

Онтогенез и жизненные формы видов рода *Hedysarum* L. Южной Сибири

Н. А. КАРНАУХОВА

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: karnaikhova-nina@rambler.ru

Статья поступила 29.01.2015

Принята к печати 10.02.2015

АННОТАЦИЯ

Проведено изучение особенностей возобновления и вегетативного размножения, характера нарастания и отмирания побегов, их морфологической структуры, продолжительности жизни, видоизменений надземных и подземных побегов у 16 видов рода *Hedysarum* L. в разных эколого-фитоценологических условиях Южной Сибири. Предлагается система их жизненных форм.

Ключевые слова: *Hedysarum* L., онтоморфогенез, жизненные формы, адаптации, Южная Сибирь.

Изучение онтогенеза растений разных жизненных форм в разнообразных эколого-фитоценологических условиях дает возможность конкретно выяснить, какие именно факторы внешней среды и каким образом влияют на ростовые процессы, обуславливающие характер жизненных форм. Детальное изучение онтогенеза разных видов привело И. Г. Серебрякова к утверждению: “каждое растение в онтогенезе меняет свою жизненную форму” [Серебряков, 1962, с. 70]. Он показал это на целом ряде конкретных примеров. Для обозначения таких онтогенетических изменений жизненной формы использовали термин “фазы морфогенеза” [Шафранова, 1967; и др.]. Только позднее было четко обосновано, что в онтогенезе одного и того же растения разные жизненные формы могут

неоднократно сменять друг друга [Хохряков, 1975, 1978, 1981; Серебрякова, 1980]. Для них предложен термин “онтобиоморфа” [Мазуренко, 1986].

Одним из важных направлений исследований И. Г. Серебряков [1962] считал изучение эволюционного развития жизненных форм в пределах небольших систематических групп – родов или секций.

Изучение жизненных форм в пределах небольших таксонов дает основание обоснованно судить о направлениях и путях преобразований морфологических структур на фоне исторических изменений экологических условий [Серебряков, 1955; Серебряков, Серебрякова, 1969, 1972]. Сравнение гомологичных как структур, так и морфогенетических процессов у разных видов рода позволяет

выяснить, какие структуры и какие этапы онтогенеза изменились, в каких направлениях и под влиянием каких условий это могло происходить [Серебряков, 1968; Серебряков, Серебрякова, 1969].

Цель работы – изучить онтогенез, выявить разнообразие и раскрыть основные пути формирования жизненных форм 16 видов рода *Hedysarum* L. в различных условиях произрастания Южной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Представление об особенностях поведения видов может быть достаточно полным только в том случае, если сбор материала осуществлен в пределах большей части ареала [Работнов, 1975]. Изучение видов рода *Hedysarum* осуществлялось с 1981 по 2012 г. маршрутными и полустационарными методами исследования на территории горной Южной Сибири (находящейся в пределах Российской Федерации) – в Кузнецком Алатау, Горном Алтае (включая казахстанскую его часть), в Минусинской котловине, на Западном и Восточном Саяне, в прибайкальских хребтах южного обрамления озера Байкал и в Юго-Западном Забайкалье.

Анализ особенностей жизненных форм 16 видов рода *Hedysarum* в различных условиях произрастания основывался на поведенческих признаках, предложенных О. В. Смирновой [1987]: тип онтогенеза, длительность жизни, темпы развития, способы размножения. Различные стадии онтогенеза, отличающиеся друг от друга биоморфологически, изучали, используя подходы А. П. Хохрякова [1981] и М. Т. Мазуренко [1986]. Жизненную форму, вслед за И. Г. Серебряковым [1962, 1964] и Т. И. Серебряковой [1972], определяли по взрослым особям, находившимся в средневозрастном генеративном состоянии.

При изучении онтогенеза видов использованы общепринятые методики [Ценопопуляции..., 1976, 1988]. Тип онтогенеза определяли согласно классификации Л. А. Жуковой [1995].

Фазы морфогенеза и структурная организация побеговой системы описаны согласно представлениям W. Troll [1964], И. Г. Серебрякова [1962], Т. И. Серебряковой [1977, 1987],

О. В. Смирновой с соавт. [1976] и др. Используются подходы, применяемые разными авторами в работах по жизненным формам [Серебряков, 1955; Шафранова, 1967; Гатцук, 1968; и др.].

При описании особенностей морфогенеза каудексовых растений и побегообразовательной активности каудекса мы принимаем терминологию Е. Л. Нухимовского [1997], и вслед за ним под каудикалами мы понимаем тонкие ветви ветвистого каудекса, а под каудиями – толстые ветви ветвистого каудекса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Л. Е. Гатцук [1964, 1967а] указывает на общие для рода структурно-морфологические черты: слабую способность побегов (в том числе корневищ) к образованию адвентивных органов (корней и придаточных почек), тенденцию к сохранению главного корня и первичного куста в течение всей жизни, развитие пазушных осей соцветий, изменение сложных листьев в онтогенезе растений от имеющих один листочек до непарноперистых с 9–15 листочками, и отмечает поливариантность по структуре годичного побега. Исходя из этого она выделяет четыре типа годичных побегов и соответственно четыре основные жизненные формы рода *Hedysarum*: ксерогенные кустарники, травянистые многолетники с удлиненными побегами, полурозеточные и розеточные травянистые многолетники.

Ксерогенные кустарники. И. Г. Серебряков [1965] относит к ним растения с ксерогенным типом нарастания побегов (модификацией симподиального типа у древесных растений, когда отмирает не только верхушечная почка побега, но и несколько удлиненных междоузлий, иногда до половины побега или больше). Подобный тип нарастания побегов отмечен Л. Е. Гатцук [1964, 1970] у видов *Hedysarum* из секции *Fruticosum*.

