

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

УДК 633.325+ 633.329
doi: 10.17581/bbgi1809

МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *TRIFOLIUM* L.
РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

© В.А. Калинкина

Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток, Россия.
e-mail: conf-1f@yandex.ru

Аннотация: Используя модульный подход, охарактеризована структура представителей рода *Trifolium* L. российского Дальнего Востока. В строении особей выделены три группы модулей: элементарный, универсальный и основной. Совокупность элементарных модулей образует одноосный побег, являющийся универсальным модулем. Структура, формирующаяся на основе универсального модуля и закономерно повторяющаяся в строении зрелых генеративных особей, является основным модулем. Исследования биоморф 15 видов рода *Trifolium* показало, что по длительности жизни виды можно условно разделить на монокарпики и поликарпики. Число и морфологические особенности элементарных модулей у этих групп отличаются. Для монокарпиков выделено четыре варианта элементарных модулей, сочетание которых формирует удлинённый моноциклический монокарпический побег, являющийся одновременно основным и универсальным модулем. Для поликарпиков число элементарных модулей увеличивается до 6, что позволяет видам формировать 5 универсальных модулей. Их сочетание приводит к формированию разных вариантов основных модулей у зрелых генеративных особей.

Ключевые слова: *Trifolium*, Fabaceae, элементарный модуль, универсальный модуль, основной модуль, структура, морфологические особенности, жизненная форма.

Введение

Познание закономерностей растительного организма является задачей научной теоретической морфологии растений. Основоположителем данного направления в ботанике был И.В. Гёте. Одно из направлений, которое прямо связано с идеями И.В. Гёте – это поиск элементарных макроморфологических структурных единиц тела растения. Идеи и концепции, в которых обосновываются понятия об элементарных морфологических единицах побегового тела, прошли свое развитие от простого деления тела растения на три основных органа: лист, стебель, корень (De Candolle, 1827); выделения фитонов (Gaudichaud, 1841), до понимания побега как единого организма (Arber, 1930,

1941), которое проявляется в онтогенезе, развитии и эволюционном становлении побега (Гацук, 1995). В тоже время в последнее десятилетие в ботанической науке произошло осознание растения как модульного организма, тело которого формируется в результате закономерного и последовательного накопления однотипных структурных элементов или модулей. Модульный подход отражает морфологические и ритмологические особенности формирования побега и системы побегов. В данной работе нами охарактеризована структура представителей рода *Trifolium* L. российского Дальнего Востока (РДВ) с использованием модульного подхода.

Материал и методы

Для анализа морфологической структуры 15 видов рода *Trifolium* (табл. 1), произрастающих на территории российского Дальнего Востока, использовали материал хранящийся в крупных гербариях России (Ботанический институт РАН им. В.Л. Комарова (LE), Главный ботанический сад РАН (МНА), Биолого-почвенный институт ДВО РАН (VLA) и Ботанический сад-институт ДВО РАН (VBGI)). Кроме этого были проанализированы живой и гербарный материал собранный автором на территории Приморского края, а так же гербарный материал, собранный на территории Амурской области, и любезно предоставленный Т.М. Покровской. При анализе также учитывались данные морфологического строения особей в условиях интродукции на территории Ботанического сада-института ДВО РАН.

Основными методами исследования явились эколого-географический и биоморфологический. Исследования и описание жизненных форм выполнено в соответствии с методикой И.Г. Серебрякова (1962, 1964). Описание побега проводилось по методике W. Troll (1964). Выделение модулей проводилось по методике Н.П. Савиных (2002).

Таблица 1. Жизненные формы представителей рода *Trifolium* L. на рДВ

Секция	Жизненная форма	
	Однолетник	Многолетник
<i>Lupinaster</i> (Fabr.) Ser.		<i>T. lupinaster</i> L. <i>T. pacificum</i> Bobr. <i>T. eximium</i> Steph. ex DC <i>T. gordejewii</i> (Kom.) N.S. Pavlova
<i>Lotoidea</i>		<i>T. montanum</i> L. <i>T. repens</i> L. <i>T. hybridum</i> L.
<i>Chronosemium</i>	<i>T. spadiceum</i> L. <i>T. aureum</i> Poll. <i>T. compestre</i> Schreb.	
<i>Involucrarium</i> Нокк.	<i>T. cyathiferum</i> Lindl.	
<i>Trifolium</i>	<i>T. arvense</i> L. <i>T. incarnatum</i> L.	<i>T. medium</i> L. <i>T. pratense</i> L.

