

Архитектурный анализ представителей порядка Celastrales: структура и ритм развития побегов в связи с адаптациями видов к различным условиям среды

И. А. САВИНОВ

ФГБОУ ВО Московский государственный университет пищевых производств
125080, Москва, Волоколамское шоссе, 11
E-mail: savinovia@mail.ru

Статья поступила 26.12.2019

После доработки 09.01.2020

Принята к печати 12.01.2020

АННОТАЦИЯ

Несмотря на значительный интерес многих исследователей к порядку Celastrales, что во многом связано с большим разнообразием структурных признаков и почти космополитным распространением (за исключением некоторых аридных регионов), комплексного биоморфологического анализа его представителей до сих пор не предпринималось. Цель данной работы – провести анализ структурных и ритмологических особенностей побегов и побеговых систем (вегетативных и репродуктивных) представителей порядка Celastrales, объем которого принимается согласно последним данным молекулярной филогенетики. Основным рабочим инструментом такого анализа выступила концепция архитектурных моделей. Среди изученных представителей порядка выявлены следующие архитектурные модели (по терминологии [Hallé et al., 1978]): Rauh, Attims, Champagnat, Mangenot, Scarrone, Stone, McClure, Tomlinson. Побеговые системы относятся к трем типам: 1) поликарпические полициклические с моноподиальным или акросимподиальным нарастанием и интеркалярными либо псевдотерминальными соцветиями, с ортотропной, плагиотропной и/или смешанной ориентацией побегов в пространстве, по ритму развития – силлептические и пролептические побеги; 2) монокарпические моно- и дициклические, соцветия терминальные; 3) монокарпические моноциклические – однажды цветущие, с симподиальным нарастанием и терминальными соцветиями, с удлиненными либо укороченными побегами. Во всех этих случаях характер распускания цветков – базипетальный. Для травянистых и полудревесных представителей (Parnassia, Stackhousioideae) дополнительно использовали выявленные отечественными биоморфологами модели побегообразования [Серебрякова, 1981]: розеточная моноподиальная (генеративные побеги монокарпические моноциклические, цветки одиночные, терминальные) и полурозеточная симподиальная (генеративные побеги монокарпические, моноциклические, но с акропетальным распусканием цветков в соцветии). Для таксона в целом очень характерно формирование сложных аксиллярных комплексов, весьма различных по структуре и ритмам развития, что позволяет успешно использовать эти особенности при характеристике отдельных видов и при установлении эволюционных тенденций. Для представителей порядка Celastrales выявлено структурное разнообразие побеговых систем, которое является основой для формирования разных биоморф. Высокая степень эколого-морфологической пластичности проявляется в индивидуальном и внутривидовом полиморфизме побегов, зависимости соотношения различных типов побегов от условий среды, возможности изменения модели в ходе онтогенеза, формировании моделей переходного характера (у *Celastrus*, *Tripterygium*). Показана возможность быстрой трансформации всей побеговой системы в экстремальных условиях среды на примере рода *Parnassia* и подсемейства Stackhousioideae.

Ключевые слова: архитектурные модели, модели побегообразования, побеговые системы, побеги, аксиллярные комплексы, порядок Celastrales, адаптации, экология.

Выявление и объяснение законов преобразования формы как таковой составляют, по мнению современных специалистов, предмет самостоятельной теоретической морфологии [Тимонин, 2001], не связанной непосредственно с обслуживанием потребностей систематики. Один из ключевых вопросов в этой области ботаники – выяснение путей и причин трансформации жизненных форм и общего облика (конструкции тела) растений как модульных организмов. Для его решения предложены различные подходы (см. обзор: [Серебрякова, 1972]), один из которых оказался чрезвычайно продуктивным и завоевал большую популярность среди специалистов по разным группам растений – это концепция архитектурных моделей, разработанная западно-европейскими ботаниками [Hallé et al., 1978], и близкие по смыслу модели побегообразования, предложенные отечественными специалистами [Серебрякова, 1981] применительно к многолетним травянистым растениям, для которых представление об “архитектурном сооружении”, вполне уместное для деревьев, мало увязывается с их обликом.

Метод архитектурных моделей (вместе с моделями побегообразования) хорош тем, что позволяет проводить сравнение большого числа объектов по немногим существенным, качественным признакам, которые являются генетически детерминированными. Таким образом, проводятся описание и анализ всей конструкции тела растения. По существу, метод является типологической концепцией [Кузнецова, 1991], занимая в морфологическом анализе жизненных форм важное место. При этом структурно-функциональный анализ побеговой системы позволяет выявлять адаптации растений к конкретным условиям существования.

Молекулярная филогенетика, использующая большой массив накопленных данных по нуклеотидным последовательностям ДНК и основанная на кладистической методологии, активно развивается в последние 25–30 лет. Она революционизировала многие прежние представления об объеме и родственных связях большинства семейств покрытосеменных, а также других групп высших растений, включая порядок Celastrales [APG IV, 2016]. Ранее среди его представи-

телей были исключительно древесные растения; данные молекулярной филогенетики привнесли в круг родства семейства Celastraceae также такие группы, как рода *Brexia*, *Parnassia* и *Lepuropetalon*, подсемейство Stackhousioideae (объем порядка – 100 родов и 1300 видов). Таким образом, среди бересклетоцветных оказались типично травянистые растения, причем не только многолетние, но и однолетние. Однако комплексного сравнительно-биоморфологического анализа представителей бересклетоцветных в контексте современных молекулярно-филогенетических данных не проводилось. Следует упомянуть лишь работы отечественных авторов, преимущественно посвященных отдельным видам из родов *Euonymus* и *Celastrus*, – А. Г. Головач [1973], М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряков [1977], М. Т. Мазуренко [1978], И. И. Истомина и Н. Н. Богомолова [1991]. Ритмы развития побеговых систем описаны только для некоторых тропических представителей [Koriba, 1958].

