

УДК [574.3+582.594](477.75)

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ И ОНТОГЕНЕЗ *HEDYSARUM TAURICUM* PALL. EX WILLD

Вахрушева Л. П., Абдулганиева Э. Ф.

Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь, Россия
E-mail: vakhl@inbox.ru

Приводятся анатомо-морфологические признаки, необходимые для дифференциации регенеративных возрастных состояний (проростков, ювенильных, иматурных, виргинильных), генеративных (g_1 , g_2 , g_3) с выделением субсенильных и сенильных растений, и на основе полученных данных проводится периодизация онтогенеза *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd.

Ключевые слова: *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd., возрастные состояния, онтогенез.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение популяций растений является одной из базовых основ теоретической фитоценологии, решающей вопросы совместного произрастания видов в сообществах и многообразия взаимоотношений «ценопопуляция-фитоценоз» [1]. Фитопопуляционные исследования с необходимой точностью позволяют провести как диагностику состояния ценопопуляций видов, так и определить перспективы существования фитоценоза в целом при конкретном состоянии слагающих его популяций, определить реальную степень угрозы их существованию, прогнозировать реакцию растений на неблагоприятные воздействия среды обитания.

Наиболее неблагоприятными факторами окружающей среды на территории Крыма в настоящее время является комплексная антропогенная деструкция природных мест обитаний. *Hedysarum tauricum* приурочен в своем произрастании к щебнистым известняковым и мергелистым почвам, т. е. к землям, которые широко вовлекаются как в создание карьеров, так и используются для добычи строительных материалов.

Природоохранный статус вида *Hedysarum tauricum* на территории Крымского полуострова, согласно сводкам 1996 [2], оценивался как «довольно обильный», однако активное воздействие антропогенного фактора на места естественного произрастания привело к сильному сокращению численности вида, что обосновало необходимость включения данного объекта в Красную книгу Республики Крым и закрепление статуса «редкий вид».

Учитывая современный природоохранный статус *Hedysarum tauricum*, отсутствие сведений о возрастной дифференциации особей этого вида и данных о протекании его онтогенеза, нами были проведены исследования в сохранившихся сообществах по

выделению ключевых морфолого-анатомических признаков для дифференциации возрастных состояний *Hedysarum tauricum* и выделения онтогенетических периодов его жизненного цикла в вегетационные сезоны 2013–2015 гг.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Фитоценозы, в которых произрастает *Hedysarum tauricum*, были исследованы классическими геоботаническими методами [3, 4]. Данные о фитоценотической приуроченности показали, что *Hedysarum tauricum* в условиях Предгорья Крыма встречается как в составе ассоциаций *Hedysarietum scabioso linariosum* (Бахчисарайский район, с. Севастьяновка) и *Hedysarietum festucoso stipiosum* (Белогорский район, пгт Зуя), принадлежащих к типу растительности Tomillares [5], так и в фитоценозах типа растительности Steppa, в ассоциации *Stipeto teucrietum festucoso hedysariosum* (Бахчисарайский район, с. Севастьяновка) [5].

В пределах установленных ценопопуляций изучались морфологические признаки *H. tauricum*, пригодные для дифференциации возрастных состояний особей этого вида по общепринятым методам [6, 7, 1, 8]. Для уточнения цикличности развития побегов и подсчета возраста субсенильных и сенильных растений проводились анатомические исследования.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологический анализ позволил выявить комплекс качественно-количественных признаков, которые легли в основу выделения в жизненном цикле копеечника крымского 4 онтогенетических периодов (латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный), и подразделить их на 12 возрастных состояний.

Латентный период представлен семенами (*se*). Размножается копеечник крымский преимущественно семенами. Плод – боб, распадающийся при созревании на округло-эллиптические членики, покрытые прижатыми волосками, без шипиков и бугорков, на поверхности с сеточкой из ребрышек. Семена темно-коричневые округлой формы 3 x 3 мм.

Прегенеративный период

Проростки (р). В природных условиях появление первых проростков происходит в конце весны – начале лета, как правило, после периода интенсивных дождей. Более массовое прорастание семян приурочено к середине июля. У проростков хорошо развиты 2 супротивных сидячих семядольных листа. Они имеют округлую форму, чешуйчатые, желтоватые или коричневатые, по консистенции – кожистые, их длина и ширина почти одинаковы и соответствуют 3 x 4 мм. Спустя небольшой промежуток времени (5–7 дней) появляются следующие листья (третий и четвертый): хорошо развитые, зеленые, имеющие цельную овальной формы листовую пластинку с тупой верхушкой. Длина листовой пластинки составляет $9,6 \pm 0,5$ мм, ширина – $4,0 \pm 0,2$ мм. Длина черешка у найденных особей варьировала от 7 мм до 25 мм. В случае нормального развития через месяц проростки переходят в ювенильное возрастное состояние.

