

УДК 581.44:582.5

ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ МЕТАМЕР ПОБЕГА ЦВЕТКОВОГО РАСТЕНИЯ

Р. П. Барыкина, М. А. Гуленкова

Метамерная организация тела присуща многим живым организмам, и метамерия — явление общебиологическое. В животном мире особенно отчетливо она выражена среди беспозвоночных. У высших хордовых в процессе эволюции метамерность (или сегментация) тела утрачивается; для них характерна неполная метамерия, которая распространяется лишь на некоторые системы органов в отличие от полной, охватывающей весь организм (Матвеев, 1974)

Иная картина в мире растений. Им независимо от уровня организации свойственна «способность повторения ранее развивающихся органов (элементов)» (Кренке, 1950, с. 295)

В отличие от животных, у которых метамеры (сегменты) закладываются в основном на ранних этапах онтогенеза и выступают как образования более или менее одновозрастные, у растений имеются постоянно функционирующие в течение всего периода их индивидуального развития точки роста. Открытый рост побега влечет за собой разницу в возрасте «верхних и нижних» метамеров.

Наличие очагов меристемы обеспечивает появление новых метамеров при линейном росте побега и его ветвлении. Это — жизненно важное свойство организмов, ведущих прикрепленный образ жизни. Оно способствует пространственному перемещению тела растения и увеличению поверхности питания. Видимо, мы будем близки к истине, утверждая, что отмеченная В. Грантом (1980) более высокая фенотипическая пластичность растений по сравнению с животными, в частности с насекомыми, также в известной мере определяется их способностью к образованию разновозрастных метамеров, закономерно располагающихся в пространстве.

В ходе индивидуального развития растения метамеры могут существенно изменяться при смене функций, усилении камбиальной деятельности, вплоть до потери побегом метамерной структуры. В этом случае имеет место возрастная деметамеризация органа.

Одним из существенных отличий растений от животных в плане метамерной организации следует признать большую степень индивидуальности у первых метамерных элементов (Кренке, 1950) Указанная особенность присуща лишь низкоорганизованным животным; в процессе их эволюции возрастает степень интеграции организма и утрачивается индивидуальность слагающих тело элементарных единиц. У растений же метамер, будучи частью целого, единого организма, одновременно обладает некоторой автономностью, проявлением которой служит, в частности, способность к жизни в изолированном состоянии, воспроизведению себе подобных единиц и т. д., т. е. спо-

способность к самоорганизации. В указанном различии метамерной организации животных и растений находят отражения разные типы их онтогенеза.

У цветковых растений принято выделять несколько уровней метамерии. Как известно, за метамер первого уровня в классическом его понимании принимают участок побега, включающий узел с почкой (почками), листом (листьями) и нижележащее междоузлие, а в отдельных случаях (чаще у однодольных) один или несколько придаточных корней. Это звено в структуре побега — морфологически и «биологически цельное образование» (Arber, 1950) — представляет собой элементарный этап в его развитии, т. е. элементарный метамер (Сабинин, 1963). Побег, формирующийся за один период видимого роста, — элементарный побег, по терминологии И. А. Грудзинской (1960), отражает следующий уровень метамерии. В побеговой системе цветкового растения выделяют кроме названных свыше семи порядков соподчиненных метамерных единиц: годичный побег, моноподиальный одноосный побег, моноподиальный разветвленный (система побегов), первичный куст, парциальный куст, система парциальных кустов, клон и др. (Гатцук, 1974, Юрцев, 1976). При этом каждый метамер более высокого порядка включает один или несколько предшествующих. Растительный организм выступает как сложная система, построенная из повторяющихся компонентов, каждый из которых, в свою очередь, представляет систему более низкого уровня, но все эти компоненты находятся в таких взаимосвязях, которые создают единое целое. К растительному организму как системе, состоящей из отдельных блоков, применимы и основные системные принципы: целостность, структурность, взаимозависимость системы и среды, иерархичность и т. д. Поэтому вполне понятно стремление ботаников проводить исследование в рамках системного подхода, воспринимать растительный организм как систему, подсистемами которой выступают метамеры разного порядка. Метамер стал предметом пристального изучения специалистами разного профиля (Гатцук, 1974; Иванов, 1974; Васильев, Гольцова, 1977, 1980; Житков, 1977, Тихонов, 1977а, б; Кондратьева-Мельвиль, 1979; Шафранова, 1980, 1981; и др.).

Один из принципов системного подхода заключается в множественности описания каждой системы. В силу сложности системы ее полное (адекватное) познание требует построения множества различных моделей, каждая из которых отражает лишь определенный аспект системы. Но все вместе они обеспечивают последовательное приближение к ее познанию.

В настоящем сообщении речь пойдет только об элементарном метамере побега цветкового растения.