междоузлие (VI тип ЭМ);

– ассимилирующий пальчатосложный лист, пазушный генеративный побег и нижележащее длинное междоузлие (VII тип ЭМ);

– ассимилирующий тройчатосложный лист, почка и нижележащее короткое междоузлие (VIII тип ЭМ);

– ассимилирующий тройчатосложный лист, нижележащее длинное междоузлие, почка с развитым придаточным корнем (IX тип ЭМ);

– чешуевидный лист, почка, не одревесневшее длинное междоузлие (X тип ЭМ);

– чешуевидный лист, почка с развитым придаточным корнем и не одревесневшее длинное междоузлие XI тип ЭМ);

– чешуевидный лист, почка и не одревесневшее короткое междоузлие (XII тип ЭМ);

– чешуевидный лист, не одревесневшее короткое междоузлие, почка с развитым придаточным корнем (XIII тип ЭМ).

Результаты и их обсуждение

Модуль – это структурный элемент, представляющий собой однотипную структуру тела растения, формирующуюся в течение одного цикла формообразования и закономерно повторяющуюся во времени и пространстве. Используя подход Н.П. Свиных (2002) в структуре представителей рода *Trifolium*, нами выделено три категории модулей: элементарный, универсальный и основной.

Элементарный модуль (ЭМ) – охарактеризован по длине междоузлия, наличию зеленых листьев, почек и придаточного(ых) корня(ей).

Для однолетних представителей изучаемой группы (табл. 1) отчетливо выделяются четыре варианта элементарных модулей (табл. 2):

- верхушечная почка и нижележащее длинное междоузлие (I тип ЭМ);
- ассимилирующий тройчатосложный лист, почка и нижележащее длинное междоузлие (II тип ЭМ);
- ассимилирующий тройчатосложный лист, пазушный вегетативный побег и нижележащее длинное междоузлие (III тип ЭМ);
- ассимилирующий тройчатосложный лист, пазушный генеративный побег и нижележащее длинное междоузлие (IV тип ЭМ).

Для многолетних представителей рода, кроме указанных выше ЭМ, учитывая наличие в структуре двух типов сложных листьев (тройчатосложных и пальчатосложных), развитие на побеге типичных ассимилирующих и чешуевидных листьев, а также формирование у разных видов удлинённого или полурозеточного типов побега нами выделены следующие варианты ЭМ:

- ассимилирующий пальчатосложный лист, почка и нижележащее длинное междоузлие (V тип ЭМ);
- ассимилирующий пальчатосложный лист, пазушный вегетативный побег и нижележащее длинное

Совокупность мельчайших элементарных модулей образует одноосный побег, являющийся **универсальным модулем (УМ)**. УМ это мельчайший элемент побеговой системы, который формируется в течение моноподиального нарастания побега.

Монокарпические побеги у представителей рода, как УМ, за счет разного сочетания ЭМ можно разделить на три структурно-функциональные зоны: возобновления, торможения и обогащения. У побегов разных видов клевера степень их выраженности различна.

У однолетников (пр.: *T. campestre*, *T. arvense*) зона возобновления отсутствует, а выраженность зоны торможения напрямую зависит от экологических условий (Калинкина, 2010). В темных, загущенных ценопопуляциях, ветвление особи происходит ближе к верхушке побега, увеличивая зону торможения, в то время когда на солнечных участках с более разреженным травяным покровом длина зоны торможения сокращается, за счет интенсивного ветвления побега. Зона обогащения обеспечивает увеличение ассимилирующей поверхности для успешной репродуктивной деятельности особи. Таким образом, побег (УМ) у однолетних видов состоит из разного сочетания из I, II, III и IV типов ЭМ.

У многолетников, формирующих в течение вегетационного периода удлинённый моноциклический монокарпический побег, структурно-функциональные зоны побега выделяются четче. Виды (пр.: *T. lupinaster*, *T. pacificum*, *T. eximium*) имеют хорошо выраженную зону возобновления, которая в зависимости от видов, состоит из XII и XIII типов

Таблица 2. Типы элементарных модулей (ЭМ) дальневосточных представителей рода *Trifolium*








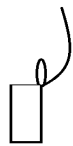
Тип ЭМ	Графическое изображение ЭМ	Морфологическая характеристика модуля
I		верхушечная почка и нижележащее междуузлие
II		верхушечная почка и нижележащее длинное междуузлие
III		ассимилирующий тройчатосложный лист, пазушный вегетативный побег и нижележащее длинное междуузлие
IV		ассимилирующий тройчатосложный лист, пазушный генеративный побег и нижележащее длинное междуузлие
V		ассимилирующий пальчатосложный лист, почка и нижележащее длинное междуузлие
VI		ассимилирующий пальчатосложный лист, пазушный вегетативный побег и нижележащее длинное междуузлие
VII		ассимилирующий пальчатосложный лист, пазушный генеративный побег и нижележащее длинное междуузлие
VIII		ассимилирующий тройчатосложный лист, почка и нижележащее короткое междуузлие

Таблица 2. Продолжение.