Ювенильные (j). У многих ювенильных особей могут сохраняться темно-коричневые кожистые семядоли и продолжают оставаться жизнеспособны 3-ий и 4-

ый черешковые листья. При нормальном прохождении фаз онтогенеза качественным отличием ювенильного возраста является развитие тройчатосложных листьев (5-го и 6-го). Междоузлия в этом возрастном состоянии сильно сближены, что создает впечатление супротивного листорасположения молодых листьев. Положение эпикотиль и гипокотиль перпендикулярно поверхности горизонта почвы.

Абсолютный возраст ювенильных растений соответствует 1–2 месяцам. К концу лета ювенильные особи достигают имматурного возрастного состояния.

Имматурное состояние. Анализ растений, принадлежащих к этой возрастной группе, показал, что здесь по качественно-количественным признакам можно выделить три подвозраста: im_1 , im_2 , im_3 .

У особей im_1 сохраняются 2 тройчатосложных листа и появляются 2 непарноперистосложных листа с 2-мя парами листочков. Эпикотиль и гипокотиль располагается по вертикальной линии.

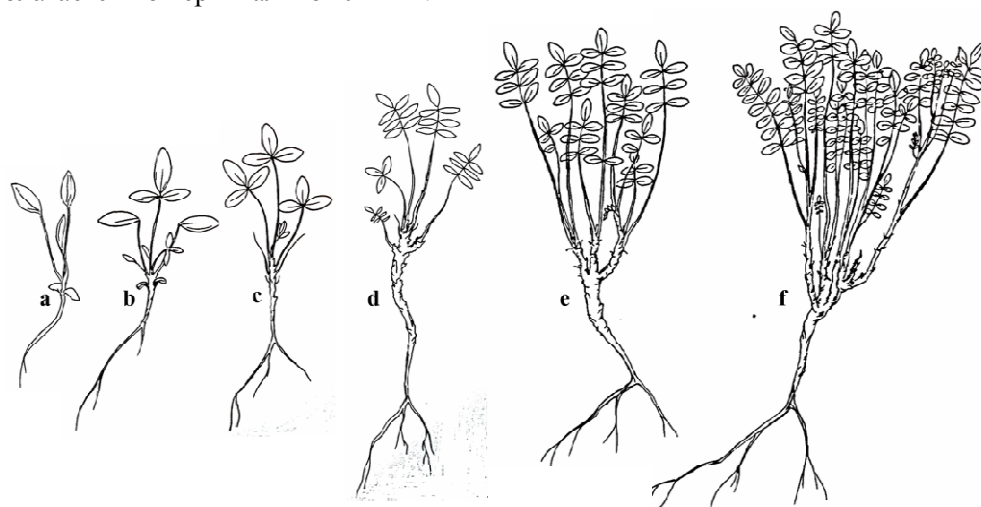


Рис. 1. Схема регенеративных возрастных состояний *Hedysarum tauricum* а – проросток (p); б – ювенильная особь (j); в – молодая имматурная (im_1); д – средневозрастная имматурная (im_2); е – зрелая имматурная (im_3); ф – виргинильная (v) [Рис. Заднепровская А. В.].

Имматурные особи средней группы (im_2) развивают еще 2–4 листа уже с 3-мя парами листочков. К этому возрасту отмирают листья проростков, но при основании побега сохраняются тройчатосложные листья. Эпи- и гипокотиль располагаются под тупым углом друг к другу. В области корневой шейки начинают возникать боковые побеги, у которых последовательно развиваются листья, характерные для молодых имматурных особей (im_1).

У зрелых имматурных особей (im_3) интенсивно развиваются боковые побеги, число которых достигает 3-х, редко 4-х. Они имеют моноподиальное ветвление и укороченные междоузлия, в узлах которых появляются листья с 4–5 парами листочков. Высота растения достигает 7–10 см. Таким образом, новообразованиями

для зрелого имматурного возраста является увеличение количества боковых побегов и появление листьев с 4–5-ю парами листочков. На стадии зрелой имматурной особи растение уходит в перезимовку. Продолжительность этого возраста составляет 3–4 месяца.