В пределах Южной Сибири в песчаных степях, по окраинам сосновых лесов в Тыве, Бурятии, Монголии [Флора..., 1994; Конспект..., 2012] из ксерогенных кустарников встречается только *Hedysarum fruticosum* Pallas. Местообитания этого вида могут различаться по степени закрепленности субстра-

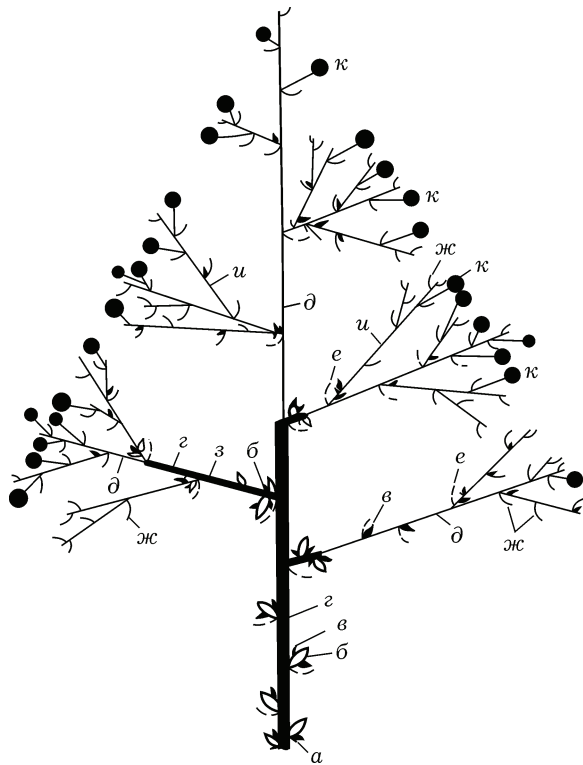


Рис. 1. Схема годичного побега взрослого растения *Hedysarum fruticosum* [Гатцук, 1967б]: а – чешуевидные листья, б – крупные почки, в – мелкие, г – многолетние части побега в будущем, д – однолетние, е – рано опадающие ассимилирующие листья, ж – сохранившиеся до осени, з – пролептические побеги, и – силлептические, к – соцветия

та. Побег этого вида по Л. Е. Гатцук [1967б] состоит из укороченных междоузлий с низовыми листьями и удлиненных со срединными; отмирает часть удлиненных междоузлий (рис. 1). Большая часть главной оси *H. fruticosum* отмирает в первый год ее жизни; скелетные оси возникают, как правило, не из спящих почек, а из прошлогодних пазушных; имеются скелетные оси только одного поколения и не происходит последовательной смены осей возобновления.

При неизменном уровне субстрата растение представлено первичным кустом и является стержнекорневым. Жизненная форма *H. fruticosum* при постоянном уровне субстрата – аэроксильный (стержнекорневой) ксерогенный кустарник. В отличие от геоксильных кустарников, система главного корня у него существует всю жизнь. Взрослые особи *H. fruticosum*, обитающие на закрепленном субстрате, представлены первичным кустом с системой главного корня, в нижней части надземных побегов которого всегда имеются покоящиеся почки.

Прегенеративный период начинается с проростков – растений, которые сохраняют зеленые семядоли (рис. 2). У ювенильных растений семядоли отмирают, к осени главная ось *H. fruticosum* развивает сложные листья и интенсивно ветвится. Конец вегетационно-

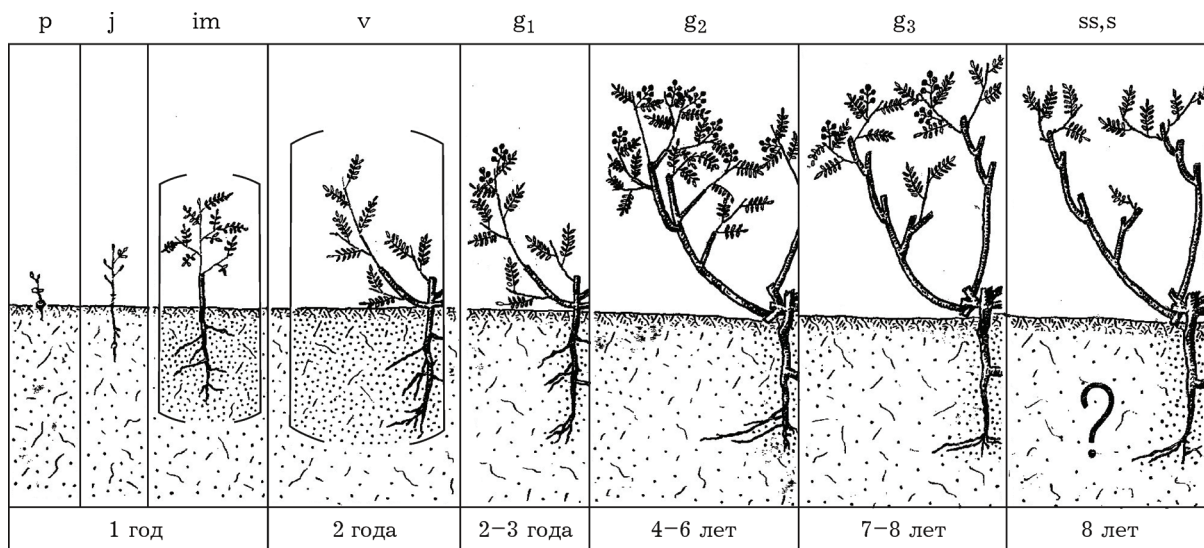


Рис. 2. Онтогенез *Hedysarum fruticosum* [Гатцук, 1967б]: р – проростки, j – ювенильные особи, im – имматурные особи, v – виргинильные особи (взрослые нецветущие растения), g₁ – молодые генеративные особи, g₂ – средневозрастные генеративные особи, g₃ – старые генеративные особи, ss, s – постгенеративный период

го периода застают более слабые растения в этом состоянии, остальные успевают перейти в следующее – имматурное – состояние. Главная ось у таких растений сохраняется, многолетняя часть не ветвится. На втором году жизни растения из пазушных почек главной оси образуются скелетные побеги, служащие началом нескольких скелетных осей. В некоторых случаях вся расположенная выше часть главной оси в этом же сезоне отмирает и только гипокотиль живет больше одного года. Однолетняя травянистая часть этих побегов составляет 77 % их длины; у растений очень много травянистых побегов, отмирающих целиком или сохраняющих всего два нижних, укороченных междоузлия. У виргинильных растений число междоузлий на скелетных побегах достигает максимума, количество листочков – 11–13.