Как известно, метамерия — расчленение побега на ряд повторяющихся однотипных единиц — в свое время послужила основой для создания фитонистических концепций. Учению фитонистов предшествовали работы К. Ф. Вольфа (1950) и И. В. Гёте (1957). Разрабатывая учение о метаморфозе апендикулярного органа — листа, Гёте указал на повторяемость однотипных, тождественных частей и закономерное их изменение в онтогенезе однолетнего цветкового растения. Формирование побега Гёте рассматривал как последовательное появление в процессе его роста структурных единиц, каждая из которых сложена из узлом (стеблем), листом и почкой. Приписываемое Гёте некоторыми современными ботаниками представление о листе как единственно исходном органе растения лишено основания. Гёте подчеркивал, что он не претендует «на раскрытие первых шагов природы»

(§ 84); его работы касались онтогенеза растения и не затрагивали вопросов филогенеза.

Фитонисты полагали, что тело высшего растения представляет собой сумму готовых обособленных элементарных единиц — фитонов, анафитов, фитомеров, филлориз и т. д., поэтому они искали границы между последними. В дальнейшем понятие фитона, фитомера приобрело другое содержание. Фактически уже Гёте подводит нас к представлению о метамере как единице роста побега, которое получило глубокое развитие в работах О. Schüepp (1938), Д. А. Сабинина (1963) и других исследователей. Метамер стали рассматривать в качестве «элементарного этапа развития побега» (Сабинин, 1963, с. 128), отражающего ритм работы его апикальной меристемы.

Изучение метамера как структурной и ростовой единицы побега сохраняет актуальность и в настоящее время, ибо познание «каждого уровня организации, — пишет А. Л. Тахтаджян (1964, с. 8), — требует максимального знания особенностей его структурных элементов».

У наиболее примитивных наземных растений — риниофитов — метамерия проявилась в последовательной смене осей соподчиненного порядка. Отдельные метамеры — теломы, мезомы — результат деятельности разных точек роста. В ходе дальнейшей эволюции усложняется морфология метамера, что сопровождается повышением уровня организации и деятельности меристемы, ответственной за формирование его элементов, появляются зоны интеркалярного роста. Одна верхушечная меристема дает линейный ряд последовательных элементарных метамеров, слагающих побег, — структурную единицу более высокого ранга. У высших споровых, а также некоторых голосеменных строение элементарного метамера, как и сбалансированность составляющих его частей, не достигают еще того уровня, который присущ цветковому растению. Так, у них еще нет типичного аксиллярного комплекса. «Почки» папоротников значительно отличаются от почек семенных растений; на отсутствие у первых связей между листовыми органами (вайями) и боковыми ответвлениями указывали С. И. Ростовцев (1892), J Velenovský (1905), К. Goebel (1930) и др. Нет пазушных почек у плаунов, семенных папоротников, а также саговников; последние ветвятся в основном за счет развития придаточных почек (Stopes, 1910; Schuster, 1932; Chamberlain, 1941, Хохряков, 1981, и др.) Далеко не на всех узлах закладываются почки у хвойных; они обнаруживаются обычно близ верхушки годовичного прироста (у ели, пихты и др.) Наиболее выражен аксиллярный комплекс, как отмечает А. П. Хохряков (1981), на удлинненных побегах тех хвойных, которые имеют брахибласты (сосна, лиственница)

Возникновение аксиллярного комплекса, установление константного соотношения между листом и почкой означали поднятие организации элементарного метамера и побега в целом на более высокий эволюционный уровень.

Метамерия у цветковых выявляется уже на первых этапах онтогенеза. У большинства из них сформированный зародыш морфологически расчленен на зародышевый корень и зародышевый побег (Фаворский, 1914) В ранней фазе развития зародышевый побег представлен зародышевым стебельком (гипокотилем) и одним (у однодольных) или двумя (у двудольных) зародышевыми листьями — семядолями. Это — первый метамер формирующегося главного побега. Как указывает К. Эзау (1980, с. 478), семядоли у двудольных возникают в качестве «боковых органов на верхушке зародышевой оси и относятся

к апикальной меристеме, так же как и вегетативные листья, развивающиеся позже» В это время верхушечная меристема зародышевого побега еще не достигает той степени дифференциации, которая обеспечила бы заложение новых метамеров. Образование семядолей, видимо, тормозит формирование почки, развитие которой, согласно С. W. Wardlaw (1955), начинается после того, как семядоли достигнут определенного размера. Е. А. Кондратьева-Мельвиль (1979, с. 93) также отмечает, что «степень сформированности почки в значительной мере определяется тормозящим влиянием семядолей: более развитую почку имеют зародыши, семядоли которых уже утратили меристематичность». Органогенез верхушечной почки замедляется и во время прорастания семени, когда происходит разрастание семядолей, гипокотилия, главного корня.

