



УДК 633.31/37:633.366:581.41(47)+57

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА *MELILOTUS* MILL. РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ РОДА

Г.В. Таловина
Т.Н. Смекалова

ГНУ ВНИИР им. Н.И. Вавилова,
190000, С-Петербург,
ул. Большая Морская, 42-44

e-mail: g.talovina@vir.mv.ru;
t.smekalova@vir.mv.ru

Исследованы морфологические признаки 13 видов рода *Melilotus* Mill. для выявления таксономически значимых признаков, используемых в систематике рода, и диагностических признаков, необходимых для разграничения близких видов. Для выявления структуры взаимосвязи морфологических признаков исследованных видов проведен факторный анализ по методу главных компонент. Выделены 2 фактора, которые охватывают более половины от величины изменчивости признаков. Первый фактор имеет наибольшую корреляцию с формой семени и боба, плотностью кисти, формой листочка и его верхушки, относительной высотой растения и длительностью жизненного цикла. Второй фактор проявляется через наличие «ножки» завязи, опущения завязи и боба, соотношение длин частей венчика. Установлено, что изученные виды рода формируют группы, которые существенно отличаются друг от друга по исследованным морфологическим признакам, что дает возможность уточнения системы рода.

Ключевые слова: морфологические диагностические признаки, *Melilotus*, факторный анализ, систематика, таксономическая значимость признаков.

Морфологические признаки таксонов различного ранга важны как для оценки весомости любого признака при классификации родственных групп растений, так и для оценки эволюционной значимости изменений признаков в морфогенезе этих групп, происходящих в ходе филогенеза [3, 8, 17 и др.]. Построению системы должно предшествовать изучение возможно большего числа отдельных структур данного таксона [8, 9 и др.].

Род *Melilotus* на территории России и сопредельных стран (в пределах СССР) представлен 13 видами, объединёнными в 2 подрода: 11 видов входит в типовой подрод (*M. albus* Medik., *M. altissimus* Thuill., *M. arenarius* Grec., *M. dentatus* (Waldst. & Kit.) Pers., *M. hirsutus* Lipsky, *M. officinalis* (L.) Pall., *M. polonicus* (L.) Pall., *M. scythicus* O.E. Schulz, *M. suaveolens* Ledeb., *M. tauricus* (Bieb.) Ser., *M. wolgicus* Poir.), 2 – в подрод *Micromelilotus* O.E. Schulz (*M. indicus* (L.) All., *M. spicatus* (Sm.) Breistr.). Для построения системы рода, уточнения положения в ней отдельных видов и анализа их внутривидовой структуры необходимо изучение максимально возможного числа морфологических признаков вегетативных и генеративных органов и оценка их таксономической значимости.

Виды рода представляют собой одно- или двулетние травы со стержневым корнем. Представители подрода *Micromelilotus* – однолетники; к типовому подроду относятся двулетние виды (для некоторых из них характерны однолетние формы) [6]. Двулетние представители рода – гемикриптофиты, однолетние – терофиты [13]. Главный побег *ортотропный*. Нижние боковые побеги развиваются гемиотропно (приподнимающиеся). Тип нарастания моноподиальный. Стебли обычно прямые, ветвящиеся; округлые в поперечном сечении; ребристые или вальковатые; выполенные, реже, в нижней части, – полые; голые или коротко опушенные (наиболее опушены в верхней части); у основания и в узлах могут быть окрашены антоцианом; к моменту созревания семян грубеют, в некоторой степени одревесневают. У однолетних стебли тонкие, они могут быть или слабыми, слегка извилистыми (*M. indicus*), или жесткими, прутьевидными (*M. spicatus*). Двулетние виды на второй год



жизни – это растения с различной степенью ветвистости. Формируются 2-5 (у культурных сортов до 15-20) хорошо развитых, выровненных по длине, боковых побега. Нижние ветви могут превышать по длине главный стебель, придавая растению чашеобразную форму (у *M. tauricus*), либо отходят от главного стебля на уровне поверхности почвы (у *M. albus*, *M. officinalis*). Опушенность вегетативных побегов и их антоциановая окраска зависят от характера местообитания и не являются диагностическими признаками. Характер побега, число боковых побегов и их жесткость варьируют, особенно – у широко распространенных видов, произрастающих в различных экологических условиях. Так, В.В. Суворов [7] отмечает, что для *M. albus* и *M. officinalis* характерны стелющаяся, развалистая, чашевидная и прямостоячая формы куста, зависящие от различных условий местообитания (скальные, предгорные, пастбищные, степные и т.д.).