При анализе жизненных форм и архитектурных моделей важное место занимает изучение становления общего габитуса растения в онтогенезе. В отношении порядка Celastrales такие данные получены лишь для двух видов – *Euonymus verrucosus* Scop. [Иорданская, Серебряков, 1954] и *Parnassia palustris* L. [Османова и др., 2002].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сравнительно-морфологический анализ проведен на основании многолетних наблюдений автора в природных условиях (север и центр европейской части РФ, Ямал, Крым, Кавказ, Сахалин, Приморье, страны Западной Европы, ряд районов Восточной, Южной и Юго-Восточной Азии и Австралии; рис. 1) и при работе с коллекционными фондами ботанических садов (Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, Ботанический сад БИН РАН, Субтропический ботанический сад Кубани, Никитский ботанический сад, Батумский ботанический сад, Ботанический сад-институт ДВО РАН). Также были изучены обширные гербарные материалы (главным образом, МНА, MW, LE, а также P, E и K). В качестве модельных видов использовались представители, обладающие разной жизненной формой, ритмикой

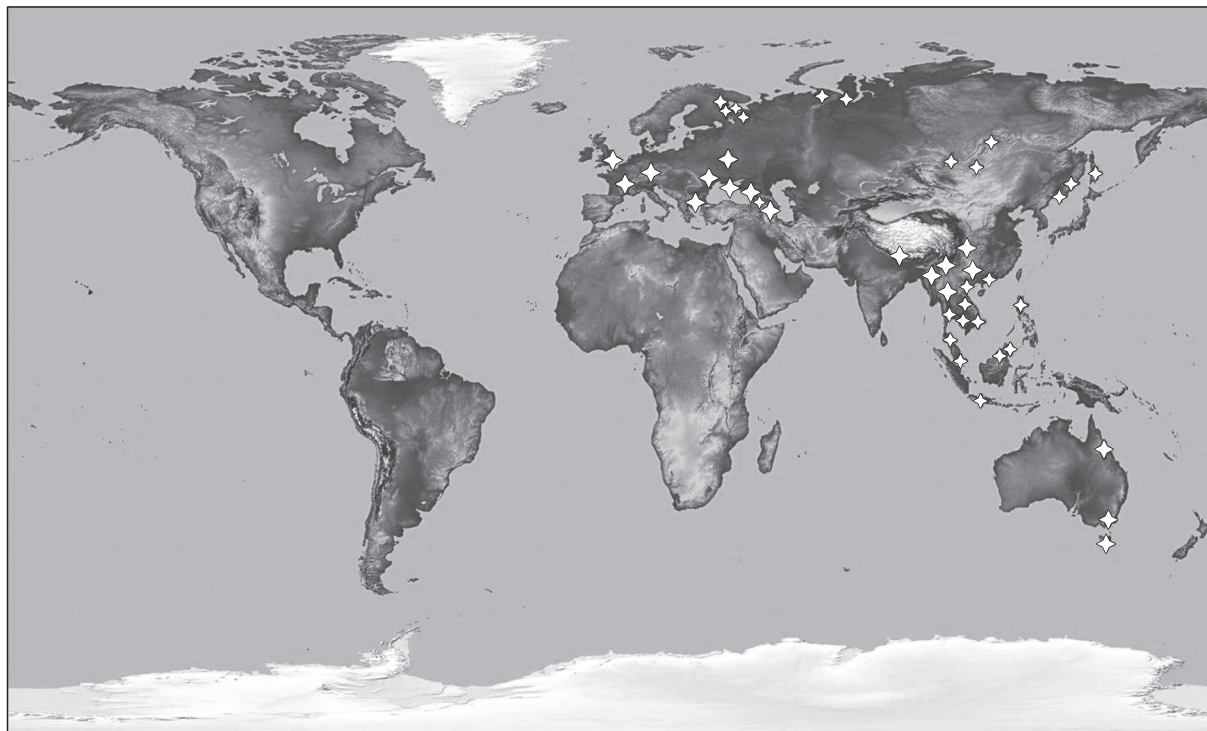


Рис. 1. Районы проведения наблюдений и сбора материала в природных условиях (показаны звездочками)

развития побегов, особенностями формирования скелетных осей. Также учитывался характер ареала видов. Всего изучено 60 видов из 10 родов. Объем порядка Celastrales рассматривается здесь на основании результатов молекулярно-филогенетического анализа [APG IV, 2016], таксономия семейства Celastraceae – согласно Th. Loesener [1942], с изменениями М. Р. Simmons [2004].

Для описания структуры растений в рамках современной биоморфологии использованы основные подходы с использованием онтогенетического, сравнительно-морфологического и структурно-функционального методов [Современные подходы ..., 2008]. Структуру побеговой системы анализировали с общих позиций модульной (метамерной) организации тела растений, при этом основными элементами конструкции являются (по данным Л. Е. Гатцук, Н. П. Савиных): элементарный метамер (= элементарный модуль), элементарный побег (единица морфогенеза), одноосный (моноподиальный) побег (= универсальный модуль), основной модуль (определяет тип биоморфы). Развитие побеговой системы в целом охарактеризовано с позиций архитектурных моделей [Hallé et al., 1978]. Автор следовал современной терминологии [Жмылев и др., 2005].