Таким образом, складывающиеся коррелятивные отношения между семядолями и точкой роста зародышевого побега, видимо, результат распределения пластического и энергетического материала между ними. Требуется больший или меньший отрезок времени, в течение которого происходит накопление нуклеиновых кислот и достигается определенный объем меристемы, что необходимо для дальнейшей гистологической и морфологической дифференциации новых элементов побега. Отсюда следует, что морфологическая обособленность зародышевой почки от первого метамера, представленного гипокотилем и семядолями (или семядолей), запаздывание ее развития — следствие жизненного ритма в деятельности верхушечной меристемы. Пульсирующий характер роста проявляется также в последующие периоды морфогенеза, и элементарный метамер выступает как единица ритма развития побега.

В свое время К. И. Мейер (1960), исходя из сравнительных эмбриологических исследований нимфейных и болотниковых, сделал заключение, что у однодольных, в противоположность двудольным, произошло сокращение в развитии и семядоля (другая не развивается) непосредственно участвует в формировании почки.

Первый метамер часто заметно отличается от последующих, так как семядоли слишком приспособлены к выполнению специальных функций (Тахтаджян, 1954) Реже наблюдается морфологическое и анатомическое сходство между семядолями и последующими листьями, что характерно, например, для видов ломоноса с надземным прорастанием (Барыкина, Чубатова, 1981), мезембриантемума и некоторых других листовых суккулентов.

Зачатки отдельных элементов метамера появляются одновременно. Листовые примордии закладываются ниже вершины конуса нарастания в правильной последовательности через определенный интервал времени. Пазушные почки формируются обычно в пазухе второго — третьего (сверху) листа. Не исключено, что в такой последовательности заложения — ось (морфологически недифференцированный конус), лист+стебель, почка — отражено становление метамера в ходе его исторического развития.

Структура элементарных метамеров в онтогенезе растения не постоянна. Прослеживаются листовые серии, разные формации листьев, изменяется листорасположение, угол дивергенции, характер узла (полный — неполный), тип почек, их емкость, глубина покоя, направление роста, размер и тип побега и т. д. Возможна смена одиночных почек множественными. Так, сериальные почки, свойственные взрослым растениям ломоноса и княжика, отсутствуют у их виргинильных особей. С возрастом растения снижается корнеобразовательная способность

метамера, что особенно ярко выражено у синильных форм (Кренке, 1950; Гуленкова, 1961, 1967, и др.)

Возрастные изменения проявляются и в анатомии побега, его листьев, узлов и междоузлий. Например, листья всходов ряда теневыносливых, а также световых древесных и многолетних травянистых растений, обитающих в зоне летнезеленых лесов, часто обладают «теневым» строением, листья «световой» структуры появляются только у взрослых виргинильных особей (Schramm, 1912; Серебряков, 1952; и др.). Однако для растений хорошо освещенных и засушливых мест обитания световой тип строения устанавливается довольно быстро (Серебряков, 1955; Барыкина, 1967; Василевская, Кононенко, 1972; и др.); так, листья всходов степного миндаля по анатомической структуре приближаются к дефинитивным. Вместе с тем у копытня европейского, произрастающего под пологом елей, листья даже взрослых растений остаются «теневыми». Следовательно, условия обитания отбирают растения с определенным типом наследственно закрепленного онтогенеза.

Строение узла долгое время считали признаком весьма консервативным и постоянным для вида, а зачастую и таксона более высокого ранга, что послужило основанием к использованию (и вполне оправданному) нодальной анатомии в систематике. Изучение узла в онтогенезе подтвердило большее или меньшее постоянство его организации у одних видов (как правило, однолетних — мышехвостника, рогозавника, видов лютиков, люпинов, а также некоторых многолетних — копытня европейского, сочевичника весеннего) и изменчивость, нередко существенную, у других. Последняя обычно обусловлена степенью расчлененности листа, его размерами, наличием влагалища, интенсивностью жилкования. В качестве примера могут служить василистники из секции *Tripterium* DC.. *Thalictrum contortum* L., *Th. aquilegifolium* L. У их ювенильных форм листья тройчато- или тройчатосложные, узлы трехлакунные с тремя пучками в листовом следе; листья взрослых вегетативных и генеративных особей дважды- или трижды- тройчато- и перистосложные, а узлы соответственно многолакунные многопучковые (до 29 пучков) (Барыкина, Луферов, 1982). Другой пример — люпин многолистный, иллюстрирующий преобразование нодальной структуры уже у однолетнего растения: первый узел главного побега однолакунный, последующие — трех- — пятилакунные; от многолакунных узлов отходят листья с большим числом листочков (Гуленкова, 1981a). Их образованию предшествует увеличение объема апикальной меристемы, изменение ее строения (Wardlaw, 1957; Ростовцева, 1963, 1974, Кондратьева-Мельвиль, 1979; 1980; и др.). Возможно увеличение числа пучков в листовом следе при сохранении числа лакун (виды чины) (Гуленкова, 1981b). На изменение структурной организации узла в процессе индивидуального развития растения указывали W. Zimmermann (1965), М. Валиханов (1966), З. П. Карташева (1968), К. Абибов (1970), В. К. Василевская с соавторами (1973), Р. П. Барыкина, Т. А. Гулянян (1974, 1975), Е. А. Кондратьева-Мельвиль (1980), Р. П. Барыкина, Н. В. Чубатова (1981), М. Tamura (1981) и др.

