

УДК 581.41:582.52

Модульное строение степных злаков

Modular structure of steppe grasses

Кардашевская В. Е.

Kardashevskaya V. E.

Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова, г. Якутск, Россия. E-mail: kardashevskaya_v@inbox.ru

North-Eastern Federal University named after M. K. Ammosov, Yakutsk, Russia

Реферат. Представлен спектр модулей трех категорий (элементарного, универсального и основного), выделенный у степных злаков разных жизненных форм – плотнодерновинного ломкоколосника дернистого (*Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova) и рыхлодерновинного житняка гребенчатого (*Agropyron cristatum* (L.) Beauv.).

Summary. The spectrum of modules of the three categories (elementary, universal and essential) revealed among steppe grasses of different life forms is presented – the firm-bunch *Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova and the loose-bunch *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.

Современные структурные исследования растений разных жизненных форм базируются на единых подходах: на концепции модульной организации (Савиных, 2007, 2013) и концепции поливариантности развития (Жукова, 1995; Жукова, Зубкова, 2016). Выяснение модульной организации растений, разнообразия типов модулей позволяет решить множество задач как практического, так и фундаментального характера в онтогенетических и популяционных исследованиях, повышает их глубину и многоаспектность.

Плотнодерновинный ломкоколосник дернистый (*Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova) и рыхлодерновинный житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum* (L.) Beauv.) – поликарпические злаки, приуроченные к степным областям Северной Евразии. В Якутии – это виды доминанты и эдификаторы реликтовых степных сообществ на склонах коренных берегов и надпойменных террасах крупных и средних рек. Отличаются устойчивостью к стрессовым факторам среды (зимо- и засухоустойчивостью, солевыносливостью) при высокой кормовой ценности и отавности. Ростовые процессы начинаются при температуре около 0 °С, что позволяет видам в условиях Якутии вегетировать с 1–5 мая до поздней осени. Изучение биоморфологии этих ценных в хозяйственном отношении видов злаков представляет большой практический интерес.

Объекты исследования образуют вегетативные розеточные внутривлагалищные ортотропные (апогеотропные) побеги, т. е. возобновление побегов интравагинальное. Генеративные побеги полурозеточные, образуются из розеточных, как правило, удлиняются верхние 3–4-й междоузлия розетки. В базальной части побега остается розеточный участок с сильно сближенными узлами. В отличие от плотнодерновинного *Psathyrostachys caespitosa* рыхлодерновинный *Agropyron cristatum* кроме розеточного побега формирует второй вид вегетативного побега – полурозеточный (удлиненный). Последний образуется из розеточного путем удлинения его верхних междоузлий и имеет неполный цикл развития.

Исследования проводили в долинах средней Лены и реки Амга в 2009–2016 гг. с применением сравнительно-морфологического метода. Использовали понятия, термины, классификацию побегов злаков по Т. И. Серебряковой (1971) и Е. И. Курченко (2010). Анализ биоморфологии особей проводили с выделением модулей разных рангов по Н. П. Савиных (2007).

В результате изучения морфологической структуры нами выделены все три категории структурно-биологических элементов тела изучаемых злаков – элементарные, универсальные и основные модули. Модуль первой категории – элементарный метамер, или элементарный модуль является биомор-

фологической единицей побега. В отличие от геммаксилярных растений элементарный метамер злаков представлен междоузлем, узлом, листом, узлом, листом на верхнем конце и почкой на нижнем конце междоузлия. Виды образуют только надземные побеги и листья только срединной формации, листья низовой формации (паракатафиллы и катафиллы) отсутствуют. Поэтому разнообразие элементарных модулей обусловлено только двумя морфологическими признаками: длиной междоузлия (выделяются два типа – короткое (Мк) и длинное (Мд)) и составом метамера (наличием или отсутствием почки и колоска). В зависимости от этих особенностей выявили всего 5 вариантов элементарных модулей (ЭМ) (рис. 1).