Листорасположение у всех видов рода очередное. Лист сложный тройчатый, со средним листочком, снабженным несколько большим черешочком, чем у боковых листочков. Листочки округлой, обратнойцевидной, эллиптической, ромбической, ланцетной формы, по краям - от цельнокрайних, волнистых до зубчатых, пильчатых. Иногда края листочков на одном растении могут иметь разную степень зубчатости, вплоть до цельнокрайности; это в большей степени характерно для нижних листьев. Форма основания листочка – клиновидная или округло-клиновидная. Верхушка листочка может быть заостренная, округлая, притупленная или выемчатая. Так, для *M. dentatus* характерны листочки эллиптической формы с остропильчатым краем, округло-клиновидным основанием и округлой верхушкой, для *M. polonicus* – ланцетные листочки с 2-6 зубчиками в верхней трети листочка, либо цельнокрайние, основание листочка клиновидное, верхушка – заостренная. Форма листочка, форма его края, верхушки – важные видовые диагностические признаки. Опушение листовой пластинки у всех видов рода наиболее выражено на её нижней стороне, на верхней опушение редкое; черешочки всегда опушены, степень опушенности зависит от местообитания. Прилистники – от ланцетных до шиловидных, от надрезано-зубчатых до цельных; сросшиеся с черешком листа при основании. У представителей подрода *Micromelilotus* – прилистники ланцетные, от цельных до надрезанно-зубчатых, у видов типового подрода – узкие, шиловидные, цельные, за исключением ланцетных, надрезанно-зубчатых у *M. dentatus*; изредка зубчатые - у нижних листьев *M. suaveolens*, *M. officinalis*, *M. albus*, редко – у *M. altissimus*.

У всех представителей рода соцветие – кисть; многоцветковая - - у *M. hisutus*, *M. altissimus* и др., малоцветковая - у *M. arenarius*, *M. polonicus*, *M. spicatus* и др.; густая - у *M. altissimus*, *M. indicus* и др., рыхлая -- у *M. arenarius*, *M. spicatus* и др.; у большинства изученных видов (*M. albus*, *M. altissimus*, *M. dentatus*, *M. officinalis*, *M. suaveolens* и др.) – значительно удлиняющаяся при созревании плодов.

Цветки от 2,5 до 8 мм, на цветоножках, как правило, со временем поникающие либо всегда горизонтально отставленные (*M. spicatus*). Цветоножки по длине равны цветку или короче, только у *M. wolgicus* -- длиннее цветка. Чашечка колокольчатая, пятичленная, до половины либо на одну треть разделена на ланцетные, ланцетно-заостренные доли, с более крупной верхней долей, в разной степени опушенная даже в пределах вида, в зависимости от особенностей местообитания. Венчик мотыльковый; желтый, бледножелтый или белый. Лепестки свободные, опадающие либо сохраняющиеся при плоде как у *M. hirsutus* и, изредка, у других видов. Лепестков пять (парус, два крыла и лодочка), соотношение их длин часто используется как видовой диагностический признак [1; 16].

Завязь верхняя, ланцетная, голая или опушенная, вытянутая в столбик с 2-8 семязачатками, сидячая, полусидячая; у некоторых видов (*M. officinalis*, *M. hirsutus*, *M. tauricus*, *M. scythicus*) хорошо выражено вытянутое и суженное основание завязи, названное условно «ножкой» завязи [1, 2]. Семязачаток у всех видов рода кампилотропный. Тычинок 10, ложноодноратственные. Рыльце пестика округлое. Соотношение длин столбика и завязи у разных видов различно: у большинства столбик пре-



вышает завязь в 1,5 раза; у *M. polonicus* столбик меньше завязи в 1,5 раза; у *M. indicus*, *M. dentatus*, *M. arenarius* столбик и завязь равны по длине. Опушенная завязь только у *M. hirsutus*, *M. tauricus*, *M. altissimus*, *M. spicatus*. Виды рода имеют разное число семязачатков. Для надежного различения близких видов *M. officinalis* и *M. suaveolens* предложен метод подсчета числа семязачатков [16]: у *M. officinalis* их 5-7 (редко 4 или 8), а у *M. suaveolens* 2-4 (редко 1).