При биоморфологическом анализе учитывались следующие признаки: тип жизненной формы (1), ориентация побеговых систем в пространстве и направление их роста (ортотропные и плагиотропные) (2), функциональная специализация побегов (3), продолжительность жизни листьев (4), расположение почек (5). Метод архитектурных моделей учитывает следующие признаки: длительность жизни меристем, дифференциация меристем на вегетативные и репродуктивные оси, ортотропная или плагиотропная ориентация осей, тип роста (ритмичный или непрерывный), ритм развития боковых осей (силлепсис или пролепсис).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В семействе Celastraceae (без *Parnassia*, *Stackhousioideae*) встречаются вечнозеленые и листопадные небольшие и высокостебельные деревья, прямостоячие, стелющиеся и лазающие кустарники и кустарнички (включая факультативные или облигатные стланцы, стланики и стланички, нередко вегетативно-подвижные, иногда – ксерофитные безлистные кустарники; по способу ветвления – аэроксильные и геоксильные, причем

нередко в пределах одного вида в зависимости от условий среды), деревянистые вьющиеся лианы, лазящие (опирающиеся) с помощью видоизмененных в шипы почечных чешуй и процесса нутации.

Среди видов семейства Celastraceae (включая род *Brexia*), представленного исключительно древесными жизненными формами, выявлены три типа побеговых систем по степени их дифференциации (рис. 2, а–в): 1) поликарпические полициклические с моноподиальным или акросимподиальным нарастанием и интеркалярными либо псевдотерминальными соцветиями, с ортотропной, плагиотропной и/или смешанной ориентацией побегов в пространстве, по ритму развития – силлептические и пролептические побеги; 2) монокарпические моно- и дициклические, соцветия терминальные (например, у вечнозеленых видов рода *Celastrus*); 3) монокарпические моноциклические – однажды цветущие, с симподиальным нарастанием и терминальными соцветиями, с удлиненными либо укороченными побегами (*Tripterygium*, *Mortonia*, некоторые виды *Celastrus*). Листорасположение может быть супротивным (декуссатным) с углом дивергенции между листьями 180° , реже – очередным

либо мутовчатым. В основании боковых побегов обычно хорошо выражены два профилла, расположенных трансверзально. Основной модуль – парциальный куст (или дерево), структуру универсального модуля (=одноосного, или моноподиального побега) можно детализировать характеристикой образующих его элементарных побегов, формирующихся за один период видимого роста. Обычно он образован удлиненными приростами и ритмически соответствует годовичному побегу. В зависимости от числа составляющих универсальный модуль элементарных побегов он может представлять собой побег различной цикличности: в нем выделяются моноциклические (обычно генеративные) и полициклические (вегетативно-генеративные) побеги. С функциональной точки зрения (по роли в построении кроны) у бересклетоцветных также различают первичный побег, побеги ветвления, формирования, дополнения, скрытые и эфемерные (по классификации М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова [1977]). У большинства видов побеги удлиненные, однако иногда хорошо выражены брахибласты. Основные типы соцветий (чаще всего брактеозные, закрытые) – простые, многочленные и зонтиковидные диха-

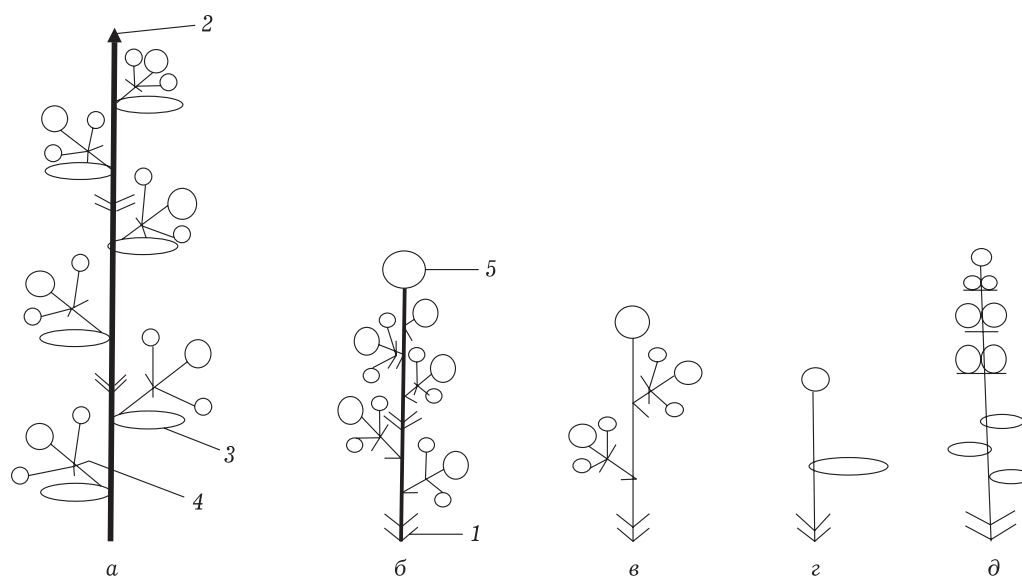


Рис. 2. Типы побегов и побеговых систем в порядке Celastrales (схематизированно): а – поликарпические полициклические; б – монокарпические моно- и дициклические; в – монокарпические моноциклические; г – монокарпические моноциклические генеративные побеги с единственным терминальным цветком у *Parnassia*; д – монокарпические моноциклические генеративные побеги у представителей *Stackhousioideae* с акропетальным распусканием цветков. Толщина линий характеризует длительность жизни осевых побеговых систем. 1 – почечные чешуи (отражают последовательные приросты); 2 – длительное нарастание оси; 3 – нормальные листья; 4 – брактеи; 5 – цветок

зии, монохазии, колос, кисть, простой тирс, метелковидный тирс. Иногда представлены одиночные цветки, по-видимому, как результат редукции того или иного типа соцветия.