У растений *виргинильного возраста* (v) четко выражено чаще всего коленчатое взаиморасположение эпи- и гипокотилия. Это наблюдается практически у всех особей, произрастающих на крутых склонах. Если поверхность места обитания ровная, то эта коленчатость выражена слабее. Виргинильные особи, как правило, уже не развивают главный побег, он улиткообразно скручивается и засыхает, а боковые побеги продолжают дальнейшее развитие, междоузлия их удлиняются, и на каждом побеге к уже сохранившимся листьям возраста im_3 добавляются 2–3 листа с 5–8 парами листочков. Длина побегов составляет 15–25 см. До конца вегетационного периода 2-го года они находятся в виргинильном возрастном состоянии, а их развитие заключается только в формировании дополнительных боковых побегов. В этом виде растение уходит во 2-ю перезимовку и к 3-му году жизни при благоприятных условиях формирует молодое генеративное растение.

Генеративный период

Молодые генеративные (g_1) растения, высотой 25–40 см, у них развивается до 7–8 генеративных побегов и до 5–6 вегетативных, окончательно формируется типичный габитус вида. На одном цветonoсном побеге в пазухах сложных листьев образуются 1–3 соцветия – кисть с акропетально распускающимися мотыльковыми цветками. Оба типа боковых побегов развиваются только один вегетационный сезон (моноцикличны), поэтому к весне следующего года они полностью отмирают, что подтверждается проведенными нами анатомическими исследованиями. Главный корень утолщается, основания одревесневших многолетних побегов формируют каудекс. В этом возрастном состоянии растение находится 2–3 года.

Зрелые генеративные (g_2) растения имеют высоту 40–50 см, большая часть их побегов – генеративные, число которых в этом возрасте составляет 20–40 побегов. Каждый из них формирует по 3–7 соцветий. Число пар листочков в составе сложного листа может достигать 9–11. Диаметр основания куста – 20–40 см. Образуется мощный каудекс. Переход в следующее возрастное состояние происходит через 7–10 лет.

Зрелые генеративные (g_3) продолжают развивать генеративные побеги, число которых может достигать 50–150, высотой 40–55 см, изредка вырастающих до 60 см. Диаметр основания куста значительно увеличивается (45–80 см) за счет ежегодного отмирания травянистой части и частичного или полного расщепления каудекса на 4–5 партикул, которые еще сохраняют связь с материнским растением. Длительность этого состояния – 10–12 лет.



Рис. 2. Схема генеративных и сенильных возрастных состояний *Hedysarum tauricum*
 g – молодая генеративная (g_1); h – средневозрастная генеративная (g_2); i – зрелая генеративная (g_3); j – субсенильная (ss); k – сенильная (s); l – поливариантное развитие особей ss состояния [Рис. Заднепровская А. В.].

Сенильный период

У особей **субсенильного возраста** (ss) происходит резкое снижение генеративной функции. Это проявляется в уменьшении числа цветonoсных побегов до двух-трех, и формировании соцветий с небольшим количеством цветков (4–5), а также в увеличении числа вегетативных побегов, число которых со временем будет только возрастать. Однако эти побеги имеют в несколько раз меньшую высоту, чем в возрасте g_3 , практически не ветвятся и имеют не более 3–4 листьев. Высота растений ss возраста – не более 30 см. Продолжаются процессы партикуляции, интенсивность которых зависит от погодных условий и условий микрорельефа территории. Продолжительность субсенильного возраста составляет 3–5 лет.

Сенильные (s) особи в популяциях немногочисленны. Сильно выражены процессы образования партикул и расщепления каудекса и главного корня. Заметнее обозначаются признаки сенильности, уже имевшие место у субсенильных

особей: утончаются надземные побеги, сохраняется их слабое ветвление, листья развиваются в числе 1–2 или вовсе не образуются. Максимальное нахождение особей в это возрастном состоянии – 2–3 года.

Анатомическое строение

Для подтверждения моноциклического развития генеративных побегов было проведено изучение их анатомической структуры. Однолетние побеги *Hedysarum tauricum* снаружи покрыты эпидермой с толстой кутикулой. Под эпидермой расположен один слой прозрачных клеток. Затем следуют клетки первичной коры, верхние слои которой выполняют фотосинтезирующую функцию (хлоренхима). В ребрах под эпидермой находится 3–4 слоя механической ткани – колленхимы. Проводящая система изначально имеет пучковый тип строения. Участки первичной флоэмы, располагающиеся дугами над первичными проводящими пучками, одревесневают и выполняют механическую функцию. Камбий между пучками формирует прочную механическую ткань, которая объединяет ксилемные участки проводящих пучков в единое кольцо. Участки ксилемы первичного проводящего пучка ограничены крупными широкопросветными сосудами. Сердцевина в центре разрушается, образуя полость, но остается хорошо выраженная перимедулярная зона (рис. 3, А).