Пыльцевые зерна у различных видов рода, как правило, – определенной величины, размер пыльцы варьирует: 19,5 – 31,1 нм в длину; 13,0 – 19,5 нм в диаметре [5, 12]; форма овальная и продолговатая. Для рода *Melilotus* свойственна текстурная эктэксина различных типов, а также различные способы примыкания эктэксин к порам [5, 12]. Исследователи, проводившие палинологическое изучение представителей рода *Melilotus*, сходятся во мнении, что данная группа видов является достаточно однородной, хотя всё же есть отличия между видами. Так, при исследовании морфологических признаков пыльцы видов *Melilotus*, произрастающих в Египте (*M. albus*, *M. indicus*, *M. messanensis*, *M. segetalis*, *M. sulcatus*), выявлено, что пыльца *M. albus* по форме, размерам и орнаменту эскины отличается от пыльцы других изученных видов [12]; пыльцевые зерна этого представителя типового подрода имеют трехгранный, трехлопастной вид с полюса и вытянуто-эллиптический с экватора, в отличие от более крупных округлых пыльцевых зерен однолетних видов, входящих в подрод *Micromelilotus*. Поверхность зерен *M. albus* морщинистая, испещренная мелкими углублениями, что определяет её сетчатый рисунок; зерна же однолетних видов также ямчатые, но ямки глубокие и округлые. При исследовании пыльцы 9 видов типового подрода (*M. albus*, *M. dentatus*, *M. hirsutus*, *M. officinalis*, *M. polonicus*, *M. spicatus*, *M. suaveolens*, *M. tauricus*, *M. wolgicus*) установлено, что наиболее мелкой пылью обладают *M. albus* и *M. polonicus*, из них у *M. polonicus* наиболее однородная пыльца [5]. Таким образом, данные палинологии свидетельствуют о диагностической значимости особенностей пыльцевых зерен на уровне подрода. Однако, на сегодняшний день, изучены не все виды рода, что говорит о необходимости дальнейшего исследования признаков пыльцы для уточнения системы рода *Melilotus*.

Плод – боб, длиной от 2-3 мм до 7-8 мм, обратнойцевидный, удлинено-ланцетный, продолговато-ромбический или почти шаровидный, голый или волосистый. Стенка боба черная или зеленовато-, серовато-желтая; сетчато-морщинистая, поперечно-морщинистая, поперечно-складчатая, концентрически-морщинистая. Форма боба и характер его поверхности – диагностические признаки, традиционно используемые на видовом и надвидовом уровнях [4, 7, 14, 15, 16]. Для представителей типового подрода характерны различия в размерах, форме и характере поверхности боба: боб 3-7 мм длиной, обратнойцевидный, эллиптический или ланцетный, сетчатый или поперечно-морщинистый. У видов подрода *Micromelilotus* боб 2,5-5(8) мм длиной, удлинено-шаровидный, морщинистый или ямчато-морщинистый. Некоторые особенности боба используются в качестве диагностических признаков при определении видов: наличие кия у боба – диагностический признак для *M. dentatus*; вытянутого носика – для *M. spicatus*. Бобы невскрывающиеся или почти невскрывающиеся, опадающие вместе с чашечкой и плодоножкой; 1-, реже 2-3-семянные.

Общий план строения семян изученных видов сходен и соответствует общему плану строения семени сем. *Fabaceae*. Семя состоит из спермодермы, зародыша и эндосперма. Зародыш дифференцируется на корешок, гипокотиль, почечку и семядоли. Длина зародышевого корешка составляет у видов рода до 100% и более от длины семядолей. Семядоли – наиболее дифференцированная часть зародыша. Эндосперм скудный, имеет наибольшую толщину в середине латеральной стороны семени. Семена могут быть округлой, яйцевидной или эллиптической формы, шаровидные или в разной степени сплюснутые латерально, их размеры от 1,5 до 3 мм. Крупные уплощенные семена характерны для *M. polonicus*, *M. arenarius*, *M. wolgicus*, мелкие шаровидные – для *M. indicus*, *M. spicatus*.

