

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 633.32

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ *TRIFOLIUM PACIFICUM* BOBR.

© В.А. Калинкина

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

В статье приводится описание жизненной формы особей клевера тихоокеанского, встречающихся на скалистых откосах. Описывается структура однолетнего побега и варианты жизненной формы вида в различных экологических условиях.

Ключевые слова: клевер тихоокеанский, жизненная форма, Дальний Восток России, морские побережья.

Сложный путь исторического развития каждого вида растений отразился на функциях, анатомии и морфологии подземных органов. Корни и корневые системы травянистых растений отличаются большим разнообразием. Их облик и строение меняются в зависимости от экологических условий. Особенно сильно на структуру подземных органов воздействуют эдафогенные факторы: плотность, механический состав, водный и воздушный режим почвы и т. д. (Шалыт, 1950). Вопрос о географической и экологической изменчивости подземных органов растений является лишь частным вопросом общей проблемы морфологической поливариантности (Жукова, Шестакова, 1995 и др.). С ней связано изучение процессов микроэволюции, выяснение характера адаптации растений к условиям среды. Поэтому морфологическое описание корней и корневых систем и их классификация имеют большое значение.

Значительные изменения подземных органов происходят под влиянием механического состава почвы, который определяет не только характер роста корневой системы, но и дифференцировку тканей (Таршис, 1975). В литературе часто говорят о консервативном строении корней. Это утверждение основывается на том, что среда обитания корней – почва – мало изменчива, и условия существования в ней однообразны, однако это подтверждается далеко не всегда.

Жизненная форма особей может изменяться не только в ходе онтогенеза, но и в разных экологических условиях (Гатцук, 1968а,б; Жукова, 1986; Безделева, 1991; Османова, 1999, 2000; Османова, Головенкина, 2001; и др.). Часто экотоп жестко контролирует морфогенез растения, и тогда одна жизненная форма становится абсолютно доминирующей. Изменяющиеся в природе переходные формы помогают установить пути развития и становления жизненных форм.

Объектом нашего исследования является клевер тихоокеанский (*Trifolium pacificum* Bobr.), произрастающий на побережье Дальнего Востока России.

Материал и методы. Материалом для исследования послужили образцы, собранные Т.А. Безделева в 2008 г. на скалистых склонах мыса Четырех скал, расположенного в окрестностях залива Владимир, в Ольгинском р-оне Приморского края.

Основными методами исследования явились эколого-географический и биоморфологический. Биоморфологический анализ (исследования и описание жизненных форм) выполнен по методике И.Г. Серебрякова (1962, 1964).

Описание побега проводилось по методике И.Г. Серебрякова (1962, 1964) и W. Troll (1964). Модель побегообразования выделялась согласно методике Т.И. Серебряковой (1972), дополненной Н.П. Савиных (2006).

Изучение структуры надземных и подземных органов *T. pacificum* проводилось с применением бинокулярной лупы. При камеральной обработке составляли детальные схемы как подземных, так и надземных органов особей.

Результаты и обсуждение. В результате исследований выяснилось, что особи *T. pacificum*, произрастающие на скалистых склонах в прибрежно-морской зоне, формируют несколько вариантов жизненной формы, отличающихся строением подземной сферы.

Основной структурной единицей побеговой системы клевера тихоокеанского, произрастающего в данных экологических условиях, является удлинённый ампельный моноциклический монокарпический побег, заканчивающийся верхушечным соцветием. Монокарпический побег формируется из почек возобновления, расположенных на главах каудекса, и состоит из удлинённых междоузлий с зелеными листьями. Побег безрозеточный, в базальной его части имеются 2–3 (4) укороченных междоузлия с чешуевидными

листьями, в пазухах которых формируются почки открытого типа. Данная структура непостоянна и с возрастом происходит смена одиночных почек на множественные (сериальные). Число почек у *T. pacificum* колеблется от 1 до 5. В основании почек возобновления часто образуются придаточные корни, часть из которых со временем утолщается. У особей развивающихся на скалистых откосах нами обнаружено развитие множественных почек возобновления (7–8 в основании побега), эти почки расположены очередно, но междоузлия между ними трудно различимы.

По W. Troll (1964), цветоносные зоны побеговых систем, ежегодно развивающиеся из почек возобновления и обычно целиком отмирающие и опадающие после плодоношения, являются структурным единством и называются объединенным соцветием, или синфлоресценцией (*synfloreszenz*).