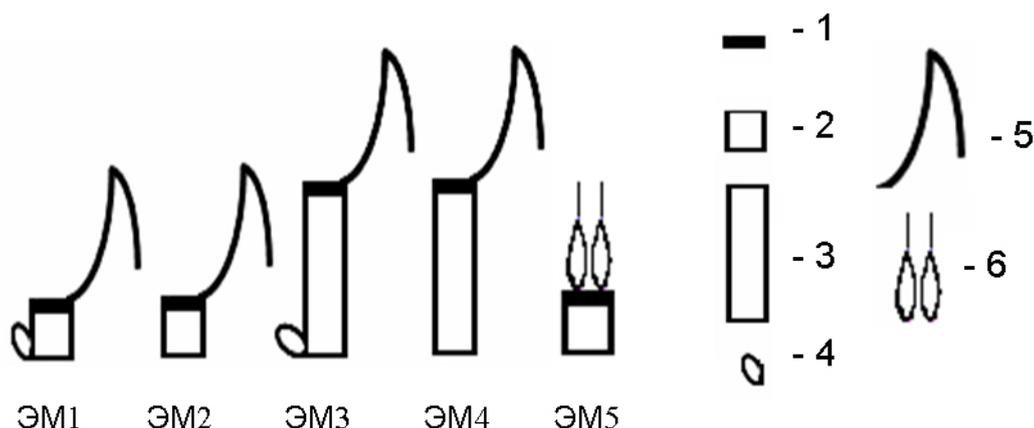


Рис. 1. Элементарные модули *Psathyrostachys caespitosa* и *Agropyron cristatum*: 1 – узел; 2 – короткое междоузлие; 3 – длинное междоузлие; 4 – почка; 5 – лист; 6 – колоски.

ЭМ 1 – включает узел (У), короткое междоузлие (Мк), лист срединной формации (Л) и почку (П). Структура или формула ЭМ 1 = У+Мк+Л+П. Этот тип модуля представлен в зоне возобновления (зоне кущения) вегетативных (розеточных, полурозеточных) и генеративных побегов. Почка ЭМ 1 трогается в рост, образуя боковые побеги разных порядков.

ЭМ 2 – включает узел, короткое междоузлие, лист, но почка отсутствует. Формула ЭМ 2 = У+Мк+Л. Этот тип модуля встречается у проростков и в верхних ярусах розеточных побегов перед уходом в зиму.

ЭМ 3 – состоит из узла, длинного междоузлия (Мд), листа и почки, формула ЭМ 3 = У+Мд+Л+П. Из ЭМ 3 состоят средние или только нижний фитомеры удлинённой части полурозеточных вегетативных побегов и нижние фитомеры зоны торможения генеративных побегов (рис. 1). Почка ЭМ 3 не трогается в рост.

ЭМ 4 в отличие от ЭМ 3 не имеет почки, формула ЭМ 4 = У+Мд+Л. Из ЭМ 4 состоят верхние фитомеры полурозеточных вегетативных побегов и зоны торможения генеративных побегов.

Вклад генеративной зоны представлен одним вариантом ЭМ. ЭМ 5 – элементарный модуль соцветия – зоны обогащения побега – состоит из узла, междоузлия и сидячих на узле колосков (Кол). Формула ЭМ 5 = У+Мк+Кол.

Таким образом, структурное разнообразие ЭМ степных злаков характеризуется небольшой морфологической поливариантностью, число вариантов ЭМ равно 5 (табл.).

Таблица

Число модулей разных категорий у степных злаков разных жизненных форм

Жизненная форма	Виды	Число вариантов модулей		
		ЭМ	УМ	ОМ
Плотнoderновинная	<i>Psathyrostachys caespitosa</i>	5	2	3
Рыхлoderновинная	<i>Agropyron cristatum</i>	5	3	4

Модуль второй категории – это универсальный модуль (УМ) – одноосный побег одного порядка ветвления, является видимым и основным структурным элементом, и единицей ритма роста в масштабе растения. УМ степных видов однотипны как по направлению роста (ортотропные, или апогеотропные), так и по способу возобновления (исключительно интравагинальные). Поэтому основными признаками выделения УМ были приняты: тип побегов по характеру междоузлий, особенности структуры ЭМ разных структурно-функциональных зон в составе УМ, цикличность развития побегов и наличие или отсутствие генеративных органов.