Цвет семени коричневый, бежевый, желтый, оливковый, бурый, фиолетовый; встречаются формы с двухцветным семенем, с рисунком в виде пятен неопределенной формы. Поскольку размер и окраска семени могут изменяться в зависимости от срока хранения, для диагностики видов используют такие достаточно константные признаки, как ИС (индекс семени - отношение длины к ширине семени) и характер выступа, образуемого верхушкой корешка на поверхности семени [2]. Выступ может быть плавным, округлым, если образуемый выемкой угол выше 90° (*M. albus*, *M. officinalis*, *M. indicus*); ступенчатым, если угол около 90° (*M. altissimus*, *M. hirsutus*, *M. suaveolens*) или резко ступенчатым с углублением, если угол менее 90° (*M. dentatus*, *M. polonicus*, *M. tauricus*).

Поверхность семени может быть блестящая или матовая; ровная, волнистая (подрод *Melilotus*) или бугорчатая (подрод *Micromelilotus*) (.).

В комплексный анализ морфологических признаков донников нами было включено 24 наиболее таксономически важных признака (рис. 1*). Для выявления структуры взаимосвязи морфологических признаков исследованных видов проведен факторный анализ по методу главных компонент. Факторный анализ проведен в соответствии с методикой [10, 11] с помощью программы Statistica 6.0. По итогам факторного анализа среди исследуемых признаков выделены группы сильно скоррелированных с другими признаками (входят в состав четких «факторных плеяд»), т.е. сильно связанных с каким-либо одним фактором. В результате анализа были выделены 2 фактора, охватывающие наибольшую величину изменчивости, связанные с продолжительностью жизненного цикла, количественными и качественными признаками генеративных органов растений, а также качественными признаками вегетативных органов (листочков).

Факторная структура признаков представлена на графике расположения признаков в пространстве двух факторов (рис. 1).

На долю первого фактора (Factor 1) приходится 36% от общей дисперсии признаков. Высокая корреляция с ним оказалась у 9 признаков: форма семени и боба, характер поверхности семени, плотность кисти, форма листочка и его верхушки, форма края листочка, относительная высота растений. Анализ плеяды признаков первого фактора показал, что наибольшая высота растений и продолжительность их жизненного цикла находится в тесной связи с удлиненной формой семени, боба и листочка, рыхлым соцветием, гладкой семенной поверхностью, заостренной верхушкой и малозубчатым или цельным краем листочков. Этим признакам, например, соответствуют *M. polonicus*, *M. arenarius*; противоположные признаки имеют *M. indicus*, *M. spicatus*.

Со вторым фактором (Factor 2) связана изменчивость таких признаков как наличие «ножки» завязи, опушение завязи и боба, соотношение длин частей венчика. Этот фактор включает в себя 21% от общей дисперсии признаков. Изучение группы признаков второго фактора показало, что наличие ножки завязи и равных между собой частей венчика коррелирует с опушением завязи и боба. Так, опушение завязи и боба, наличие ножки завязи и равные доли венчика в наибольшей степени характерны для *M. hirsutus*, *M. tauricus* и *M. altissimus*. Противоположное значение этих признаков характерно для *M. dentatus* и *M. indicus*, находящихся в другом конце шкалы действия данного фактора.

На рисунке 2 представлено распределение видов рода *Melilotus* по комплексу исследованных признаков в пространстве двух факторов.

Рассматривая распределение изученных видов *Melilotus* в системе двух факторов, можно заметить, что виды со сходными морфологическими признаками располагаются группами.