Согласно W. Troll (1964) на побеге выделяется несколько зон – возобновления, торможения и обогащения (рис. 1).

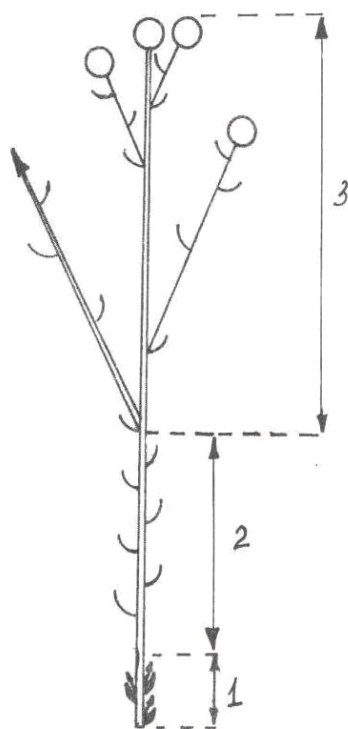


Рис. 1. Схема побега клевера тихоокеанского: 1 – зона возобновления; 2 - зона торможения; 3 – зона обогащения

Описанный выше участок побега, состоящий из укороченных междоузлий с почками возобновления, относится к зоне возобновления (рис. 1. 1). Согласно Warming (1918, по: Серебряков, 1962), побег, имеющий в основании несколько укороченных междоузлий, а выше – удлиненные, именуется длинным, или удлиненным. Длина побега *T. pacificum* в данных экологических условиях составляет 28–45 (60) см.

Побег *T. pacificum* состоит из 10–16 (20) метамеров. Листья побега пальчатосложные, черешковые. Черешок достигает длины 0,8–1,5 см. У *T. pacificum* листочки с выступающими жилками, продолговато-обратнояйцевидные или обратноланцетные, с наибольшей шириной в верхней трети или четвертой части,

на верхушке тупые или коротко заостренные, по краю хрящевато-зубчатые, плотные, с обеих сторон голые.

Участок побега, где пазушные почки недоразвиты или вовсе не закладываются, относится к зоне торможения (рис. 1.2). Ветвление побегов *T. pacificum* происходит, в основном, ближе к верхушке. На особи развивается вегетативные и генеративные побеги, общим числом до 21. Зона формирования побегов относится к зоне обогащения (рис. 1.3). Генеративный побег заканчивается головчатым соцветием, диаметр головки – 0,7–1,5 (3) см, длина оси соцветия 1–1,2 см. Цветки в соцветии малиновые. На одном генеративном побеге может развиваться до 5–9 соцветий. Цветение клевера тихоокеанского начинается в начале июня и продолжается до середины сентября. Плодоношение длится с конца августа по ноябрь.

T. pacificum относится к группе бобовых, у которых боб голый, хорошо раскрывающийся по брюшному шву. В плоде у *T. pacificum* – 2–4 семени. В одном соцветии развивается около 22 плодов. Длина плода 1,2–1,4 мм, ширина 3–4 мм.

К концу вегетации годичный побег отмирает. Отмирание распространяется на всю область удлиненных междоузлий монокарпических побегов, сохраняется лишь зона укороченных междоузлий с почками возобновления (зона возобновления). Барьером на пути некроза тканей в сторону корневой системы служат меристематические ткани, расположенные в зоне укороченных междоузлий побегов. Оставшееся короткое основание побега служит основой для формирования каудекса. С возрастом каудекс разрастается, пополняясь за счет побегов все более высоких порядков. Длина главы каудекса у особей *T. pacificum* достигает 2,5 см. Часто, произрастая на скалистых откосах, каудекс клевера тихоокеанского приобретает форму буквы «Г».

Таким образом, монокарпический побег *T. pacificum* состоит из метамеров с удлиненными междоузлиями и зелеными листьями, развивается в течение одного вегетационного периода, поэтому такой тип побега называется удлиненным моноциклическим. Модель побегообразования, являющаяся одним из признаков жизненной формы и характеризующая форму роста, у особей *T. pacificum* симподиальная длиннопобеговая.

Наши исследования показали, что особи клевера тихоокеанского, произрастающие на скалистых откосах и формирующие в надземной сфере удлиненный ампельный побег, в подземной сфере развивают два типа корневых систем – стержнекорневую и стержнекистекорневую.