УМ 1 – розеточный вегетативный ортотропный (апогеотропный) интравагинальный побег. Побег с сильно сближенными узлами, листьями, в пазухе которых развивается почка, т. е. УМ 1 состоит из совокупности ЭМ 1, редко в верхних ярусах имеется ЭМ 2 (рис. 2). Формула УМ 1: ЭМ 1 или ЭМ 1+ЭМ 2. Согласно концепции структурно-функциональных зон побегов растений W. Troll (1964) УМ 1 представлен только зоной возобновления. Вся нижняя розеточная часть каждого УМ 1 является зоной кущения. УМ 1 выполняет важные функции: фотосинтезирующую и активно участвует в вегетативном возобновлении особи. Вместе с тем представляет собой начальный этап развития полурозеточного вегетативного и генеративного побегов. После перезимовки часть этих побегов формирует генеративные побеги, т. е. участвует в семенном размножении. Возобновление УМ 1 исключительно интравагинальное.

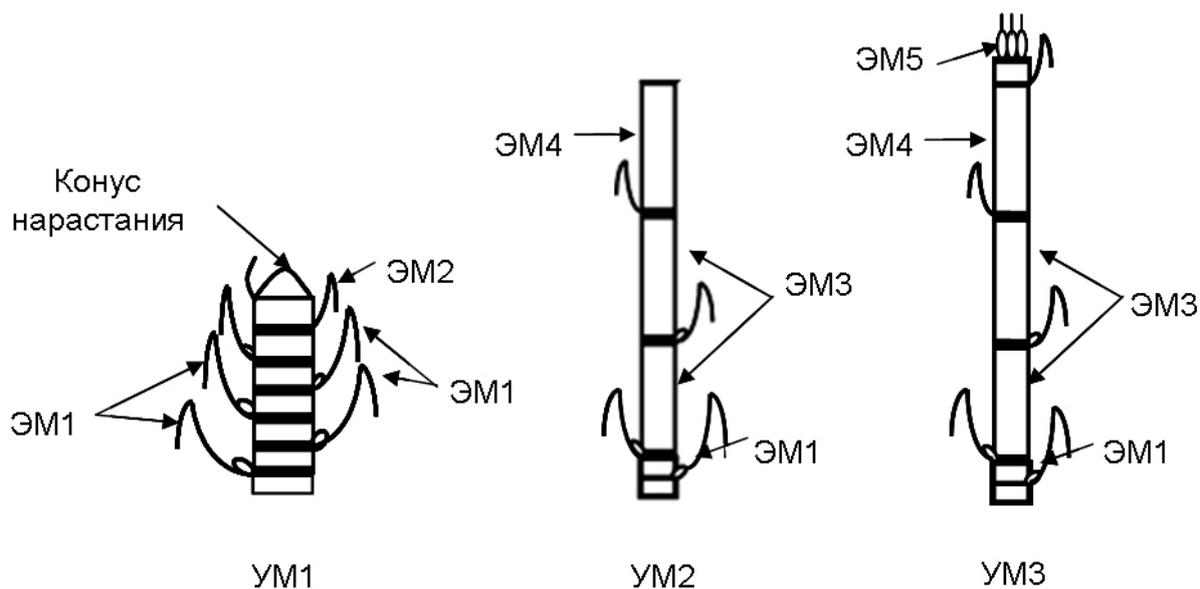


Рис. 2. Универсальные модули *Psathyrostachys caespitosa* и *Agropyron cristatum*.