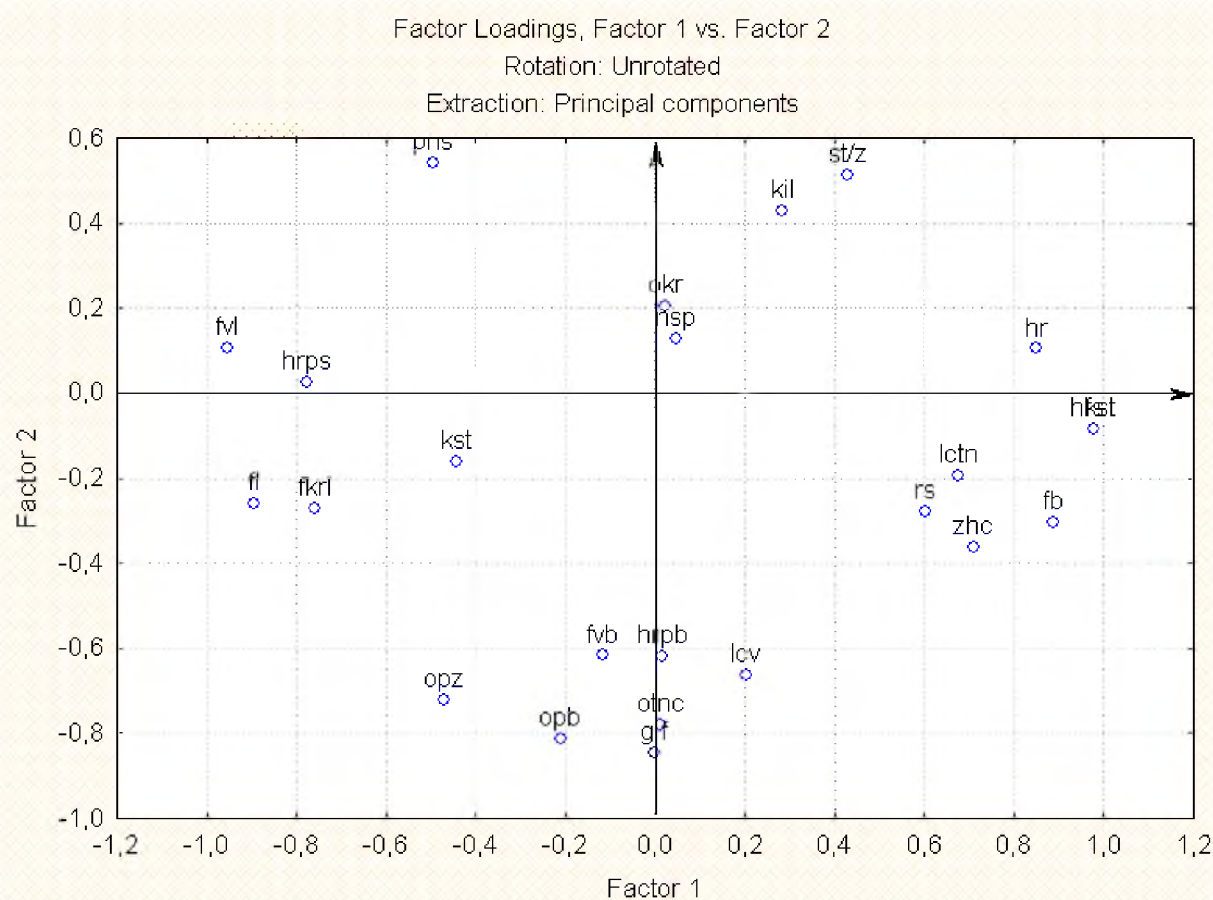


Рис. 1. Распределение признаков* в пространстве двух факторов

*(zhc – продолжительность жизненного цикла; hr – высота растения; kst – количество цветков в кисти; hkst – плотность кисти; lctn – отн. длина цветоножки; lcw – размер цв.; okr – окраска венчика; otnc – соотношение длин частей венчика; opz – опушение завязи; st/z – соотношение длины столбика и завязи; nsp – количество семян; gif – наличие «ножки» завязи; fb – форма боба; fvb – форма верхушки боба; opb – опушение боба; kil – наличие киля; hgrb – характер поверхности боба; hrps – характер поверхности семян; rs – размер семян; fs – форма семени; fl – форма листочка; fvl – форма верхушки листочка; fkr1 – характер края листочка; prls – характер прилистников).

По шкале действия первого фактора резко обособились два вида подрода *Micromelilotus* – *M. indicus* и *M. spicatus* (самые низкорослые, с плотной короткой или удлинняющейся при плодах кистью, с округлой формой бобов и бугорчатой поверхностью семени, листочки широко-эллиптические, с притупленной, срезанной верхушкой и крупнозубчатым краем); по отношению ко второму фактору эти виды разнятся между собой, т.к. у *M. indicus* – голая завязь, у *M. spicatus* – опушенная.