Стержнекорневой травянистый поликарпик с удлиненным ампельным побегом (рис. 2, 3, табл.). Подземная сфера в данном случае представлена системой главного корня, который из-за необходимости закрепить растение вклинивается между камнями и достигает длины 27–39 см. Крупные боковые корни (до 11–13 см длиной) развиваются по всей длине главного корня, еще

сильнее закрепляя растение на скалистом откосе. На особи ежегодно развивается 3–4 побега (как вегетативные, так и генеративные). Длина побега достигает 37 см, число метамеров –11–13.



Рис. 2. Жизненная форма: стержнекорневой травянистый поликарпик с удлиненным ампельным побегом

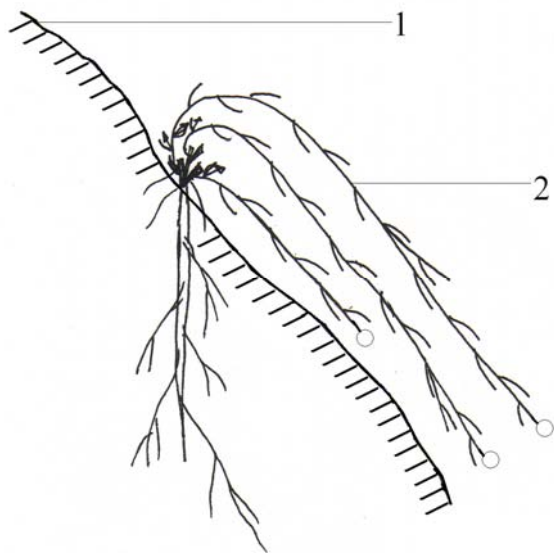


Рис. 3. Схема жизненной формы «стержнекорневой травянистый поликарпик с удлиненным ампельным побегом». Условные обозначения здесь и на рис. 5: 1 – уровень субстрата; 2 – ампельные побеги; 3 – придаточные корни; 4 – главный корень

В ходе онтогенеза у *T. pacificum* формируется многоглавый, рыхлый каудекс, его главы расположены на некотором расстоянии друг от друга. У некоторых особей глава каудекса, обращенная ближе к скалистому откосу, принимает горизонтальное положение, годовичные побеги развиваются из почек возобновления,

расположенных именно на этой главе. Придаточные корни тонкие, нитевидные, формируются в основании почек возобновления, расположенных на молодых главах каудекса.



Рис. 4. Жизненная форма: стержнекесторневой травянистый поликарпик с удлиненным ампельным побегом

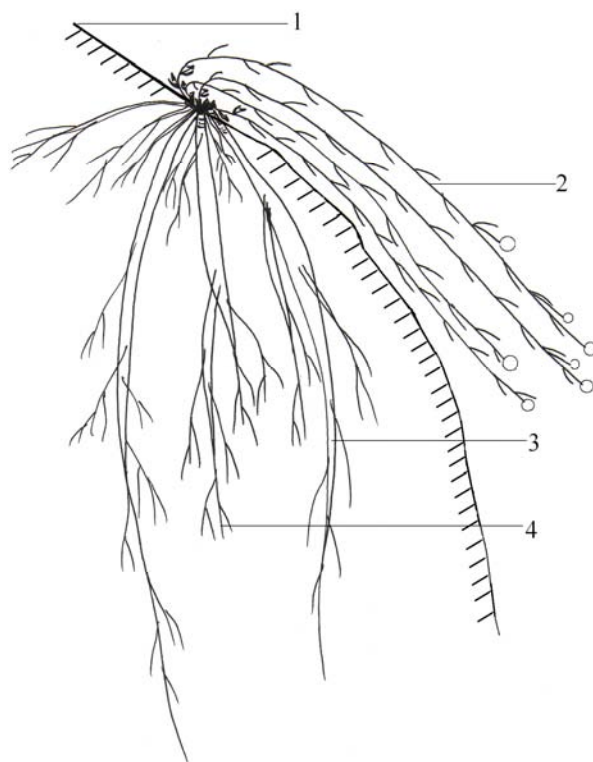


Рис. 5. Схема жизненной формы «стержнекесторневой травянистый поликарпик с удлиненным ампельным побегом»