Тип ЭМ	Графическое изображение ЭМ	Морфологическая характеристика модуля
IX		ассимилирующий тройчатосложный лист, почка с развитым придаточным корнем и нижележащее длинное междоузлие
X		чешуевидный лист, почка и не одревесневшее длинное междоузлие
XI		чешуевидный лист, почка с развитым придаточным корнем и не одревесневшее длинное междоузлие
XII		чешуевидный лист, почка и не одревесневшее короткое междоузлие
XIII		чешуевидный лист, почка с развитым придаточным корнем и не одревесневшее короткое междоузлие

ЭМ. Зона торможения в большинстве случаев также хорошо выражена. Она может в свою структуру включать II, V и IX типы ЭМ. Выше формируется зона обогащения, состоящая из I, III, IV, VI, VII типов ЭМ.

X и XI типы ЭМ являются составными частями подземных побегов (корневищ) у анализируемых видов рода.

Несколько иное строение побеговой системы имеют виды, для которых характерен полурозеточный тип побега (пр.: *T. medium*). В начале вегетационного периода из почек возобновления особей начинает формироваться розеточный побег, структуру которого составляют лист, укороченное междоузлие и пазушная почка (I и VIII тип ЭМ). Через определенный период времени междоузлия побега начинают вытягиваться и в структуре годичного побега можно выделить I, II, III, IV и XII или XIII типы ЭМ.

Ряд видов рода *Trifolium* (пр.: *T. pratense*, *T. repens*) в ходе развития формируют несколько типов побегов. Главный (материнский) побег в течение жизни сохраняет свое розеточное строение и его структуру составляет I и VIII тип ЭМ. Боковые побеги у особей этих видов различны: у особей *T. pratense* удлиненные приподнимающиеся, в их структуре можно выделить I, III, IV, IX и XIII типы ЭМ; а у особей *T. repens* – удлиненные ползучие, в их структурах хорошо выделяются I, II, III, IV и IX типы ЭМ.

Кроме выше сказанного у многолетних видов рода в структуре жизненной формы можно так же выделить дополнительно 2 типа УМ:

- 1) чешуевидный лист, укороченное одревесневшее междоузлие и почка возобновления;
- 2) чешуевидный лист, укороченное одревесневшее междоузлие, почка возобновления и придаточный корень. Эти структуры являются составными частями каудекса у поликарпиков.

Побеги (УМ) складываются в определенные системы, по которым можно определить жизненную форму особи (Савиных, Мальцева, 2008). Это **основные модули** (ОМ), или система побегов, которые формируются на основе целого УМ или его части. ОМ является элементарной биоморфологической единицей и строение его специфично у разных жизненных форм (Савиных, Мальцева, 2008). У однолетних представителей рода универсальный модуль является одновременно и основным модулем, который существует менее года. В зависимости от экологических условий тип побега у однолетних представителей рода изменяется, он может быть прямостоячий или приподнимающийся.

У многолетних видов существование УМ будет зависеть от степени генеративизации: соотношения генеративной (отмирающей после цветения) и вегетативной (конструктивной) части годового прироста (Хохряков, Мазуренко, 1996). Универ-

сальный модуль у многолетних представителей рода с различной морфологической структурой неодинаково включается в систему побегового тела растения и в связи с этим остается живым в течение разного времени (Савиных, Мальцева, 2008). Именно поэтому для многолетних представителей изучаемой группы УМ более разнообразен и представлен следующими типами побега:

- 1) удлинённый моноциклический монокарпический вегетативный побег;
- 2) удлинённый моноциклический монокарпический вегетативно-генеративный побег;
- 3) удлинённый моноциклический монокарпический вегетативно-генеративный побег, зона возобновления которого представлена корневищем;
- 4) удлинённый моноциклический монокарпический вегетативный побег, зона возобновления которого представлена корневищем;
- 5) удлинённый ползучий вегетативный побег;
- 6) удлинённый ползучий вегетативно-генеративный побег;
- 7) полурозеточный вегетативно-генеративный побег;
- 8) розеточный вегетативный побег.

Сочетание УМ у многолетних видов приводит к формированию следующих вариантов биоморфы (ОМ) (выделение жизненных форм, в данном случае, производится без учета подземных органов растения):

- лентезелёный травянистый моно- или поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом;
- лентезелёный травянистый моно- или поликарпик с удлинённым приподнимающимся побегом;
- лентезелёный травянистый поликарпик с удлинённым ампельным побегом;
- лентезелёный травянистый поликарпик с удлинённым ползучим побегом;
- лентезелёный травянистый поликарпик с удлинённым стелющимся побегом;
- лентезелёный травянистый поликарпик с полурозеточным побегом;
- лентезелёный травянистый поликарпик с двумя типами побегов (розеточным и удлинённым).