Наличие коррелятивной связи между характером листа и числом пучков в стебле отмечали L. Flot (1905—1907), В. Г. Александров с соавторами (1926, 1928, 1929), С. Ф. Завалишина (1947). Отчетливо прослеживается зависимость развития проводящей системы стебля также от степени олистненности и образования пазушных почек. Анатомическая структура оси нередко заметно усложняется с появлением цветков и соцветий. Иллюстрацией к сказанному может служить смена

зустели атактостелой у подофилла, василистника, воронца, копытня европейского при вступлении растения в генеративную фазу развития (Барыкина, 1972; Барыкина, Гуланян, 1975; Гуленкова, 1976)

Таким образом, последовательно образующиеся в онтогенезе особи метамеры не идентичны; «полного повторения в развитии нет» (Кренке, 1950, с. 44). Характер метамерной (ярусной) изменчивости специфичен для вида и отражает особенности его онтогенеза; вместе с тем каждый метамер несет на себе печать тех условий, которые были к моменту его заложения и во время развития (Туманов, Гареев, 1951; Сабинин, 1963; Василевская, Кононенко, 1972; Кондратьева-Мельвил, 1980 и др.)

Кроме того, могут иметь место более или менее глубокие структурные и функциональные изменения одного и того же метамера, так называемая временная (возрастная) разнокачественность. Например, в начале развития семядоли запасные, а затем — фотосинтезирующие (фасоль обыкновенная, дурман). Фотофильные метамеры надземного побега впоследствии преобразуются в метамеры эпигеогенного корневища (копытень, вероника лекарственная). Разнокачественность разновозрастных метамеров — результат реализации генетической информации во времени и пространстве.

В онтогенетическом развитии растения выявляется сопряженность в изменении отдельных компонентов элементарного метамера. Это нашло отражение в работах Н. П. Кренке (1940), И. Г. Серебрякова (1952), Е. А. Кондратьевой-Мельвил (1956), В. К. Василевской (1957), Л. С. Луневой (1977), Б. Р. Васильева, Н. И. Гольцовой (1977, 1980), И. Б. Сандиной (1979) и др. Часто многие травянистые поликарпики на первых этапах онтогенеза имеют розеточный побег, на смену которому в дальнейшем развивается удлиненный; при этом вытягивание междоузлий сопровождается изменением длины черешков листьев, формы и размера их пластинок. Взаимосвязь в развитии морфологических и анатомических структур частично была отражена выше. Коррелятивная изменчивость элементов метамера приводит к структурной перестройке всего побега и изменению табитуса растения в целом.

Ряд отмеченных закономерностей формирования и последующих изменений структуры элементарного метамера в онтогенезе особи прослеживается и в морфогенезе отдельного ее побега, включая эмбриональную фазу развития. При этом небезынтересно отметить, что у цветковых растений по сравнению с папоротниками процессы, детерминирующие характер будущих апендикулярных образований метамера, завершаются значительно раньше (Cutter, 1956; Синнотт, 1963 и др.)

Морфолого-анатомические и физиологические различия между последовательно развивающимися метамерами, как правило, связаны с их специализацией, что находит отражение в характере побега, а в конечном итоге и в жизненной форме растения. Часто уже структура первого метамера главного побега определяет биоморфу взрослого растения. Так, в результате разрастания и утолщения гипокотыля, вызванного усилением его запасной функции, формируется первый клубень у клубнеобразующих видов хохлаток, борца, весенника и др. Становление подземностолонной жизненной формы лютика лапландского и адоксы мускусной связано с преобразованием второго — четвертого метамера: междоузлия сильно вытягиваются в длину, полегают, погружаются в почву; при этом листья сохраняются зелеными (лютик) или видоизменяются в чешуи (адокса). Примером преобразования структуры побега через изменение его отдельных метамеров

на более поздних этапах онтогенеза может служить живучка ползучая, у которой главный побег ортотропный полурозеточный, а побег замещения столоно-полурозеточный. Лианоидность, проявляющаяся у некоторых аконитов лишь в области соцветия, иллюстрирует трансформацию жизненной формы в результате изменения элементарных метамеров на более поздних этапах онто- и морфогенеза. Таким образом, элементарный метамер выступает как формообразующая единица.

Говоря о формообразующей роли метамера, мы хотели подчеркнуть, что порой достаточно изменения одного лишь метамера — звена в системе более высокого порядка, чтобы изменилась вся система: форма побега и биоморфа растения в соответствии с условиями среды.