При анализе архитектурных моделей у представителей семейства Celastraceae выявлены следующие характерные признаки: стебли разветвленные (т. е. преобладают полиаксиальные деревья), вегетативные оси неравные (гомогенные, гетерогенные или смешанные), четко разделяемые на ствол и ветви, оси ортотропные или смешанные, соцветия верхушечные или терминальные, всегда с базипетальным распусканием, ветви, соответственно, симподиальные или моноподиальные, рост ритмичный или непрерывный. Для представителей семейства обнаружены следующие архитектурные модели: Rauh (*Maytenus boaria* Molina, *Kokoona littoralis* M. A. Lawson, виды *Euonymus*), Attims (*Elaeodendron quadrangulum* (Schrad.) Reissek), Champagnat, Mangenot (*Celastrus*, *Tripterygium*), гипотетически (для некоторых одностовольных, кронообразующих представителей семейства Celastraceae с моноподиальным нарастанием главной оси и терминальными соцветиями на ветвях кроны) – также модели Scarrone, Stone.

Представители рода *Parnassia* – мезофитные короткорослые многолетние травянистые растения, характеризуются розеточной моноподиальной моделью побегообразования. Крупные одиночные цветки образуются на верхушке генеративного побега с единственным стеблеобъемлющим листом. У других изученных видов наблюдается иное число вегетативных листьев на генеративном побеге – два (*P. bifolia* Nehr.) или много (*P. foliosa* J. D. Hooker et Thomson), либо единственный лист сильно редуцирован, хотя и остается фотосинтезирующим (*P. sect. Saxifragastrum* Hand.-Mazz., например, *P. yunnanensis* Franchet). Сами генеративные побеги формируются на корневище в пазухах чешуевидных листьев и являются монокарпическими и моноциклическими (рис. 2, г). *Parnassia palustris* L. обладает вегетативной подвижностью за счет формирования дочерних укореняющихся побегов в пазухах чешуевидных листьев главного корневища. Виды рода можно охарактеризовать архитектурной моделью Tomlinson. Представители подсемейства Stackhousioideae – ксерофитные

одно- или многолетние корневищные травы (возможно, с частичным одревеснением побегов), характеризуются полурозеточной симподиальной моделью побегообразования. Многоцветковые тирсоидные или кистевидные соцветия (с серией брактеей; распускание цветков акропетальное) формируются на верхушке корневища или оси из главной, верхушечной меристемы и являются монокарпическими и моноциклическими (рис. 2, д). Иногда соцветие редуцируется до одиночных цветков, сидящих в пазухах верхних листьев (т. е. по положению являющихся псевдотерминальными), как у *Stackhousia pulvinaris* F. Muell. Их можно охарактеризовать архитектурной моделью McClure.

Для подавляющего большинства бересклетовых (за исключением высокостовольных деревьев) характерна дифференциация побегов на два типа: прямостоячие ортотропные и стелющиеся (полегающие) плагиотропные. Это позволяет успешнее осваивать все свободное пространство в условиях затенения. Рост при этом может быть ритмичным (у большинства) или непрерывным, постоянным (у некоторых видов влажных тропических лесов). Направление роста побегов может меняться в ходе онтогенеза с ортотропного на плагиотропное; очень характерно формирование стелющихся и лазающих осей, жизненной формы стланика (как у *Gymnosporia buxifolia* (L.) Szyszyl., *Euonymus nanus* Bieb., *E. sachalinensis* (F. Schmidt) Maxim. и мн. др.).

Аксиллярные комплексы, столь характерные для многих Celastrales, формируются в вегетативной сфере и в области соцветий (рис. 3). Они представляют собой систему псевдоколлатеральных почек (побеги 2-го и большего числа порядков) и характерны для многих представителей порядка (*Euonymus*, *Celastrus* и *Tripterygium*, *Salacia*, *Sarawakodendron*, *Brexia* и мн. др.). Существенным признаком является способность почек к внутрипочечному ветвлению (рис. 4). Серийные комплексы бересклетоцветных можно рассматривать в качестве побегов обогащения, возникающих силлептически либо пролептически на материнском побеге и дающих преимущества при освоении пространства и цветении. Элементы таких серийных комплексов отличаются структурно и функционально: из почки I порядка обычно разви-

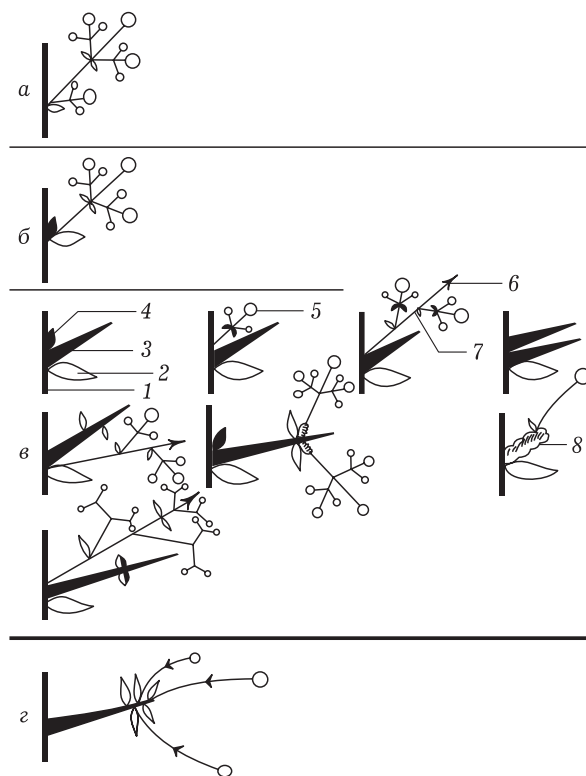


Рис. 3. Разнообразие структуры аксиллярного комплекса у представителей порядка Celastrales: а – виды *Euonymus*, *Tripterygium*, б – *Celastrus*, в – *Putterlickia*, *Moya*, *Maytenus*, *Gymnosporia*, г – *Wimmeria*. 1 – главная ось; 2 – кроющий лист; 3 – колючка; 4 – пазушная почка; 5 – цветок; 6 – продолжение роста оси соцветия; 7 – бракт; 8 – брахибласт