Период генеративного развития начинается от 2–3 и продолжается до 7–8 лет. Около половины особей зацветает на втором году жизни, остальные – на третьем. У молодых генеративных растений многолетняя часть скелетного побега и величина междоузлий нарастают. Побег продолжения возникает на нижних узлах прошлогодних скелетных побегов. Этот период особи проходят за один (зацветающие на третий год) или за два года (зацветающие на второй год). У трехлетних растений *H. fruticosum* число побегов продолжения на каждом скелетном побеге уменьшается по сравнению с двулетними растениями. Средневозрастные генеративные особи характеризуются наибольшими размерами. Кроме нижней части скелетной оси, которая формируется у взрослых нецветущих и молодых генеративных растений, появляется “вторичная скелетная ось”. Многолетний прирост скелетных осей и длина их междоузлий достигают максимума и начинают падать. Развитие растения *H. fruticosum* достигает кульминации на четвертом году его жизни, когда травянистая часть составляет наименьший процент длины скелетного побега (31 %), и меньше всего слабых, однолетних побегов. Обычно развивается один мощный побег продолжения скелетной оси, а не несколько, как в более раннем возрасте. На шестой год у стареющих генеративных особей побег продолжения возникает в нижней части и вновь возрастает число однолетних побегов, в основ-

ном за счет базисимподиального нарастания. Постгенеративный период длится около года: у 7–8-летних растений не развиваются побеги продолжения скелетной оси, а заменяются однолетними нецветущими побегами. Таким образом, весь онтогенез *H. fruticosum* на закрепленном субстрате продолжается около 8 лет (см. рис. 2).

В опустыненных степях на переваемых песках в случае засыпания почек в нижней части надземных побегов они могут давать вертикальные или слабонаклоненные подземные побеги. Пазушные почки *H. fruticosum*, находящиеся в данный момент на поверхности, образуют надземные побеги; из почек, находящихся в песке, возникают корневища (детерминации почек нет). Придаточные корни возникают у *H. fruticosum* только на очень молодых участках корневищ, еще не полностью дифференцировавшихся в постоянные ткани – только в узлах, близ оснований почек, т. е. на участках, наиболее богатых меристематическими тканями. Л. Е. Гатцук [1967а, б; 1968] считает, что этот факт свидетельствует о сравнительно недавнем появлении в филогенезе способности к образованию придаточных корней и о сравнительно недавнем происхождении корневищ, и называет такие растения длиннокорневищно-стержнекорневыми ксерогенными кустарниками.

Таким образом, в зависимости от условий произрастания *H. fruticosum* образует две разные жизненные формы: на закрепленном субстрате – стержнекорневой ксерогенный кустарник, а на незакрепленном, меняющемся направлении и уровне песке – длиннокорневищно-стержнекорневой ксерогенный кустарник. Пластичность жизненной формы – специальное приспособление *H. fruticosum* к обитанию в подвижных песках.

Травянистые длиннопобеговые многолетники представлены в Южной Сибири видами секции *Gamotion* Basin.: *Hedysarum alpinum* L., *H. austrosibiricum* B. Fetsch., *H. consanguineum* DC., *H. inundatum* Turcz., *H. neglectum* Ledeb., *H. theinum* Krasnob. Это виды, занимающие различные экологические ниши и высотные пояса гор Южной Сибири – от предгорных равнин и горных котловин до высокогорного пояса.