Максимум изменчивости и разнообразия метамеров свойственны побегам травянистых покрытосеменных, что определяет их морфологическое множество, создает большие адаптивные возможности; им же, как отмечает Б. П. Степанов (1968), присуще и многообразие ритмологических типов. Процессы приспособительной перестройки морфологических структур, в частности элементарных метамеров, имеют генетическую и экологическую обусловленность и регулируются через систему многочисленных и многоступенчатых физиологических и биохимических процессов (Куперман, 1973)

В ходе эволюции растительного организма имело место усиление гетерономности метамеров (термин В. Н. Беклемишева, 1964) «Чем менее совершенно существо, — писал в 1807 г. И. В. Гёте, — тем более части его схожи между собой... Чем совершеннее становится существо, тем менее похожими становятся его части» (см. Тахтаджян, 1954, с. 15) Это общее философское положение, высказанное Гёте в начале прошлого века, как нельзя лучше подходит к характеристике побегов, отличных по степени специализации слагающих их метамеров. Морфолого-физиологическая разнокачественность элементарных единиц, объединение их в группы, различающиеся по функциям, агрегация метамеров, послужили основой выделения W. Troll (1964) трех зон в пределах побега травянистых многолетников: возобновления, торможения, обогащения. Выраженность последних определяется типом онтогенеза и характером побега. Агрегация метамеров — результат возникновения более глубоких связей между отдельными частями единого органа — побега. Последний выступает как целостная и саморегулирующая система, в которой взаимодействие между отдельными метамерами и группами метамеров направлено на оптимизацию его функции и поддержание жизнеспособности организма в целом.

Трансформация побега и жизненной формы в пределах того или иного таксона в процессе эволюции достигалась не только в результате изменения метамеров, но и в результате их выпадения или новообразования. Все указанные модусы превращений можно, видимо, рассматривать с позиции «теории филэмбриогенеза» (Северцов, 1939; Тахтаджян, 1964) Базальная аббревиация в сочетании с базальной девиацией в малом жизненном цикле имела место, в частности, в эволюции многолетних видов рода *Adonis* L. При освоении суровых и засушливых мест обитания серьезное адаптивное значение приобрело ускорение темпов развития побега при уменьшении слагающих его метамеров и одновременной трансформации зеленых розеточных листьев в почечные чешуи. Модусы таких превращений показаны Г. И. Серебряковой (1977) на примере представителей ряда *Arrepinae* и ряда *Vernalis*. Проявление лианоидности верхними метамерами

побега у видов борца, удаленных от исходных близкородственных форм, имеющих прямостоячие побеги, может рассматриваться как иллюстрация терминальной девиации. Так, у *Aconitum villosum* Rechb. и *A. sczukinii* Turcz. стебель прямой; лианоидность обнаруживается только в области соцветия, реже в верхней части «вегетативного» побега (Барыкина и др., 1977). Примером терминальной аббревиации могут служить растения с малоцветковыми соцветиями или одиночными цветками, возникшими от исходных форм с многоцветковыми соцветиями (виды лютика, лядвенца и др.)

Усиление интеграции побега сопровождалось стабилизацией числа слагающих его метамеров. На более или менее выраженную константность их числа и тесную связь с условиями произрастания растения указывает ряд авторов (Степанов, 1968; Куперман, 1973; Тихонов, 1977а, и др.) В частности, олигомеризация побега у эфемероидов по сравнению с длительновегетирующими близкородственными видами (род сокополия, хохлатка и др.) описана в работах Б. П. Степанова (1968), И. Л. Крыловой (1973), Т. А. Безделева (1976). Следует также отметить, что число метамеров зависит от возрастного состояния особи и обычно изменяется по одновершинной кривой; оно определяется и местом положения побега в побеговой системе растения.

Одним из выражений далеко зашедшей специализации побега является потеря им метамерности как во внешнем, так и во внутреннем строении. Деметамеризация как результат глубоких адаптивных изменений может привести к столь значительным преобразованиям органа, что он внешне утрачивает признаки побега. Если «исчезает» метамерия, «исчезает» побег с присущими ему признаками. Прекрасный пример деметамеризации представляют филлокладии иглицы и спаржи, колючки боярышника и гледичии, усики винограда и тыквы и т. д. Суждения о морфологической природе пластинчатых фотосинтезирующих органов спаржи противоречивы. Проведенный нами анализ подтвердил их осевую природу. Метаморфоз пазушного побега обусловил частичную или полную его деметамеризацию. Задержка морфологической дифференциации филлокладия на очень ранней стадии развития сопровождается быстрым прекращением деятельности его апикальной меристемы, что в определенной мере сближает метаморфозированный побег с листом. Крайне выраженную деметамеризацию мы находим у рясок (*Lemna* L. сем. Lemnaceae, утративших побеговую структуру в результате ранних преобразований их исходных форм типа *Pistia* L. семейства Agaceae (Ростовцев, 1905). Отмеченная И. Г. Серебряковым (1952) метамерия у рясок (или фитомерия, по В. Б. Касинову, 1981), имеет другую природу.