вается крупный вегетативный побег (нередко брахибласты, несущие колючки побегового происхождения), а из группы дочерних почек II порядка – крайне специализированные типы соцветий (как в родах *Maytenus*, *Gymnosporia*, *Salacia*, *Sarawakodendron*, *Brexia*). В подроде *Kalonymus* рода *Euonymus* формируются дополнительные сериальные цветоносные оси в многочленном дихазии. Кроме того, побеги сериального комплекса нередко различаются ритмом развития: одни формируются силлептически, другие – пролептически или каталептически. Они представляют собой продукт дифференциации исходной пазушной системы побегов. Особенно характерно формирование сложных аксиллярных комплексов у видов аридных регионов Земли (Африка и Америка: *Gloveria*, *Gymnosporia*, *Moya*, *Putterlickia*, *Wimmeria*), что можно рассматривать как адаптацию к засушливым условиям. Интересно, что подобная струк-

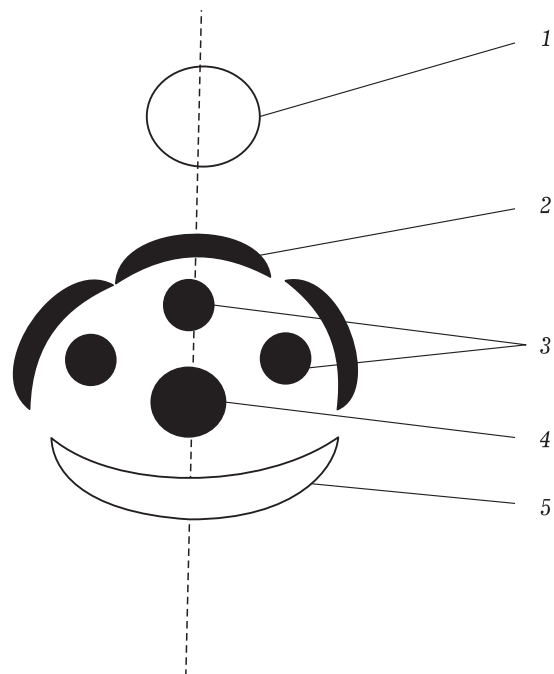


Рис. 4. Диаграмма расположения почек в аксиллярном комплексе (схематизированно): 1 – ось стебля, 2 – профилл, 3 – псевдоколлатеральные почки II порядка в пазухах чешуй материнской почки, 4 – материнская почка I порядка, 5 – кроющий лист

тура (специфические пазушные малоцветковые соцветия, чаще одноцветковые, формирующиеся на брахибластах, причем каждый цветок в основании несет мелкий чешуевидный лист) формируется у американского вида *Lepidobotrys staudtii* Engl. (Lepidobotryaceae), который, согласно молекулярно-филогенетическим данным [APG IV, 2016], ныне относится к порядку Celastrales. Таким образом, тщательный структурно-функциональный анализ аксиллярных комплексов дает много новых, качественных диагностических признаков, которые можно использовать при решении вопросов филогенетических связей таксонов.

ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе успешно использован метод архитектурных моделей и моделей побегообразования, позволивший не только провести комплексный структурно-функциональный анализ побеговых систем, но и наметить основные направления морфологической эволюции в порядке Celastrales.

Определяя первичную жизненную форму бересклетоцветных, следует учесть ее высо-

кую экологическую пластичность. По-видимому, исходной формой могло быть малоствольное вечнозеленое кустовидное дерево (“полудерево”). Возникновение крупных деревьев осуществлялось путем перехода главной оси к длительному моноподиальному нарастанию и усилению деятельности камбия, а образование кустарников – путем кущения. Существенное значение для дальнейшей эволюции имела дифференциация системы побегов на ортотропные и плагиотропные оси и постоянная смена ориентации осей, что способствовало более быстрому освоению пространства. Так, в итоге появляются вечнозеленые, а затем и листопадные лианы – вершина морфологической эволюции Celastrales (рис. 5). Таким образом, важнейшими факторами эволюции жизненных форм Celastrales можно считать ценотическое окружение (включая конкуренцию за ресурсы), интенсификацию процессов роста и развития и тенденцию к экономии собственных ресурсов [Недолужко, 1997; Цвелев, 2005]. Редукционные процессы, вызванные экстремальными факторами (типа затенения и низкой температуры), также имели место, хотя и не играли ключевой роли, как это представляется некоторым авторам [Мазуренко, 1978; Хохряков, 1981], поскольку в условиях сильного затенения и низких температур бересклетовые утрачивают способность к нормальному цветению и плодоношению, а следовательно, не могут передавать свои признаки потомству. Вместе с тем невозможно полностью исключать роль редукционных процессов в перестройке побеговых систем (и соцветий) древних Celastrales, однако маловероятно, что это был единственный путь, без обратных связей. А. П. Хохряков [1975] в качестве закономерности соматической эволюции растений выделяет их вегетативную подвижность с укоренением побегов. Этим свойством обладают многие виды *Euonymus* (особенно в условиях сильного затенения; классический пример – низкорослый и вегетативно-подвижный кустарничек *Euonymus nanus*), представители других родов, оно характерно и для видов *Parnassia* и *Stackhousioideae*. Вообще, многие бересклетовые склонны к формированию стелющихся побегов и спящих почек, что становится крайне актуальным в условиях тропиков. Не следует считать влияние экс-

тремальных факторов обеспечивающим генеральную линию развития группы, скорее, это одна из частных возможностей (потенций) растений этого семейства. Вместе с тем в ряде случаев вполне очевидным является совместное влияние ценотических и климатических факторов (конкуренции и света) на формирование лиан среди представителей подсемейств *Celastroideae*, *Tripterygioideae* и *Hippocrateoideae*. Нет смысла объяснять “экстремальной” причиной и редукцию соцветий бересклетовых до единственного терминального цветка или “расслоение” их на интеркалярные. Скорее, здесь речь может идти о роли редукционных процессов в эволюции соцветий [Кузнецова, 1998] и системного сходства модульных объектов, которыми являются растения.