Отрастание монокарпических побегов происходит из почек, зимующих на материнс-

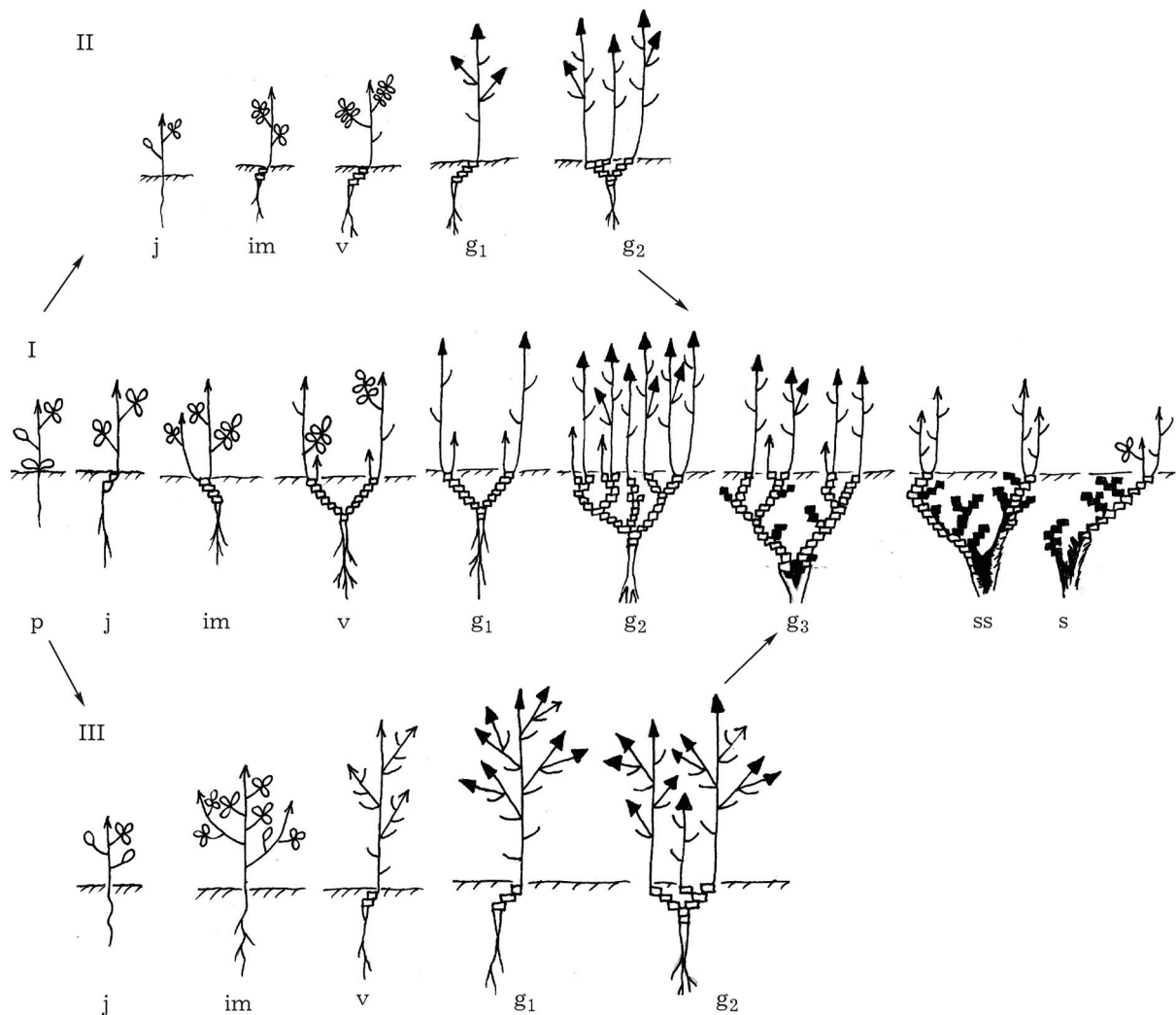


Рис. 3. Различные варианты развития особей видов секции *Gamotion* – симподиально нарастающих стержнекорневых растений с многоглавым каудексом: I – основной путь развития, II – симподиально нарастающие растения с ежегодным одноразовым перевершиниванием в прегенеративном и начале генеративного периодов (формируются особи с пониженным уровнем жизнестойкости), III – ускоренный путь развития с образованием силлептических побегов.

p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – средневозрастное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное онтогенетические состояния особей

ком растении. Ветвление куста осуществляется за счет деятельности почек возобновления, расположенных на базальной части монокарпических побегов и за счет спящих почек, находящихся на более старых участках каудекса. Стержнекорневая система сохраняется, как правило, в течение всей жизни растения. По глубине проникновения корней почти все виды относятся к глубококорневым по классификации В. Н. Голубева [1962].

Онтогенез видов секции *Gamotion* сходен (рис. 3, I). Для всех видов характерно в первый год жизни наличие моноподиального нарастания за счет верхушечной почки. Главный побег не ветвится, обычно все его междоузлия вытянуты. Зимой надземная часть побега отмирает. После перезимовки моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. В дальнейшем ежегодно формируется по одному побегу возобновления. Годичный

побег ортотропный, моноциклический. Отмирание побегов происходит до базальной части, которая затем втягивается в почву и входит в состав каудекса. Главный корень постепенно удлиняется и сохраняется в течение всей жизни. В пазухах нижних чешуевидных листьев закладываются почки, которые в имматурном или виргинильном онтогенетическом состояниях трогаются в рост, увеличивая число побегов. Формируются симподиально-стержнекорневые кустистые растения с многоглавым каудексом. Многолетняя осевая часть растения состоит из симподиально сменяющих друг друга нижних компактных участков подземных многолетних побегов (резидов), которые служат зонами активного побегообразования многолетних участков годичных побегов. Эти участки образованы двумя-тремя крайне сближенными междоузлиями с чешуевидными листьями и не включают удлиненных междоузлий.

Кроме основного пути развития, начиная с имматурного онтогенетического состояния, возможны еще два варианта развития особей.

В неблагоприятных условиях произрастания у *H. alpinum* (в условиях многолетней мерзлоты на севере Бурятии или чрезмерной антропогенной нагрузки) могут формироваться растения с пониженным уровнем жизненности: в первый год жизни главный побег нарастает за счет верхушечной почки моноподиально, не ветвится; после перезимовки наблюдается перевершинивание и в дальнейшем, вплоть до цветения, продолжается нарастание с ежегодным одноразовым перевершиниванием (см. рис. 3, II). Еще один вариант онтоморфогенеза чаще всего встречается в искусственных условиях выращивания (см. рис. 3, III): нарастание происходит за счет верхушечной почки, главный побег нарастает моноподиально и начинает ветвиться силептически, образуя побеги обогащения. Зимой главный побег отмирает, и следующей весной продолжается симподиальное нарастание вплоть до цветения этого вегетивно-репродуктивного годичного побега. Таким образом, в неблагоприятных условиях произрастания и при переносе в условия культуры у травянистых длиннопобеговых многолетников ветвление куста в подземной части может начинаться только в молодом генеративном состоянии. В дальнейшем во всех

вариантах развития ветвление главного побега приводит к формированию первичного куста, а ветвление боковых побегов – рыхлого куста.

В местообитаниях, расположенных на склонах с маломощным слоем почвы и большим количеством щебня, сдвигающимся при сходе снега, а также в условиях высокотравных лугов с большим количеством ветоши в результате постоянного отклонения вниз по склону или раздвигания годичных приростов в разные стороны после таяния снега может формироваться ветвистый многоглавый каудекс, образованный системой резидов разной длины, возраста и порядка. Например, такая “развалистая”, ветвистая форма каудекса, образованная погруженными многолетними, утолщенными каудидиями, более или менее удаленными и соединенными с мощным главным корнем, несущими почки возобновления, наблюдалась нами у зрелых и стареющих особей *H. theinum*.

Таким образом, по классификации И. Г. Серебрякова [1964] рассмотренные виды секции *Gamotion* относятся к длинностержнекорневым травянистым поликарпикам с многоглавым каудексом. Жизненную форму этих видов можно более полно охарактеризовать как моноцентрические длинностержнекорневые базисимподиальные травянистые поликарпики с монокарпическими побегами удлиненного типа. В структурных изменениях особей в ходе онтогенеза в различных условиях произрастания у этой группы растений прослеживаются четыре фазы морфогенеза: первичный побег, развитие которого начинается с момента формирования проростка и заканчивается прекращением меристематической деятельности его конуса нарастания → главная ось – симподиально нарастающая серия побегов замещения с единственно функционирующей точкой роста (характерно для ювенильных особей, но может продолжаться вплоть до цветения) → первичный куст – система побегов, формирующаяся в результате ветвления первичного побега в базальной части, начиная с имматурного состояния, но может задерживаться вплоть до молодого генеративного состояния → рыхлый куст – система побегов, образованная многократным ветвлением первичного побега, характерна для зрелых и стареющих особей.