Определение возраста растений генеративного и постгенеративного периодов проводилось с помощью подсчета годичных колец у основания главного корня (рис. 3, Б).

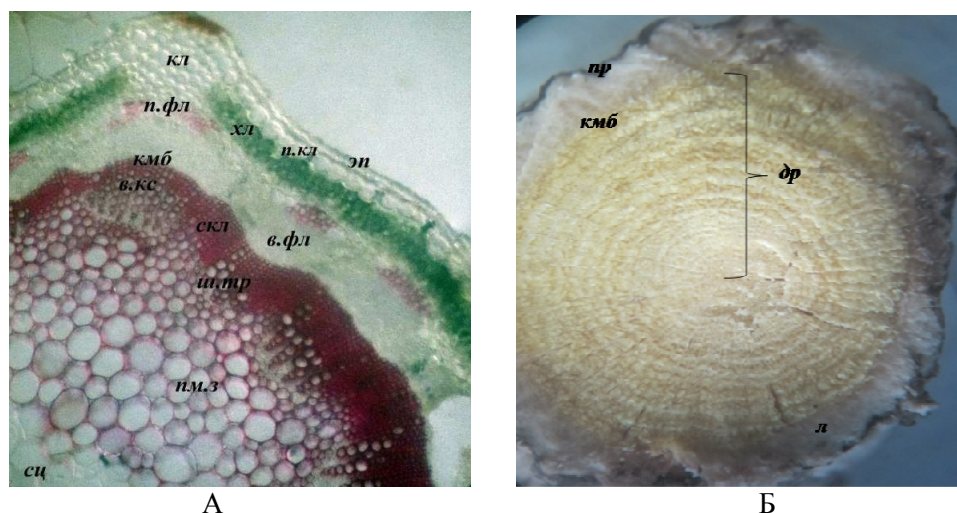


Рис. 3. А. Поперечный срез моноциклического генеративного побега *Hedysarum tauricum*. Обозначения: в.к.с – вторичная ксилема; в.фл. – вторичная флоэма; кл – колленхима; к.м.б – камбий; п.фл – первичная флоэма; п.м.з – перимедулярная зона сердцевины; скл – склеренхима; сц – сердцевина; хл – хлоренхима; ш.тр – широкопросветные трахеиды метаксилемы; эп – эпидерма;

Б. Спил корня зрелой генеративной особи (g_2). *Обозначения:* др – древесина; кмб – камбий; л – луб; пр – пробка.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Морфологическими критериями дифференциации прегенеративных возрастных состояний *Hedysarum tauricum* являются: изменение структуры листа из простого с цельной листовой пластинкой до тройчатосложного и непарноперистосложного; увеличение числа пар листочков в составе сложного листа; возрастание числа боковых побегов и удлинение междоузлий.
2. Растения генеративного возраста (g_1 , g_2 , g_3) отличаются количеством побегов (вегетативных и генеративных), диаметром куста, числом пар листочков в составе сложного листа, появлением каудекса.
3. Субсенильные и сенильные растения характеризуются уменьшением числа генеративных побегов (до 2–3), снижением количества цветков в соцветии (до 4–5), уменьшением числа листьев при увеличивающемся количестве слабо сформированных вегетативных побегов, расщеплением каудекса и корня, появлением партикул.
4. Онтогенез *Hedysarum tauricum* – полный: в ходе него реализуются механизмы, как нормального, так и поливариантного развития; в случае нормального развития онтогенез проходит за 27–36 лет.
5. При благоприятных условиях у особей возрастного состояния g_3 задерживаются процессы старения, достигается максимальный виталитет и сокращается длительность постгенеративного периода.

Список литературы

1. Уранов А. А. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) / А. А. Уранов, А. Г. Богданова, Н. М. Григорьева. – М.: Наука, 1975. – 136 с.
2. Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма / В. Н. Голубев. – Второе изд. – Ялта: ГНБС, 1996. – 86 с.
3. Работнов Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 296 с.
4. Шенников А. П. Введение в геоботанику / А. П. Шенников. – Ленинград: ЛГУ, 1964. – 447 с.
5. Вахрушева Л. П. Пространственная структура и ценогическая приуроченность *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd. в предгорном Крыму / Л. П. Вахрушева, Э. Ф. Абдулганиева // Материалы VII Международной научно-практической конференции «Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе (Симферополь, 24–26 октября 2013 г.)» – Симферополь, 2013. – 426 с.
6. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста / Ю. А. Злобин. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 266 с.
7. Смирнова О. В. Динамика ценопопуляций растений / О. В. Смирнова, И. М. Ермакова, Л. Е. Гатцук. – М.: Наука, 1985. – 207 с.
8. Ценопопуляции растений: развитие и взаимоотношения. – Москва: Наука, 1977. – 133 с.