УМ 2 – полурозеточный апогеотропный интравагинальный с неполным циклом развития побег. Нижний участок УМ 2, состоящий из ЭМ 1, является зоной возобновления. Также этот участок включает ЭМ 2. Средний участок, состоящий из ЭМ 3 и ЭМ 4, представляет зону торможения. Формула УМ 2=ЭМ 1+ЭМ 2+ЭМ 3+ЭМ 4. УМ 2 формирует только *Agropyron cristatum* (табл.).

УМ 3 – полурозеточный генеративный ортотропный (апогеотропный) побег. Зона возобновления УМ 3 также состоит из ЭМ 1 и ЭМ 2, средний участок, состоящий из ЭМ 3 и ЭМ 4, представляет зону торможения, верхний участок образован совокупностью ЭМ 5 и является зоной обогащения. Формула УМ 3: ЭМ 1+ЭМ 2+ЭМ 3+ЭМ 4+ЭМ 5.

Следующая категория в иерархической системе модульной организации многолетних злаков – основной модуль (ОМ) (побеговая система). Основной модуль – это пространственно-временная структура, формирующаяся на основе целого УМ или его части и закономерно повторяющаяся в строении зрелых генеративных особей, являются элементарной биоморфологической единицей особи. ОМ как модуль высшего ранга образуется сочетанием разных вариантов УМ. У степных видов выявили 4 варианта ОМ: ОМ 1 – побеговая система из совокупности розеточных УМ 1, ОМ 1=nУМ 1. ОМ 2 – побего-

вая система из розеточных и полурозеточных вегетативных побегов, формула $OM\ 2=UM\ 1+UM\ 2$. $OM\ 3$ состоит из вегетативных розеточных и генеративных побегов; $OM\ 3=UM\ 1+UM\ 3$. $OM\ 4$ – совокупность вегетативных розеточных, полурозеточных и генеративных побегов, формула $OM\ 4=UM\ 1+UM\ 2+UM\ 3$.

Результаты исследования демонстрируют структурные возможности побегов и побеговых систем плотнодерновинных и рыхлодерновинных злаков. Меньшее разнообразие модулей выявлено у злака плотнодерновинной жизненной формы (табл.). Особенности модульного строения изученных злаков используются нами как маркеры для выделения онтогенетических состояний. Например, установлено, что виргинильное состояние наступает у *Agropyron cristatum* с формированием первых полурозеточных вегетативных побегов – УМ 2. В процессе онтогенеза видов все дочерние УМ 1 (n+1) появляются при росте 4–5-го ЭМ 1 материнского УМ 1. У материнского УМ 1 к этому времени успевает сформироваться 3–4 собственных придаточных корня. Следовательно, универсальный модуль приступает к кущению, достигнув определенной автономности.

Учитывая хозяйственное и фитоценотическое значение степных злаков, исследования в данном направлении необходимы для моделирования и прогнозирования хода онтогенеза растений, при оценке и мониторинга жизненного состояния конкретных ценопопуляций и в целом реликтовых степных фитоценозов Центральной Якутии. Жизненное состояние, или виталитет особей ценопопуляций четко можно оценить по типам и числу модулей разных рангов.

ЛИТЕРАТУРА

- Жукова Л. А.** Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
- Жукова Л. А., Зубкова Е. В.** Демографический подход, принципы выделения онтогенетических состояний и жизненности, поливариантность развития растений // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология», 2016. – № 2. – С. 169–183.
- Курченко Е. И.** Род полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. – М.: Прометей, 2010. – 516 с.
- Савиных Н. П.** Модульная организация растений // Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола, 2007. – Т. 5. – С. 15–34.
- Савиных Н. П.** Модульная организация цветковых растений и ее последствия // Modern Phytomorphology, 2013. – № 3 – С. 139–145.
- Серебрякова Т. И.** Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 359 с.
- Troll W. Die Infloreszenzen. – Jena: Fischer Verlag, 1964. – Vol. 1. – 615 pp.