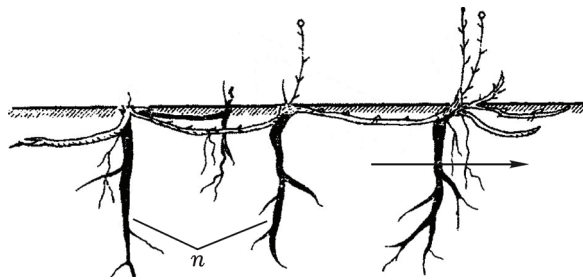


Рис. 4. Образование придаточного вторично стержневого корня на корневище [Михайловская, 1981]

В разных экологических условиях структура надземных и подземных органов иногда изменяются настолько, что *Hedysarum consanguineum* может иметь несколько жизненных форм. Так, в лесных местообитаниях особи – стержнекорневые моноцентрические, а в высокогорных местообитаниях в связи с затрудненным семенным возобновлением и переходом к вегетативному размножению жизненная форма преобразуется в полицентрическую [Карнаухова, 1994]. Из почек нижней части побега, втянутой в почву, образуются гипогейные корневища с удлиненными междоузлиями. В апикальной части корневища формируются побег возобновления и один лидирующий придаточный корень, который со временем утолщается (рис. 4).

Генеративные растения *H. consanguineum* со II типом жизненной формы и *H. inundatum* представлены системой парциальных побегов и кустов, соединенных гипогейными корневищами. Система подземных побегов образуется не только из почек нижней части побега, втянутой в почву, но также из почек, расположенных на корневище. Возникает явно полицентрическая биоморфа, для которой свойственно раннее образование куртины в онтогенезе (в конце прегенеративного –

начале генеративного периода). Куртина включает первичный куст с главным корнем и парциальные кусты и побеги, соединенные с ним корневищами, и растущие молодые корневища. В постгенеративном периоде у этих видов наблюдается отмирание первичного куста в куртине, приводящее к вегетативному размножению, в процессе которого неоднократно отделяются особи второго и последующих поколений.

Таким образом, взрослые особи *H. consanguineum* со II типом жизненной формы и *H. inundatum* представлены системой из парциальных кустов и побегов, находящихся на разных стадиях онтогенеза, соединенных гипогейными корневищами. Жизненную форму этих видов можно охарактеризовать как длиннокорневищно-стержнекорневые базисимподиальные травянистые поликарпики с монокарпическими побегами удлиненного типа.

Полурозеточные травянистые многолетники с полициклическими вегетативными розеточными и генеративными полурозеточными побегами: *Hedysarum dahuricum* Turcz. ex Fedtsch., *H. gmelinii* Ledeb., *H. minussinense* Fedtsch., *H. sangilense* Krasnob. et Timoch., *H. tschuense* Pjak et Ebel.

Местообитания этих видов приурочены в основном к степному, горно-степному и лесостепному поясам; иногда они отмечаются в лесном и высокогорном поясах – в степях, на каменистых, щебнистых, крутых склонах [Флора..., 1994].

Онтогенез особей этих видов проходит по симподиальному пути развития, и в типичных местах произрастания сходен (рис. 5). В начале прегенеративного периода это однопобеговые моноподиально нарастающие розеточные растения с укороченными междоузлиями и ассимилирующими листьями раз-

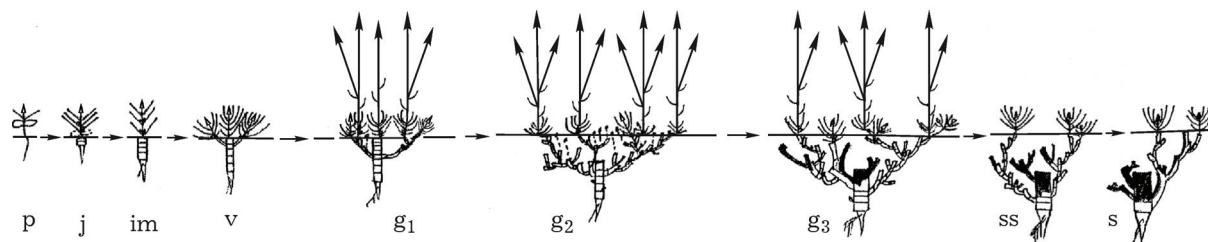


Рис. 5. Схема онтогенеза моноцентрических стержнекорневых каудексовых многоглавых травянистых многолетников с монокарпическими побегами полурозеточного типа

личной степени сложности. За счет контрактивной деятельности главного корня осевая часть побега втягивается в почву и входит в состав будущего каудекса. Терминальная почка прикрыта основаниями черешков листьев розеточного побега и находится на уровне почвы. Нарастание иматурных и виргинильных растений происходит за счет верхушечных почек главного и боковых побегов. Боковые побеги разворачиваются из пазушных почек на прошлогодних годичных приростах. Каудекс образуют нижние, многолетние укороченные участки побегов, несущие почки возобновления, соединенные с главным корнем. В результате ветвления главного побега иматурных и виргинильных особей образуется первичный куст. Степень ветвления у разных видов и в различных условиях произрастания может значительно различаться. Формируются моноподиально-розеточно-стержнекорневые кустистые растения с многоглавым каудексом.

После отмирания главного побега в молодом генеративном состоянии растения нарастают симподиально. Боковые побеги разворачиваются из почек на прошлогодних годичных приростах. В пазухах нижних листьев формируются почки. Побеги генеративных растений состоят в вегетативной части из укороченных междоузлий с низовыми и срединными листьями, а в генеративной – из удлиненных междоузлий со срединными листьями. Монокарпический побег, как правило, разветвленный. В средней части побега из пазушных почек формируются побеги обогащения, которые увеличивают семенную продуктивность и фотосинтетическую поверхность монокарпического побега. Ветвление каудекса осуществляется за счет деятельности почек возобновления, расположенных на базальной части монокарпических побегов и за счет спящих почек, находящихся на более старых участках каудекса.

По особенностям побегообразовательной активности каудекса полурозеточные травянистые многолетники рода *Hedysarum* могут быть двух типов: слабокустистые или сильнокустистые. У таких растений в различных условиях обитания может образовываться короткий или длинный каудекс. Длинный каудекс образуется при погребении субстратом

растений, которые в условиях с постоянным уровнем поверхности почвы формируют короткий ветвистый каудекс.