Молекулярно-филогенетические методы выявили случаи параллельного формирования жизненной формы лиан в разных линиях эволюции таксона. Целое подсемейство *Hippocrateoideae* характеризуется преобладанием жизненной формы деревянистой лианы (хотя важно учитывать, что лианы сформировались в ходе эволюции бересклетовых, по меньшей мере, еще четырежды: в роде *Tripterygium* подсемейства *Tripterygioideae*, в родах *Euonymus*, *Monimopetalum* и *Celastrus* подсемейства *Celastroideae*), а в трибе *Lophopetaleae* встречаются исключительно высокоствольные тропические деревья (которые также формируются в других группах бересклетовых: роде *Euonymus*). Итак, конвергенция и параллелизм – обычные явления в ходе эволюции жизненных форм бересклетовых и должны учитываться при проведении таксономической и филогенетической работы.

Соотношение ортотропных и плагиотропных побегов в побеговой системе целого растения у представителей порядка Celastrales меняется по ходу онтогенеза в зависимости от условий среды; при этом может происходить смена их функций, главными из которых являются обеспечение вегетативной подвижности и формирование соцветий и цветков. Это характеризует поливариантность жизненных форм и дает возможность перестраивать побеговую систему в резко меняющихся условиях. Так, если принять в качестве гипотетического типа для всего таксона “немногоствольное кустовидное дерево” (“полудерево”) со слабой выраженной зоной кущения (только 2–3 глав-

ных ствола) и моноподиальным нарастанием скелетных осей, то в силу пластичности и мобильности жизненных форм можно представить себе схему преобразования такой системы побегообразования (вероятнее всего, через стадию длиннопобегового геоксильного кустарника (-чка) – стланика, путем перестройки структуры побегов, сокращения длительности жизни надземных побегов, появления и сильного развития корневища) в *Parnassia*-тип, с одной стороны, и *Stackhousioideae*-тип, с другой, поскольку существует возможность перехода от моноподиального типа к симподиальному и от удлинённых побегов к укороченным (полурозеточным и розеточным), с редукцией числа осей и сменой их ориентации в пространстве (см. рис. 5). Дополнительно в случае подсемейства *Stackhousioideae*

должна была произойти смена базипетального распускания цветков на акропетальный; а в случае рода *Parnassia* – редукция числа цветков до одного. Один представитель из подсемейства *Stackhousioideae* – монотипный род *Macgregoria*, растущий в условиях песчаных пустынь Австралии, – пошел еще дальше, став однолетником. По-видимому, это можно связать с интенсификацией цикла развития или эфемеризацией [Хохряков, 1975], акселерацией при формировании вегетативных и генеративных побегов. В семействе *Lepidobotryaceae* наблюдаются специфические пазушные малоцветковые (часто даже одноцветковые) соцветия на брахибластах. При этом легко увидеть, что структурно-функциональное разнообразие побеговых систем представителей *Celastraceae* довольно велико