Стержнекистекорневой травянистый поликарпик с удлинённым ампельным побегом (рис. 4, 5, табл.). Кроме стержнекорневой жизненной формы с ампельными побегами, особи *T. pacificum* формируют на скалистых склонах стержнекисте-корневую жизненную форму с таким же типом побега. Длина 2–3 крупных придаточных корней, служащих для закрепления особи на скалистом склоне, в 2 раза превышает длину главного корня и достигает 44–50 см, диаметр этих корней в основании практически равен диаметру основания главного корня и составляет 1,4–1,7 см. Каудекс многоглавый, рыхлый. На особи за вегетационный период развивается 19–21 генеративных побегов, эти побеги интенсивно ветвятся в зоне обогащения. Побеги состоят из 15–20 метамеров и так же, как корни, достигают значительной длины – 60 см.

Таблица
Параметры подземных органов *T. pacificum*

Орган	Параметры	СА	СКА
Главный корень	L, см	27–38,5	20–25
	D основания, мм	9-14	13–18
Боковые корни	L, см	11–13	44,5-49
	D основания, мм	1-2	2–5
	L, см	-	44–50
	D основания, мм.	-	1,4-1,7
	число	-	11–15

Примечание: СА – стержнекорневой травянистый поликарпик с удлинённым ампельным побегом; СКА – стержнекистекорневой травянистый поликарпик с удлинённым ампельным побегом; L – длина; D – диаметр; + – орган присутствует; прочерк – орган отсутствует.

Эколого-морфологическое изучение жизненных форм *T. pacificum* показало, что на территории Дальнего Востока России особи, произрастающие на скалистых откосах, характеризуются поливариантностью и формируют в ходе своего развития два варианта жизненной формы. Поливариантность жизненных форм у особей *T. pacificum* проявляется в строении подземных органов. Следует отметить, что особи, формирующие стержнекистекорневую жизненную форму с ампельными побегами, отличаются большими размерами как надземной, так подземной сферы. Соответственно размеры плодов и семян у этих особей так же наибольшие.

Л и т е р а т у р а

- Безделева Т.А. Хохлатка расставленная – *Corydalis remota* Fisch. Ex Maxim. // Биологические особенности сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1991. С. 99–115.
- Гатуцк Л.Е. Биологические свойства копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) как закрепителя песков // Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Пермь, 1968а. Т. 64. С. 94–99.
- Гатуцк Л.Е. Онторморфогенез копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) при переменном уровне песчаного субстрата и предполагаемый облик его предка // Вопросы морфогенеза цветковых растений. М.: Наука, 1968б. С. 7–51.
- Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1986. С. 105–114.
- Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Морфологическая поливариантности *Plantago lanceolata* L. в искусственных посадках // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 3. С. 95–101.
- Османова Г.О. Морфологическая поливариантность *Plantago lanceolata* L. // Тр. VI междунар. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 1999. С. 163–165.
- Османова Г.О. Особенности формирования специализированных побегов и разнообразия жизненных форм *Plantago lanceolata* L. // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений: Тез. докл. Всерос. совещ. Сыктывкар, 2000. С. 85–86.
- Османова Г.О., Головенкина И.А. Мониторинг морфологической пластичности вегетативных органов некоторых травянистых растений // I Междунар. симпозиум по биоиндикаторам «Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга». Сыктывкар, 2001. С. 144–145.
- Савиных Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. – Киров: ВятГГУ, 2006. – 324 с.
- 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.
- Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. – М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. – С. 84–169.
- Таршис Л.Г. Подземные органы многолетних травянистых растений. – Свердловск: Изд-во Свердл. гос. пед. ин-та, 1975. – С. 132.
- Шалыт М.С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. I. Травянистые и полукустарничковые растения и фитоценозы лесной (луга) и степной зон // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М.; Л.: АН СССР, 1950. Вып. 6. – С. 205–442.

Л и т е р а т у р а

- LIFE FORMS OF *TRIFOLIUM PACIFICUM* BOBR.**
- V. A. Kalinkina
Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok
- Keywords:** *Trifolium pacificum*, life form, Russian Far East
- The paper describes life form of *Trifolium pacificum* Bobr. which grows in the rocky escarpments. The structure of annual sprout and a various life forms of the species in different environmental conditions have been described as a result of our field observations.
- II. 5. Tabl. 1. Bibl. 14.