Например, в местообитаниях на подвижном субстрате (осыпи, опустыненные степи и др.) у *H. tschuense* и у *H. gmelinii* погребенные пазушные почки надземных побегов трогаются в рост. Образуются белые, тонкие, с вытянутыми междоузлиями и чешуевидными листьями молодые гипогегенно растущие геофильные участки монокарпических побегов, которые выносят верхушечные почки на поверхность субстрата. В результате у этих особей формируется длинный каудекс.

Таким образом, изученные виды относятся к моноцентрическому типу биоморф с онтоморфогенезом, протекающим по схеме: первичный побег → первичный куст → рыхлый куст. Жизненную форму этой группы растений можно охарактеризовать как моноцентрические стержнекорневые базисимподиальные травянистые поликарпики с монокарпическими побегами полурозеточного типа.

Розеточные травянистые многолетники
Hedysarum chalyrakanicum Kurbatsky, *H. setigerum* Turcz. ex Fischer et Meyer, *H. turczaninovii* Peschkova, *H. zundukii* Peschkova – узкоспециализированные ксерофиты, распространение которых ограничено в Южной Сибири участками каменистых, разнотравно-злаковых сухих степей и карбонатных местообитаний [Попова, 1986; Карнаухова (Попова), 1994; Карнаухова и др., 2008]. Побеги – приземные “розетки” – состоят из укороченных междоузлий с низовыми и срединными листьями. Побег сохраняется целиком, и ось, в отличие от предыдущих случаев, нарастает моноподиально в течение всей жизни. Префлоральный участок вегетативно-генеративного побега представлен стрелкой.

Проростки – однопобеговые розеточные растения, несущие два семядольных и 1–3 ассимилирующих, длинночерешковых простых листа (рис. 6). В ювенильное состояние растения переходят в год прорастания семян после отмирания семядольных листьев. Это однопобеговые моноподиально нарастающие розеточные растения с 2–5 длинночерешковыми ассимилирующими листьями простого типа. В пазухах листьев закладываются пазушные почки. Главный корень слабо ветвит-

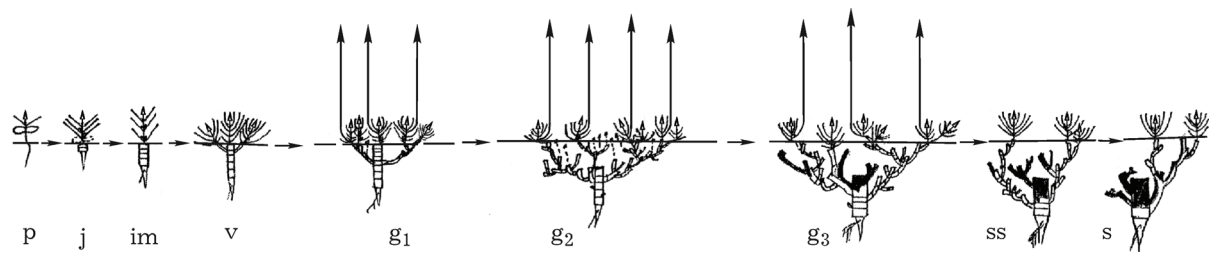


Рис. 6. Схема онтогенеза моноцентрических стержнекорневых каудексовых многоглавых травянистых многолетников с поликарпическими побегами розеточного типа

ся по всей длине, образуются тонкие боковые корни I и II порядков. Длительность состояния – около 5 лет. Благодаря контрактильной способности базальной части корня каждый год верхушечная почка главной оси оказывается на уровне почвы. В имматурном состоянии нарастают тройчатые или 5-листочковые листья. Чаще всего ветвление начинается в виргинильном состоянии. Первичный куст образован главным и 2–6 боковыми побегами II–III порядка. Развитие боковых побегов происходит из почек, расположенных в пазухах листьев розеточного побега прошлого года. Листья в основном взрослого типа: непарноперистые с 2–8 парами листочков.

У *H. zundukii* наблюдается сдвиг начала ветвления на более ранний этап развития особей (имматурное онтогенетическое состояние) и ежегодное отрастание многочисленных побегов кущения.

По особенностям побегообразовательной активности каудекса, а также под влиянием антропогенного воздействия у розеточных травянистых многолетников рода *Hedysarum* в виргинильном состоянии может происходить формирование разных онтобиоморф: 1) нарастание растений происходит за счет верхушечных почек главного и боковых побегов. Боковые побеги разворачиваются из пазушных почек на прошлогодних годовичных приростах. В пазухах листьев боковых побегов закладываются почки. Формируется моноподиально-розеточно-стержнекорневое слабокустистое растение с многоглавым коротким каудексом; 2) особи нарастают моноподиально. Боковые побеги разворачиваются из почек на прошлогодних и годовичных приростах текущего года. В пазухах нижних листьев формируются почки. Из-за за-

сыпания растений песчаным субстратом происходит вытягивание междоузлий годовичных побегов и вынос верхушечных почек на поверхность субстрата. Формируются моноподиально-розеточно-стержнекорневые кустистые растения с многоглавым рыхлым каудексом. Данная онтобиоморфа характерна для подвижных субстратов песчаных и горных каменистых степей; 3) у байкальского эндемика *H. zundukii* в результате образования большого количества длинных тонких каудикул, втянутых в почву достаточно мощным стержневым корнем, и скученного их расположения, сохранения отмерших побегов и черешков листьев на поверхности субстрата образуется подушковидная форма, возвышающаяся над грунтом на 4–10 см, диаметром около 10 (20) см.

Молодые генеративные особи розеточных травянистых многолетников рода *Hedysarum* имеют 2–12 розеточных побегов с 15–20 листьями, префлоральный участок которых представлен стрелкой. Кистевидные соцветия на безлистных цветоносах 5–15 см длиной формируются в пазухах листьев по 1–2 ежегодно. На 12–20 год растения переходят в средневозрастное генеративное состояние. Верхушечные почки осевых побегов при этом продолжают моноподиально нарастать. Значительно увеличивается общее число побегов на особь (от 8 до 40), нарастает диаметр каудекса (от 3–5 до 10 см).