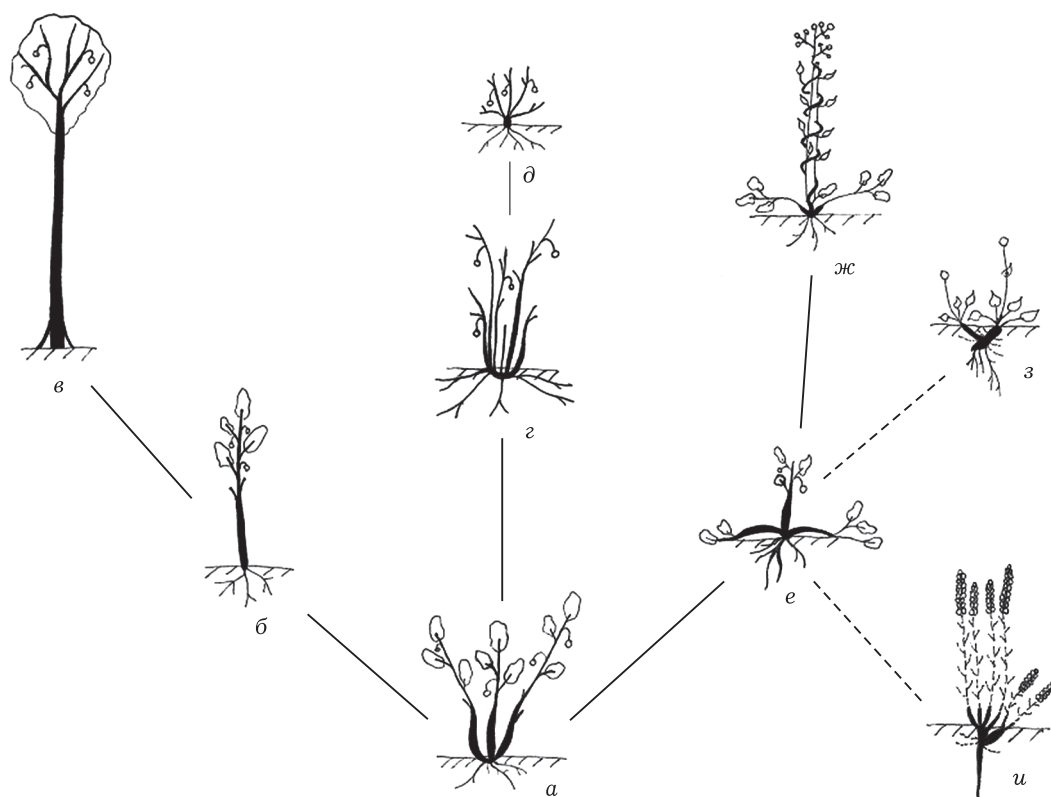


Рис. 5. Основные направления эволюции жизненных форм в порядке Celastrales (схематизировано, масштаб и пропорции не соблюдены, многолетние части показаны жирным черным, отмирающие – тонким черным или пунктиром): а – немногоствольное кустовидное дерево (“полудерево”); б – одноствольное небольшое дерево; в – высокоствольное дерево с доско-видными корнями; г – крупный геоксильный кустарник; д – мелкий (иногда ксерофитный) кустарник; е – простертые (стланиковые) формы; ж – вечнозеленые и листопадные лианы с терминальными соцветиями; з – короткостебельное многолетнее травянистое растение (*Parnassia*); и – полудревесные формы и многолетние (иногда – однолетние) травянистые растения (*Stackhousioideae*)

и включает варианты, наподобие описанных у *Parnassia* и *Stackhousioideae*. Однако розеточные деревья среди представителей семейства *Celastraceae* неизвестны.

Большинство изученных представителей относится к группе моделей немодулярных, у которых система побегов формируется на основании только единиц морфогенеза при моноподиальном нарастании оси [Савинов, 2008]. Рост при этом может быть ритмичным (модель *Rauh*) или непрерывным (модель *Attims*). Нельзя исключать существования в семействе *Celastraceae* видов, реализующих формирование системы побегов за счет модулей и детерминированного роста, однако таксону в целом не свойственны такие модели. Своеобразный переход между двумя группами моделей демонстрируют некоторые лиановидные представители (вечнозеленые и листопадные) с верхушечными соцветиями – *Celastrus*, *Tripterygium*. Многие из них характеризуют модели *Champagnat* и *Mangenot*. Следует ожидать описание у некоторых слабо изученных представителей моделей *Scarrone* и *Stone*.

Опыт применения концепции архитектурных моделей к исследованию структуры побеговых систем представителей порядка *Celastrales*, имеющих разные жизненные формы, позволил сделать ряд заключений: 1) выявлено структурное разнообразие побеговых систем бересклетоцветных, которое является основой для формирования разных биоморф, 2) для большинства изученных видов характерно длительное моноподиальное нарастание, отсутствие эндогенного ритма роста вегетативных осей, пазушное (интеркалярное) положение соцветий, что приводит к преобладанию немодулярных архитектурных моделей, 3) (acro-) симподиальное нарастание вторично в таксоне и связано с появлением сезонного ритма роста, 4) высокая степень эколого-морфологической пластичности проявляется в индивидуальном и внутривидовом полиморфизме побегов, в зависимости соотношения различных типов побегов от условий среды, возможности изменения модели в ходе онтогенеза, в формировании моделей переходного характера (у *Celastrus*, *Tripterygium*). Подобные закономерности в формировании архитектурных моделей и побеговых систем выявлены для тропических и субтропиче-

ских представителей рода *Begonia* (данные Е. В. Байковой и Т. Д. Фершаловой) [Современные подходы..., 2008].

Дополнительный аспект морфологического анализа представителей порядка *Celastrales* – наличие сериальных комплексов. Как известно, характерной особенностью бокового ветвления является связь образования боковых побегов с ритмикой новообразования листьев, причем в случае аксиллярного ветвления эта связь достигает наибольшей полноты [Серебряков, 1952]. В пазухе каждого листа развивается одна или несколько почек, а связь побегообразования с развитием листьев приводит к наиболее благоприятному расположению боковых побегов при чрезвычайно обильном их заложении. Значительная часть заложившихся почек длительное время пребывает в состоянии покоя, представляя собой резервные точки роста. И. Г. Серебряков [1952] придавал большое значение биологическому анализу аксиллярного комплекса, выявлению взаимных отношений кроющего листа и пазушной почки в процессе онтогенеза побега (коррелятивных связей в развитии отдельных элементов комплекса). Среди важнейших функций такой системы он отмечал защиту от механических повреждений и чрезмерной транспирации пазушной почки, создание наилучших условий для снабжения почки ассимилятами, регуляцию ритмики развития почки. Особое значение такой системы, очевидно, достигается при формировании брахибластов, колючек побегового происхождения и соцветий, как у многих представителей порядка *Celastrales*.

Таким образом, архитектурные модели отражают генетическую программу развития побеговой системы растений, проявляющуюся во взаимном расположении модулей (побегов) в пределах общей конструкции взрослого растения. Ритмы сезонного развития растений и формирование побеговых систем тесно связаны с внутренними, наследственными факторами, включая закономерности морфогенеза [Серебряков, 1966].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование концепции архитектурных моделей позволило выявить важнейшие признаки структурной организации побеговых си-

стем бересклетовых: 1) полиаксиальные растения с разветвленными стеблями (побегами); 2) длительное моноподиальное нарастание скелетных осей; 3) диморфизм побеговых систем (наличие ортотропных и плагиотропных побегов); 4) формирование пазушных (интеркалярных), псевдотерминальных и (очень редко!) терминальных соцветий; 5) аксиллярные комплексы, часто многолетние, затрагивающие вегетативную и генеративную сферу; 6) обилие спящих почек; 7) формирование пробковых выростов на побегах (бородавчатых или крылатых). Нетрудно видеть, что многие вышеперечисленные признаки носят ярко выраженный адаптивный характер.