Ранее нами показано, что для некоторых видов рода характерна поливариантность жизненной формы (Калинкина, 2017), которая является результатом адаптации вида к определенным экологическим условиям. При такой адаптации в строении побеговой системы клеверов происходит замена или выпадение одних модулей и формирование других. По мнению ряда авторов (Воскресенская, 2006; Савиных и др., 2012) поливариантность развития является главным образом следствием модульной организации растений.

Выводы

Сопоставив изменчивость габитуса особи (в данной работе только побеговой части) представителей разных секций дальневосточных видов рода *Trifolium* (табл. 1.), развитие определенного варианта жизненной формы со способностью к включению разных модулей в структуру особи мы получили следующие результаты. Для дальневосточных представителей секций *Chronosemium*, *Involucrarium* Нock., *Trifolium*, *Lotoidea* в строении особи характерно постоянство габитуса, модули изменчивы незначительно. Для представителей секции *Lupinaster* габитус особей поливариантен и адаптивен, в структуре особи, в зависимости от экологических условий изменяются все категории модулей.

Литература

- Воскресенская О.Л. (ред) Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научн. издание. – Мар. Гос. Ун-т, Йошкар-Ола, 2006. – 326 с.
- Гатищук Л.Е. Комплементарные модели побега и их синтез // Ботан. журн. 1995. – Т. 80. – № 6. – С. 1–4.
- Калинкина В.А. Биология клевера полевого (*Trifolium campestre* Schreb.) на территории Ботанического сада-института ДВО РАН // Первые международные Беккеревские чтения. Сборник научных трудов по материалам конференции. 27–29 мая 2010. – Часть 1. – Волгоград, 2010. – С. 88–89.
- Калинкина В.А. Поливариантность онтогенеза представителей рода *Trifolium* L. секции *Lupinaster* (Fabr.) Ser // Онтогенез. 2017. – Т. 48. – №2. – С. 1–9.
- Савиных Н.П. Модули у растений // Матер. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 14–18 октября 2002 г.). – СПб., 2002. – С. 95–96.
- Савиных Н.П., Дегтерева О.П., Журавлева И.А., Чупракова Е.И., Шабалкина С.В. Структурная поливариантность растений с позиции модульной организации // Mod. Phytomorphol. 2012. – № 1. – С. 37–41.
- Савиных Н.П., Мальцева Т.А. Модуль у растений как структура и категория // Вестник ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2008. – Вып. 9. – С. 227–233.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 146–205.
- Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Генеративизация как один из путей эволюции высших растений // Московское совещание по филогении высших растений. Секция ботаники Моск. общ-ва испытателей природы и кафедры высших растений биол. ф-та Моск. ун-та. – М., 1996. – С. 148–151.
- Arber A. Root and shoot in the Angiosperms: a study of morphological categories // New. Phytol. 1930. – Vol. 29. – № 5. – P. 297–315.
- Arber A. The interpretation of leaf and root in the Angiosperms // Biol. Rev. 1941. – Vol. 16. – № 2. – P. 81–105.

Gaudichaud C. Recherches generals sur l'organographie, la physiologie et l'organogenie des vegetaux // Ann. Sci. Nat. (Bot.). – Ser. 2. – Paris, 1841. – T. 15. – P. 257–268.

Candolle A.-P. de. Organographie vegetate. – Paris, 1827. – Vol. 1, 2. – 558 p.

Troll W. Die Infloreszenzen. – Bd. I. Jena. 1964. – 615 p.

THE MODULAR ORGANIZATION OF REPRESENTATIVES OF TRIFOLIUM L. GENUS IN THE RUSSIAN FAR EAST

V.A. Kalinkina

Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia

Using a modular approach the structure of species of *Trifolium* genus in the Russian Far East is described. There were identified three groups of modules: elementary, universal and basic. The elementary module is the smallest, simplest metamere. The aggregate of the elementary modules forms uniaxial sprout. The structure, which is regularly repeated in the structure of the mature generative individuals, on the basis of the universal module is formed. This structure is the basic module. The study of the life forms of the 15 species of this genus has shown that the duration of the life species can be divided into monocarpic and polycarpic. The number and morphology of the elementary modules of these groups are differing. For the monocarpic species we have allocated 4 variant of the elementary modules. These modules are combining and form a long monocyclic monocarpic sprout. This sprout is as basic as universal module. Depending on the environmental conditions, the type of the sprout of the annual species changes, it may be the straight stand or anisotropic. For the polycarpic species for the number of elementary modules increases to 6, this allows them to form 5 kinds of universal modules. Their combination leads to the formation of different variants of the basic modules in mature generative individuals.

Key words: *Trifolium*, *Fabaceae*, elementary module, universal module, basic module, structure, morphological features, life form.

Tabl. 2. Bibl. 15.