MORPHOLOGICAL CRITERIA OF AGE STATUS AND ONTOGENESIS OF
HEDYSARUM TAURICUM PALL. EX WILLD (CRIMEA)

Vakhrusheva L. P., Abduganieva E. F.

Crimean Federal V.I. Vernadsky University, Simferopol, Russia
E-mail: vakhl@inbox.ru

The state of coenopopulations *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd. is one of the most important components in phytocoenosis of Type vegetation Tomillares and Petrophytes Steppes of the Crimean foothills. The confinement of the coenopopulation *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd. to the grow in associations is noted *Hedysarietum scabioso linariosum* (Bakhchisaray rejoin, v. Sevastianovka) и *Hedysarietum festucoso stipiosum* (Belogorsk rejoin, pgt. Zujja), bilong to type of vegetation Tomillares [1] and in phytocoenosis of Type Steppa, in association *Stipeto teucrietum festucoso hedysariosum* (Bakhchisaray rejoin, v. Sevastianovka).

The results of searching for morphological criteria, that differentiate the pregenerative and generative age stages and anatomic investigation which are need for differentiate subsenilis and senilis age group are represented. Sufficient information of using such qualitative characteristics for highlighting the pregenerative age stages (plantula, juvenalis, immature, virginale) as the shape of the leaf and the degree of the leaf blade dissection are related. The latent period ontogenesis of *Hedysarum tauricum* is represented by seeds. The main way of self-support in coenopopulation on *Hedysarum tauricum* is seminal.

Plantula appears in spring–summer and has two brown cotyledonary leaves. In 5–7 days appear two green simple ones.

Juvenalis plant has two trifoliolate leaves (5 and 6) and two odd pinnate leaves with two pair leaves.

The immature age stage was differentiated on im1, im2, im3 and plants in this age have from 2–4 leaves with 3 pair leaves to leaves with 4–5 pair leaves. Immature plants im3 have 3–4 lateral shoots. They have monopodial branches with short internodes.

The **virginale** plants do not develop the main shoot, but lateral shoots go on further developing and each shoot has 2–3 leaves with 5–8 pair leafs which are added. It takes 2–3 (or 4) years for the pregenerative phase of development of *Hedysarum tauricum* to go through. Morphological characteristics of each age stage are supported by schemes included in the text.

Each age stage of the **generative** period is defined by the number generative and vegetative shoots, the size of bush, number of pair leafs (9–11) in odd pinnate leaves. The ontogeny of *Hedysarum tauricum* – entire: during which implemented mechanisms of both normal and multivariate are developed. In the case of normal development the ontogenesis lasts for 27–36 years. The schemes of age stages of the generative and subsenilis and senilis phase of development are shown too.

Keywords: *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd., coenopopulation, morphological criteria, age stages, ontogenesis.

References

1. Uranov A. A., Bogdanova A. G., Grigor'eva N. M. *Coenopopulations of plants (development and relationships)*, 136 p. (M.: Science, 1975).
2. Golubev V. N. *The biological flora of Crimea*, 125 p. (NBS, Yalta, 1996).
3. Rabotnov T. A. *Phytocoenology*, 296 p. (M: MSU, 1983).
4. Schennikov A. P. *Introduction in geobotany*, 447 p. (L.: Publ. of Leningrad University, 1964).
5. Vakhrusheva L. P., Abdulganieva E. F. The spatial structure and cenotical confinement *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd. in the foothills of the Crimea, *The Nature Reserves of the Crimea. Biodiversity and Conservation in Sea of Azov and Black Sea Region. Materials of The 7th International Scientific-Practical Conference*. – 426 p. (Simferopol, 2013 October 24–26).
6. Zlobin U. A. *Population ecology of plants: current status and growth points*, 262 p. (University book, Sumy, 2009).
7. Smirnova O. V., Ermakova I. M., Gatszuk L. E. *Dynamic of plant conopopulation* – 207 p. (M.: Science, 1985).
8. *Coenopopulations of plants: development and relationships*. – 133 p. (M.: Science, 1977).

Поступила в редакцию 23.11.2015 г.