У старых генеративных растений многоглавый каудекс имеет мертвые участки от отмерших генеративных побегов, появляются полости и наблюдается частичная партикуляция (см. рис. 6). Особь приобретает вид низкорослого растения с “проплешиной”. Диаметр каудекса очень варьирует от максимального (25 см) у особей, близких по мощ-

ности к средневозрастным, но с признаками разрушения более 50 %, до минимального (2 см) у особей с отмершими по большей части побегами и каудексом. Растения прекращают цвести и переходят в постгенеративный период.

Таким образом, изученные стержнекорневые каудексовые многоглавые травянистые многолетники с поликарпическими побегами розеточного типа относятся к моноцентрическому типу биоморф без дезинтеграции с основным вариантом онтоморфогенеза: первичный побег → первичный куст → рыхлый куст. Каудекс во всех случаях ветвистый, но у взрослых особей *Hedysarum zundukii* в ненарушенных местообитаниях число каудиккул очень велико, и формируется “подушка” – защитное приспособление к суровым условиям карбонатных шлейфов западного побережья оз. Байкал. Продолжительность жизни растений в таком состоянии может достигать 80 и более лет. При антропогенном воздействии “подушка” быстро разрушается, стареет и продолжительность жизни особей резко падает.

В результате выше изложенного, системе жизненных форм видов рода *Hedysarum* Южной Сибири можно представить следующим образом:

1. Ксерогенные кустарники

1.1. Моноцентрический стержнекорневой ксерогенный кустарник (*Hedysarum fruticosum*)

1.2. Полицентрический корневищно-стержнекорневой ксерогенный кустарник (*Hedysarum fruticosum*)

2. Травянистые многолетники

2.1. Стержнекорневые поликарпики

2.1.1. Длиннопобеговые

2.1.1.1. Моноцентрические длинностержнекорневые с многоглавым коротким каудексом базисимподиальные травянистые поликарпики с монокарпическими побегами удлиненного типа (*Hedysarum alpinum*, *H. austrosibiricum*, *H. consanguineum*, *H. neglectum*, *H. theinum*)

2.1.1.2. Моноцентрический длинностержнекорневой с многоглавым ветвистым длинным каудексом (каудициями) базисимподиальный травянистый поликарпик с монокарпическими побегами удлиненного типа (*H. theinum*)

2.1.1.3. Полицентрические длинностержнекорневые базисимподиальные травянистые поликарпики с монокарпическими побегами удлиненного типа (*Hedysarum consanguineum*, *H. inundatum*)

2.1.2. Полурозеточные

2.1.2.1. Моноцентрические стержнекорневые с многоглавым коротким каудексом базисимподиальные травянистые поликарпики с монокарпическими побегами полурозеточного типа (*Hedysarum dahuricum*, *H. gmelinii*, *H. minussinense*, *H. sangilense*, *H. tschuense*)

2.1.2.2. Моноцентрические стержнекорневые с многоглавым длинным каудексом базисимподиальные травянистые поликарпики с монокарпическими побегами полурозеточного типа (*Hedysarum gmelinii*, *H. tschuense*)

2.1.3. Розеточные

2.1.3.1. Моноцентрические стержнекорневые с многоглавым коротким каудексом травянистые многолетники с поликарпическими побегами розеточного типа (*H. setigerum*, *H. chaiy-rakanicum*, *H. turczaninovi*)

2.1.3.2. Моноцентрические розеточные подушковидные стержнекорневые поликарпики с многоглавым ветвистым длинным каудексом (каудикулами) (*Hedysarum zundukii*)

Таким образом, изучение индивидуально-развития видов рода *Hedysarum* в различных условиях произрастания Южной Сибири позволяет установить общие пути трансформации биоморф, что дает возможность более обоснованно судить о направлениях и путях преобразований жизненных форм и их структур на фоне исторических изменений экологических условий. В роде *Hedysarum* основные направления эволюции жизненных форм определялись изменениями климата – похолоданием и аридизацией, т. е. в пределах рода можно говорить о ксероморфогенезе и криоморфогенезе. По мнению Л. Е. Гатцук [1964, 1967а], морфологический “механизм” перехода от деревянистых к травянистым формам в роде *Hedysarum* (от стержнекорневого ксерогенного кустарника к стержнекорневому травянистому многолетнику) заключался в увеличении степени отмирания надземных побегов. У травянистых видов эволюция жизненных форм идет через изменение структуры побега от удлиненного к полурозеточному, и затем к розеточному типу.

Одновременно с сокращением удлиненной части побега уменьшается степень его отмирания вплоть до полного сохранения побега у розеточных форм.

Формируется подземная укороченная многолетняя стеблевая часть (каудекс), образованная нижними, многолетними, укороченными участками побегов, несущими почки возобновления, в течение жизни связанная с главным корнем. Каудекс у всех изученных стержнекорневых видов рода *Hedysarum* многоглавый, но побегообразовательная активность каудекса может значительно варьировать в различных условиях произрастания. Образуются слабо- или сильнокустистые растения с коротким ветвистым каудексом. Длинный образуется при погребении субстратом растений, которые в условиях с постоянным уровнем поверхности почвы формируют короткий ветвистый каудекс.

Кроме собственно каудексовых растений, в роде *Hedysarum* возникло еще одно направление эволюции жизненных форм, связанное с появлением растений с более сложной организацией, в которую, кроме каудекса, могут входить и иные многолетние структурные образования. В высокогорных или мерзлотных условиях произрастания в связи с затрудненным семенным возобновлением и переходом к вегетативному размножению у корневищно-стержнекорневых растений из почек нижней части побега, втянутой в почву, образуются гипогеогенные корневища с удлиненными междоузлиями, в апикальной части которых формируются побеги возобновления и парциальные кусты с придаточным вторично-стержневым корнем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе эволюционного развития при общем ухудшении условий обитания в рамках прогрессирующего похолодания у видов рода *Hedysarum* усиливались процессы приспособительного свойства, и происходила специализация органов. Увеличение степени отмирания деревянистого побега гипотетического предка рода и смена мезосимподиального нарастания базисимподиальным привели к возникновению длиннопобеговых трав. Образование каудекса как органа побегооб-

разования и запасаания питательных веществ также оказалось одним из удачных структурных приобретений в процессе исторического развития растений, протекавшего в суровых климатических условиях аридных областей.