Спаржа, иглица, ряска — примеры, иллюстрирующие потерю метамерности (в классическом ее выражении), свойственной побеговым растениям. В этом случае деметамеризация обусловлена глубокой специализацией органа в ходе эволюции таксона.

Выделяя метамеры как элементарные единицы побега, следует подчеркнуть, что границы между ними, а также слагающими их элементами условны. Метамер — это этап в процессе роста и формирования побега как единого органа. Более четко сегментация выражена при полных, или закрытых, узлах и менее четко при неполных, или открытых. В случае сериальных почек, а также почек, занимающих внепазушное положение при эпифильных и осевых сдвигах, внешние границы между элементарными метамерами более расплывчаты. Еще труднее установить их внутренние границы при наличии непрерывности систем проводящих, механических, покровных и других тка-

ней побега. Пучки одного листового следа часто обладают разной протяженностью и проходят обособленно от 1—2 до 35 междоузлий (Завалишина, 1947; Кондратьева-Мельвил, 1956; Барыкина, 1971, Эзау, 1980; и др.), в результате чего наблюдается как бы проникновение одного метамера в другой. В ребристых побегах сосудисто-волокнистые пучки до включения в стелу нередко остаются в первичной коре на протяжении одного (чины, вики) или нескольких (пион узколистный) междоузлий (Завалишина, 1947; Барыкина и др., 1976; Гуленкова, Федотова, 1976)

Еще более стираются границы между элементарными метамерами побега в случае его метаморфоза (клубни, корнеплоды). Условность границ между метамерами свидетельствует о целостности структурной организации побега. Взаимосвязь между метамерами выступает и на физиологическом уровне, проявляясь, в частности, в эндогенной саморегуляции (Мокроносков, 1978, 1981 и др.) Например, было показано, что потеря ассимилирующих листьев одними метамерами компенсируется усилением функции фотосинтеза листьями соседних метамеров. Это может достигаться или за счет увеличения числа хлоропластов в единице площади листа, или за счет усиления активности каждого из них. Глубина взаимосвязи и взаимообусловленности метамеров в пределах побега определяет степень его интеграции как единой целостной системы, где элементарные метамеры выступают как подсистемы.

Итак, элементарный метамер — это единица роста, ритма развития, формообразования и структуры побега цветкового растения. Изучая метамер, мы выявляем комплексы коррелятивно связанных признаков, определяющих тип побега, познаем ритм его развития и особенности морфогенеза, а также механизмы становления биоморф в онтогенезе. Это в свою очередь позволяет судить об эволюционных путях структурных преобразований растений в пределах таксонов разного ранга. Однако использовать сведения по метамерии побега в филогенетических построениях надо с осторожностью, учитывая поливариантность организации метамеров в разные периоды онто- и морфогенеза. Кроме того, не следует забывать, что структурное сходство не всегда отражает филогенетическую близость организмов.

ELEMENTARY METAMER OF FLOWERING PLANT SHOOT

R. P. Barykina, M. A. Gulenkova

Summary

Metamerism is a property of vital importance to sedentary organisms. Because of the fact that there are meristem centres providing the appearance of new metameres under conditions of a linear growth of the shoot and its branching, the feeding surface increases, spatial movement of the body is secured, and phenotypical plasticity of the plant increases. The elementary metamer in flowering plants is a node with a bud(s), leaf(ves), and internode lying below (sometimes, adventitious root(s) too) Such metamer is considered to be a unit of growth, developmental rhythm, formation, and shoot structure. The number of the metameres stabilizes in the process of evolution and their morpho-physiological differentiation occurs. It is possible that the shoot demetamerizes with the age as well as in the case of its profound specialization.

