,48	21,5
Es	0,20	0,20	4,55	0,49
As	0,97	0,97	2,04	1,02
Lim x <sub>i</sub>	0–8	5–28	8–47	21,1–87,9
Σ x <sub>i</sub>	35	123	188,7	467,5

почвенного питания. Процесс естественного физиологического обособления центров почвенного питания от материнской системы плагиотропного побега способен происходить на любом этапе гипотетического жизненного цикла. В естественных условиях способности реализуются не полностью. Процесс реализации растянут во времени из-за воздействия эндогенных и экзогенных для организма факторов. Неполная реализация способностей различных структур организма в вегетационный год сохраняет способность организма к адаптации в меняющейся среде на протяжении ряда календарных лет.

В структуре организма, развивающегося в естественной среде, центры побегообразования и почвенного питания пространственно удалены друг от друга минимум на длину междоузлия. Центры ассимиляции и центры генерации формируются только на фоне благоприятного климатического фактора и не из каждой почки. Процесс вегетативного размножения организма реализуется чаще всего на виргинильном и генеративном этапах.

В табл. 2–4 представлены морфометрические показатели вегетативных органов и показатели продуктивности полицентрического организма *A. europaicum* в сосново-разнотравном фитоценозе. Совместное произрастание обследованных организмов на площади около 70 см<sup>2</sup> способствовало 90 % проективному покрытию вида и формированию 3 дочерних ювенильных организмов сформированных вследствие прорастания семени.

Таким образом, проведенный эксперимент позволил внести поправки в описание гипотетического жизненного цикла *A. europaeum*, получить новые факты о морфометрии организма и выявить его продуктивность в лесном фитоценозе. В связи с этим можно рекомендовать внесение поправок в справочные издания по ботанике (атласы, флоры, определители). Полицентрическая модель строения организма была успешно адаптирована к *A. europaeum* и ее использование представляется перспективным для проведения популяционного исследования различной направленности.

#### ЛИТЕРАТУРА

**Дымова О.В., Тетерюк Л.В.** Физиологическая и популяционная экология неморальных травянистых растений на севере. – Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. – 144 с.

**Закамская Е.С., Жукова Л.Ф.** Особенности морфоструктуры и морфологическая изменчивость копытня европейского // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2000. – С. 84–86.

Красная книга Кемеровской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / отв. ред. А.Н. Куприянов, 2-е издание. – Кемерово: Азия принт, 2012. – Т.1. – 208 с.

Красная книга Алтайского края: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений / науч. ред. Р.В. Камелин, А.И. Шмаков. – Барнаул: ИПП «Алтай», 2006. – Т.1. – 262 с.

Маслянинская централизованная библиотечная система / Редкие и исчезающие растения [Электронный ресурс] URL <http://www.mas-cbs.narod.ru/kraeved/prigoda/redkierast.htm>.

Краснокнижный вид *Asarum europaeum* L. [Электронный ресурс] URL: <http://oopt.aari.ru/rbdata/1860/bio/20397>.

**Любарский Е.Л.** Экология вегетативного размножения высших растений. – Казань: Казан. ун-та, 1967. – 180 с.

**Любарский Е.Л., Полуянова В.И.** Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. – Казань: Казан. ун-та, 1984. – 140 с.

**Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г.** Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений: учебник. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2007. – 543 с.

**Смирнова О.В.** Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 207 с.

**Смирнова О.В., Зворыкина К.В.** Копытень европейский // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во Мос. ун-та, 1974. – Вып. 1. – С. 41–51.

**Фёдорова С.В.** Популяционные отклики *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae) на смену эколого-ценотических факторов // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: сб. тр. II Междунар. интернет-конф. (8–11 ноября 2011 г. Казань). – Казань: Казан. ун-та, 2011. – С. 139–148.

**Федорова С.В.** Особенности формирования полицентрической системы *Ranunculus repens* L. (Ranunculaceae) в модельной популяции // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам XI Междунар. науч.-практ. конф. (28–31 августа 2012 г., Барнаул). – Барнаул: Жерносенко С.С., 2012. – С. 201–206.

**Федорова С.В.** Популяционные отклики *Fragaria vesca* L. (Rosaceae) на смену местообитания в условиях крайнего севера // Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: мат. Всерос. конф. (3–7 июня 2013 г., Сыктывкар) [Электронный ресурс]. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2013 а. – С. 140–143. URL: <http://ib.komisc.ru/add/conf/tundra/>

**Федорова С.** Популяционная организация травянистых растений в лесных фитоценозах: *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae) и *Convallaria majalis* L. (Convallariaceae). – LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG Saarbrücken < Germany, 2013 б. – 116 с.

**Федорова С.В.** Полицентрическая система *Potentilla anserina* L. (Rosaceae) как элемент популяционной системы // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всерос. науч. конф. (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества). – Киров: Радуга-ПИРЕСС, 2014а. – С. 169–174.

**Фёдорова С.В.** Популяционные отклики *Potentilla anserina* L. (Rosaceae) на смену эколого-ценотических условий // Современное состояние, тенденции развития, рациональное использование и сохранение биологического разнообразия растительного мира: мат. Междунар. науч. конф. (23–26 сентября 2014 г., Минск-Нарочь). – Минск: Экоперспектива, 2014б. – С. 267–271.

**Фёдорова С.В.** *Aster alpinus* L. (Asteraceae) на склонах разной экспозиции: популяционный аспект // Труды Тигирекского заповедника, 2015. – Вып. 7. – С. 191–198.

#### SUMMARY

The article polycentric model of the plant organism, developed by the author, adapted to *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae). Clear key to release the 4 elements: shoot-formation center, generation center, soil-food center, assimilation center. The principle of separation elements is organ functional and morphological differentiation of plant organism. The prospect of model using is shown for population analysis for different purposes. The plant organism hypothetical life cycle is described. Real morph metric parameters and productivity polycentric organism *A. europaeum* in pine-forb phytocenosis presented.