Основная, ксерофильная линия эволюционного развития жизненных форм в пределах травянистых копеечников вела к преобразованию удлиненных побегов предковой формы в полурозеточные и розеточные побеги производных видов и шла от древних длинностержнекорневых каудексовых многоглавых базисимподиальных поликарпиков с монокарпическими побегами удлиненного типа через стержнекорневые поликарпики с монокарпическими побегами полурозеточного типа к короткостержнекорневым многолетникам с поликарпическими побегами розеточного типа.

Для большинства моноцентрических стержнекорневых поликарпиков характерен простой онтогенез и семенное размножение. Онтоморфогенез видов протекает по схеме: первичный побег → первичный куст → рыхлый куст. Ослабление побегообразовательной активности каудекса и уменьшение его прироста связано с ухудшением условий жизни. У особей в условиях обитания на эрозионно-подвижном субстрате образуются удлиненно-ветвистые каудексы. В результате особи одного вида, для которых наиболее характерен компактный куст, при засыпании субстратом могут формировать рыхлые кусты. Наибольшая степень специализации у моноцентрических стержнекорневых поликарпиков к суровым условиям обитания и существованию на подвижном субстрате проявляется в увеличении числа каудекул и формировании “подушки” из розеточной побеговой системы растения.

В высокогорных или мерзлотных условиях произрастания развитие особей осуществляется по полицентрическому типу в связи с затрудненным семенным возобновлением и переходом к вегетативному размножению. Вегетативно-подвижные особи проходят в онтогенезе следующие фазы морфогенеза: первичный побег → первичный куст → куртина → система из парциальных кустов и побегов. Сложный онтогенез у этих видов сопровождается неглубоким омоложением, так

как коммуникации между раметами сохраняются достаточно долго.

Таким образом, изучение индивидуально-го развития и различных проявлений поливариантности на протяжении онтогенеза особей позволило выяснить пути формирования и предложить систему жизненных форм видов рода *Hedysarum* Южной Сибири.

ЛИТЕРАТУРА

- Гатцук Л. Е. О жизненных формах в роде *Hedysarum* L. и происхождении некоторых из них // Тез. докл. 2-го Моск. совещ. по филогении растений / Московск. О-во испыт. прир. М., 1964. С. 17–19.
- Гатцук Л. Е. Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения // Бюл. МОИП. Отд.-ние биологии. 1967а. Т. LXXII, № 3. С. 53–64.
- Гатцук Л. Е. Морфогенез копеечника кустарничкового *Hedysarum fruticosum* (Pall.) при постоянном уровне песчаного субстрата // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967б. С. 9–34.
- Гатцук Л. Е. Морфогенез копеечника кустарничкового *Hedysarum fruticosum* (Pall.) при переменном уровне песчаного субстрата и предполагаемый облик его предка // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., 1968. С. 52–88.
- Гатцук Л. Е. Элементы структуры жизненных форм геммаксиллярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарничкового: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 21 с.
- Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1962. 511 с.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 223 с.
- Карнаухова (Попова) Н. А. Биоэкологическое разнообразие копеечников флоры Хакасии и оценка их позиций в природе и при интродукции. // Сиб. экол. журн. 1994. Т. 1, № 6. С. 581–587.
- Карнаухова Н. А., Селютина И. Ю., Казановский С. Г., Черкасова Е. С. Онтогенез и структура ценопопуляций *Hedysarum zundukii* (Fabaceae) – эндемика западного побережья озера Байкал // Ботан. журн. 2008. Т. 93, № 5. С. 744–754.
- Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / под ред. К. С. Байкова. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 640 с.
- Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 208 с.
- Михайловская И. С. Анатомические особенности корневищ некоторых многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 141–161.
- Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Недра, 1997. Т. 1: Теория организации биоморф. 630 с.
- Попова Н. А. Онтогенез и возрастной состав популяций *Hedysarum turczaninowii* Peschkova в Хакасии // Изв. СО АН. Сер. биол. наук. 1986. Вып. 2. С. 24–31.
- Работнов Т. А. Изучение ценоотических популяций в целях выяснения «стратегий» жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 5–7.
- Серебряков И. Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Там же. 1955. Т. 60, вып. 3. С. 71–91.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
- Серебряков И. Г. К изучению жизненных форм растений пустынной и тундровой зон СССР // Проблемы современной ботаники. 1965. Т. 2. С. 17–22.
- Серебряков И. Г. Эволюция жизненных форм растений в отдельных таксонах покрытосеменных // Реф. докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. М.: Изд. МГУ, 1968. С. 14–16.
- Серебрякова Т. И., Серебрякова Т. И. Жизненные формы покрытосеменных и их эволюция в отдельных систематических группах. // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 9. С. 1321–1326.
- Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // Там же. 1972. Т. 57, № 5. С. 417–423.
- Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. // Итоги науки и техники. Ботаника. 1972. Т. 1. С. 84–169.
- Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 2. С. 112–128.
- Серебрякова Т. И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений. // Там же. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 75–86.
- Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений: межвуз. сб. науч. тр. М., 1987. С. 3–19.
- Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 205 с.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Горопова Н. А. и др. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. 215 с.
- Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. 280 с.
- Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд.-ние, 1975. 202 с.
- Хохряков А. П. Изменение образа жизни растений в онтогенезе // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 3, № 3. С. 357–372.
- Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / под ред. Л. Б. Заугольной, Л. А. Жуковой, А. С. Комарова и др. М.: Наука, 1988. 184 с.

Шафранова Л. М. О некоторых возможных путях перехода от кустарников к травам на примере рода *Potentilla* L. // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1967. № 6. С. 70–76.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. 1. 615 s.

Ontogenesis and Life-Forms of *Hedysarum* L. (Fabaceae) in South Siberia

N. A. KARNAUKHOVA

*Central Siberian Botanical Garden, SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru*

Sixteen species of *Hedysarum* L. were studied in different eco-phytocenotic conditions in South Siberia. The peculiarities of vegetative reproduction, growth and dying of shoots, morphological structure, life span and modification of aboveground and underground shoots were described. The system of life forms of *Hedysarum* L. was presented.

Key words: *Hedysarum* L., ontomorphogenesis, life forms, adaptation, South Siberia.