- Абилов К. 1970. Развитие листового следа листьев разного яруса *Phaseolus aureus* (Roxb.) Piper. в онтогенезе. — Вестн. Каракалп. ФАН УзССР, № 4. Александров В. Г. и др. 1926. Опыт количественного учета проводящей системы стебля и черешков. Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., т. 57. Александров В. Г., Александрова О. Г. 1928. О сосудисто-волокнистых пучках стебля подсолнечника как объекта экспериментальной анатомии. 1. Возникновение, развитие и следование пучков. — Журн. Рус. бот. о-ва, т. 13. Александров В. Г., Александрова О. Г. 1929. Сосудисто-волокнистый пучок стебля подсолнечника как объекта экспериментальной анатомии. 2. О строении различных участков одного и того же пучка и о строении пучков различных междоузлий одного и того же растения. — Там же, т. 14. Барыкина Р. П. 1967. Анатомический анализ вегетативных органов стеного мидала (*Amygdalus nana* L.) — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. и почвовед., № 3. Барыкина Р. П. 1971. Морфолого-анатомическое исследование *Berberis vulgaris* f. *atropurpurea* Rgl. и *B. tunbergii* DC. в связи с вопросом преобразования жизненных форм в семействе Berberidaceae. — В кн.: Морфология цветк. растений. М. Барыкина Р. П. 1972. О сходстве с однодольными в строении вегетативных органов *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L. — Бот. журн., т. 57, № 5. Барыкина Р. П., Гуланян Т. А. 1974. Морфолого-анатомическое исследование *Pulsatilla violacea* Rupr. и *P. aurea* (N. Busch) Juz. в онтогенезе. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. и почвовед., № 6. Барыкина Р. П., Гуланян Т. А. 1975. Морфолого-анатомическое исследование *Actaea spicata* L., *A. erythrocarpa* Fisch. в процессе их индивидуального развития. — Там же, № 1. Барыкина Р. П. и др. 1976. Онтоморфогенез некоторых представителей рода *Paeonia* L. 1. *P. tenuifolia* L. — Там же, № 2. Барыкина Р. П. и др. 1977. К вопросу о направлении эволюции жизненных форм в роде *Aconitum* L. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 82, вып. 3. Барыкина Р. П., Луферов А. Н. 1982. Онтоморфогенез и сравнительная анатомия видов секции *Tripterium* DC. рода *Thalictrum* L. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 87, вып. 2. Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. 1981. О типах прорастания и первых этапах онтогенеза в роде *Clematis* L. — В кн.: Жизнен. формы: структура, спектры и эволюция. М. Безделева Т. А. 1976. Морфогенез и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов рода *Carydalis* Vent. Автореф. канд. дис. М. Беклемишев В. Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, т. 1. М. Бахланов М. 1966. Явление разнолиственности в онтогенезе *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Pjlin. — Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол., № 15. Василевская В. К. 1957. Особенности ветвления хлопчатника предельного и непредельного типа. — Тр. Ин-та земледелия АН ТуркмССР, т. 1. Ашхабад. Василевская В. К., Кононенко Л. А. 1972. Строение листа *Ziziphora clinopodioides* Lam. в зависимости от возраста побега и растения. — Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол., № 21. Василевская В. К. и др. 1973. Строение розеточного растения *Plantago major* L. в первый год жизни. — Бот. журн., т. 58, № 1. Васильев Б. Р., Гольцова Н. И. 1977. Особенности формирования метамера *Liriodendron tulipifera* L. (Magnoliaceae) и корреляции между его морфологическими признаками. — Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол., № 21. Васильев Б. Р., Гольцова Н. И. 1980. Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. — Там же, № 3. Вольф К. Ф. 1950. Теория зарождения. М.—Л. Гёте И. В. 1957. Избранные сочинения по естествознанию. Л. Гатцук Л. Е. 1974. Геммаксиллярные растения и система сподчиненных единиц их побегового тела. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 79, вып. 1. Грант В. 1980. Эволюция организмов. М. Грудзинская И. А. 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. — Бот. журн., т. 45, № 7. Гуленкова М. А. 1961. К характеристике возрастных особенностей чины черной (*Lathyrus niger* L.) в условиях Московской области. — Биол. науки, № 1. Гуленкова М. А. 1967. Становление жизненной формы в процессе онтогенеза у чины гороховидной (*Lathyrus pisiformis* L.) — В кн.: Морфология высш. растений. М. Гуленкова М. А. 1976. К анатомии стебля копытня европейского *Asarum europaeum* L. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 81, вып. 2. Гуленкова М. А. 1981а. Структура узла у некоторых видов рода *Lupinus* L. — В кн.: Жизнен. формы: структура, спектры и эволюция. М. Гуленкова М. А. 1981б. Структура узла и ход пучков листового следа у разновозрастных особей сочевичника весеннего. — Бот. журн., т. 66, № 7. Гуленкова М. А., Федотова Т. А. 1976. О структуре узла у двух видов рода *Lathyrus* L. — Биол. науки, № 7. Житков В. С. 1977. Формы филлотаксиса в роде *Peperomia* Ruiz et Pav. и особенности их морфогенеза. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 82, вып. 4. Завалишина С. Ф. 1947. Теория листовых следов *Gravis* в применении к роду *Pisum*. — Учен. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена, т. 46, вып. 7. Иванов В. Б. 1974. Клеточные основы роста растений. М. Карташева З. П. 1968. Морфологическое и анатомическое строение культурной (*Fagopyrum sagittatum* Gilib.) и дикой (*F. tataricum* (L.) Gaertn.) гречихи в онтогенезе. Автореф. канд. дис. Л. Касинов В. Б. 1981. Влияние преждевременного удаления