Поливариантность жизненных форм и побеговых систем в ходе онтогенеза у видов порядка Celastrales позволяет им успешно осваивать пространство, нередко – жить в достаточно экстремальных условиях (повышенное увлажнение или аридные условия, как у *Parnassia* и представителей *Stackhousioideae*, соответственно), интенсифицировать процессы смены системы осей и успешно переходить к цветению.

ЛИТЕРАТУРА

- Головач А. Г. Лианы, их биология и использование. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1973. 260 с.
- Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпущина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. М.: Биол. ф-т МГУ, 2005. 254 с.
- Иорданская Н. Н., Серебряков И. Г. О морфогенезе жизненной формы кустарника на примере бересклета бородавчатого – *Euonymus verrucosa* Scop. // Ботан. журн. 1954. Т. 39, № 5. С. 768–773.
- Истомина И. И., Богомолова Н. Н. Поливариантность онтогенеза и жизненных форм лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 4. С. 68–78.
- Кузнецова Т. В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. Сер. Биология. Т. 12. М.: ВИНТИ, 1991. С. 51–174.
- Кузнецова Т. В. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59, № 1. С. 74–103.
- Мазуренко М. Т. О жизненных формах стелющихся лесных растений // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 4. С. 593–603.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
- Недолужко В. А. Древесные растения: Проблема эволюции жизненных форм. Владивосток: Дальнаука, 1997. 120 с.
- Османова Г. О., Шивцова И. В., Иванова Т. В. Онтогенез белозора болотного (*Parnassia palustris* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. Т. 3. С. 176–180.
- Савинов И. А. Метод архитектурных моделей в анализе побеговых систем представителей семейства Celastraceae R. Br. // Вест. ТвГУ. Сер. биол. и экол. 2008. Вып. 9. С. 224–227.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
- Серебряков И. Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений (к истории вопроса) // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 7. С. 923–938.
- Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 1. М.: ВИНТИ, 1972. С. 84–169.
- Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 161–179.
- Современные подходы к описанию структуры растений / под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. Киров: ООО “Лобань”, 2008. 355 с.
- Тимонин А. К. Роль морфологии в ботанике / ред. А. А. Оскольский, Д. Д. Соколов, А. К. Тимонин // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: тр. IX Школы по теоретической морфологии растений “Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений”. СПб., 2001. С. 10–17.
- Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 202 с.
- Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
- Цвелев Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений: сб. избр. тр. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. 407 с.
- APG IV (2016). Режим доступа: https://ru.wikipedia.org/wiki/Система_APG_IV
- Hallé F., Oldeman R., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin etc., Springer, 1978. 441 p.
- Koriba K. On periodicity of tree-grow in the tropics with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud // The Gardens’ Bull. Singapore. 1958. Vol. 17, N 1. P. 3–79.
- Loesener Th. Celastraceae, Hippocrateaceae // Engler A., Prantl K. Die Naturlischen Pflanzenfamilien. Leipzig; Berlin, 1942. 20b. S. 87–197, 198–231.
- Simmons M. P. Celastraceae / Ed. K. Kubitzky // The families and genera of flowering plants. Vol. VI. Flowering plants. Dicotyledons. Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Berlin, 2004. P. 29–64.

Architectural analysis of representatives of the order Celastrales: the structure and rhythm of development of the shoots in connection with adaptations of species to different environmental conditions

I. A. SAVINOV

Moscow State University of Food Production
125080, Moscow, Volokolamskoye shosse, 11
E-mail: savinovia@mail.ru

In despite of the considerable interest of many researchers in the Celastrales order, which is largely due to the great diversity of structural characters and almost cosmopolitan distribution (with the exception of some arid regions), a comprehensive biomorphological analysis of its representatives has not yet been carried out. The aim of this work is to analyze the structural and rhythmological characters of the shoots and shoot systems (vegetative and reproductive) of representatives of the order Celastrales, the volume of which is taken according to the latest data of molecular phylogenetics [APG IV]. The main working tool for this analysis was the concept of architectural models. Among the studied representatives of the order, the following architectural models were identified [according to the terminology of Hallé et al., 1978]: Rauh, Attims, Champagnat, Mangenot, Scarrone, Stone. The shoot systems are of three types: 1) polycarpic polycyclic with monopodial or acrosympodial growth and intercalary or pseudo-terminal inflorescences, with orthotropic, plagiotropic and / or mixed orientation of shoots in space, according to the rhythm of development – silleptic and proleptic shoots; 2) monocarpic mono- and dicyclic, terminal inflorescences; 3) monocarpic monocyclic – once blooming, with sympodial growth and terminal inflorescences, with elongated or shortened shoots. In all these cases, the nature of the blooming of flowers is basipetal. For grassy and semi-woody representatives (*Parnassia*, Stackhousioideae), they additionally used shoot formation models identified by Russian biomorphologists [Serebryakova, 1981]: monopodic rosette (generative shoots are monocarpic monocyclic, flowers single, terminal) and sympodial semi-rosette (generative shoots are monocarpic monocyclic, but with acropetal blooming of flowers in inflorescence). For the taxon as a whole, the formation of axillary complexes is very usually, which are very different in structure and rhythm of development, that allows to successfully use these characters in the characterization of individual species and in establishing evolutionary trends. Thus, the structural diversity of shoot systems, which is the basis for the formation of different biomorphs, has been revealed for representatives of the Celastrales order. A high degree of ecological and morphological plasticity is manifested in individual and intraspecific shoot polymorphism, the dependence of the ratio of different types of shoots from environmental conditions, the possibility of changing the model during ontogenesis, the formation of transitional models (in *Celastrus*, *Tripterygium*). The possibility of rapid transformation of the all shoot system under extreme environmental conditions was shown using the example of the genus *Parnassia* and the subfamily Stackhousioideae.

Key words: architectural models, models of shoot formation, shoot systems, shoots, axillary complexes, Celastrales, adaptations, ecology.