дочерних особей на продолжительность жизни материнской особи *Lemna minor* (Lemnaceae) — Бот. журн., т. 66, № 11. Кондратьева Мельвиль Е. А. 1956. О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. — Бот. журн., т. 41, № 9. Кондратьева-Мельвиль Е. А. 1979. Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения. — Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., т. 74, вып. 3. Кондратьева-Мельвиль Е. А. 1980. Ярусная изменчивость листьев в онтогенезе однолетнего двудольного растения. — Бот. журн., т. 65, № 8. Кренке Н. П. 1940. Теория циклического старения и омоложения растений. М. Кренке Н. П. 1950. Регенерация растений. М.—Л. Куперман Ф. М. 1973. Морфофизиология растений. Изд. 2. М. Крылова И. Л. 1973. О морфологической структуре видов рода *Scopolia* Jacq. emend. Link в связи с эволюцией рода. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 78, вып. 4. Лунева Л. С. 1977. Строение и биология вегетативных почек ириса (Iridaceae). — Бот. журн., т. 62, № 3. Матвеев В. С. 1974. Метамер. — БСЭ, т. 16. М. Мейер К. И. 1960. К эмбриологии *Nuphar luteum* Sm. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 65, вып. 6. Мокроносов А. Т. 1978. Эндогенная регуляция фотосинтеза в целом растении. — Физиол. раст., т. 25, вып. 5. Мокроносов А. Т. 1981. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М. Ростовцев С. 1892. Материалы к изучению группы уховниковых папоротников (Ophioglossaceae) М. Ростовцев С. И. 1905. Биолого-морфологический очерк яскок. М. Ростовцева З. П. 1963. Верхушечная меристема высших растений. М. Ростовцева З. П. 1974. Методические указания по изучению верхушечной меристемы в связи с органогенезом. М. Сабинин Д. А. 1963. Физиология развития растений. М. Сандина И. Б. 1979. Структурные особенности побега у видов *Scopolia* Jacq. (Solanaceae) — Бот. журн., т. 64, № 6. Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М. Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. Серебряков И. Г. 1955. К вопросу о подсыхании семян дуба в районе Камышина и Сталинграда. — Учен. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина, т. 29, вып. 3. Серебрякова Т. И. 1977. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 82, вып. 5. Синнотт Э. 1963. Морфогенез растений. М. Степанов Б. П. 1968. Ритм сезонного развития растений одной из ассоциаций чернопихтowo-широколиственных лесов Южного Приморья. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 73, вып. 5. Тахтаджян А. Л. 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л. Тахтаджян А. Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л. Тихонов В. И. 1977а. Осевые системы древесных растений и их роль в организации ассимиляционной поверхности. — Лесоведение, № 6. Тихонов В. И. 1977б. Ритм внутривидового развития вегетативного и генеративного побегов на примере клена ясенелистного. — Лесоведение, № 3. Туманов И. И., Гареев Э. З. 1951. Влияние органов плодоношения на материнское растение. — Тр. Ин-та физиол. раст., т. 7, вып. 2. М. Фаворский В. И. 1914. Краткий курс морфологии цветковых. Петроград—Киев. Шафранова Л. М. 1980. О метамерности и метамерах у растений. — Журн. общ. биол., т. 41, № 3. Шафранова Л. М. 1981. Ветвление растений: процесс и результат. — В кн. Жизнен. формы: структура, спектры и эволюция. М. Хохряков А. П. 1981. Эволюция биоморф растений. М. Эзау К. 1980. Анатомия семенных растений. Кн. 1—2. М. Юрцев Б. А. 1976. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники. — В кн. Пробл. экол. морфологии растений. М. Arber A. 1950. The natural phytosoply of plant form. Cambridge. Chamberlain Ch. J. 1941. Gymnosperms: structure and evolution, 3 ed. N. Y. Cutter E. 1956. The experimental induction of buds from leaf primordia in *Dryopteris aristata* Druce. — Ann. Bot., n. s., N 20. Flot L. 1905—1907. Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige. — Rev. gener. bot., vol. 17—19. Goebel K. 1930. Organographie der Pflanzen. Bd 2. Bryophyten—Pteridophyten. Jena. Schramm R. 1912. Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. — Flora, Bd 104. Schüerr O. 1938. Über periodische Formbildung bei Pflanzen. — Biol. Revs Cambridge Philos. Soc., vol. 13, N 1. Schuster J. 1932. Cycadaceae. — In: A. Engler. Das Pflanzenreich, Bd 4, Abt. 1. Leipzig. Stopes M. C. 1910. Adventitious budding and branching in *Cycas revoluta*. — New Phytol., vol. 9, N 6—7. Tamura M. 1981. Morphology of *Coptis japonica* and its Meaning in Phylogeny — Bot. Mag. Tokyo, 94, N 1034. Troll W. 1964. Die Infloreszenzen. Bd 1. Jena. Velenovský J. 1905. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Bd 1. Prag. Wardlaw C. W. 1955. Embryogenesis in plants. N. Y. Wardlaw C. W. 1957. On the organization and reactivity of the shoot apex in vascular plants. — Amer. J. Bot., 44, N 2. Zimmermann W. 1965. Die Telomtheorie. Stuttgart.

Поступила в редакцию
28.05.82