M. officinalis, *M. albus*, *M. dentatus*, *M. suaveolens* по воздействию двух факторов занимают срединное положение: высокорослые и среднерослые, кисть густая, при плодах удлинняющаяся, форма семян от округлой до эллиптической, форма боба обратнойцевидная, с гладкой поверхностью семени. Максимальные значения признаков, по сравнению с другими видами, по шкале действия второго фактора, имеют *M. hirsutus* и *M. tauricus*, которые отличаются от 4-х вышеперечисленных видов своей низкорослостью, густой, плотной кистью и формой боба слегка вытянутой формы (эллипс), опушенностью завязи и плода. По мере убывания силы влияния первого фактора срединное положение между двумя группами следует *M. altissimus*, относительно среднерослый, с плотной, густой кистью, при плодах удлинняющейся, форма семян округлая, форма боба широкоэллиптическая, поверхность семени волнистая,



завязь опушенная. Данный вид занимает промежуточное положение между *M. officinalis*, *M. albus*, *M. dentatus*, *M. suaveolens* и *M. hirsutus* и *M. tauricus*, совмещая признаки и тех, и других. Для всех 7-ми видов характерны обратояцевидные или эллиптические по форме листочки с округлой верхушкой и зубчатыми краями.

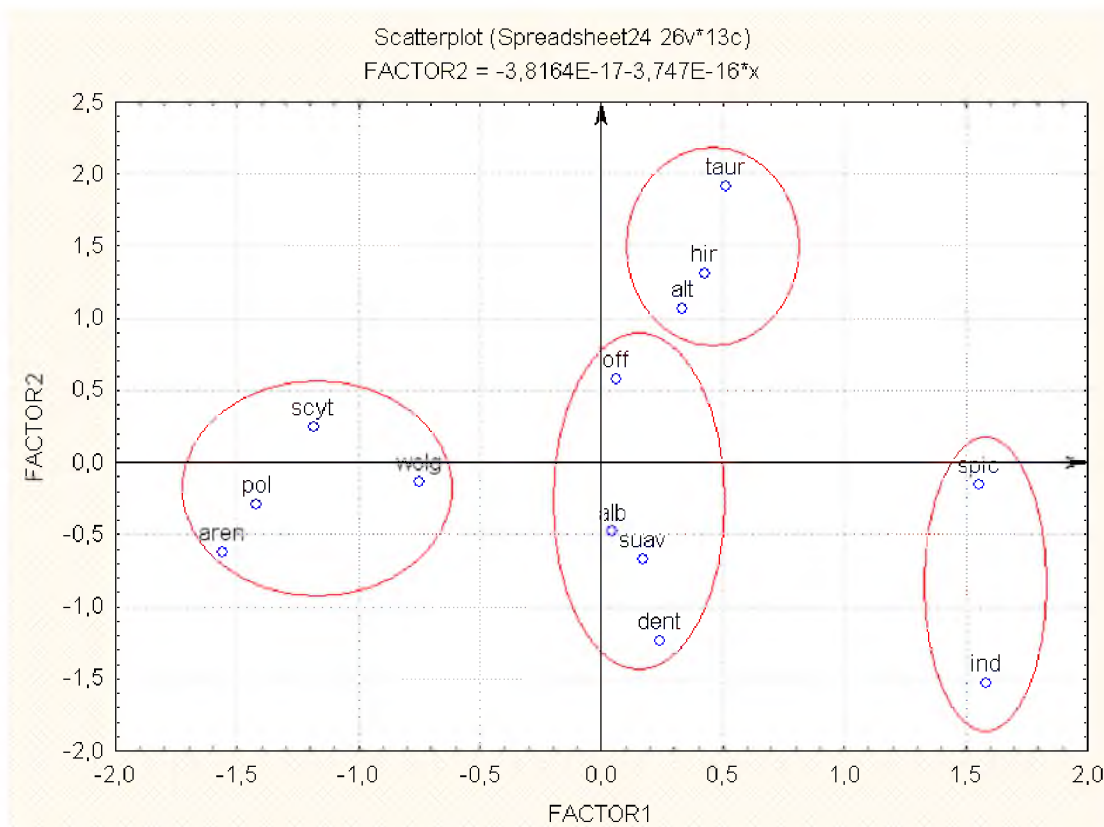


Рис. 2. Распределение видов *Melilotus* по морфологическим признакам в пространстве двух факторов

Для другой группы видов (*M. arenarius*, *M. polonicus*, *M. scythicus*, *M. wolgicus*) общими являются удлинённо-эллиптическая форма и гладкая поверхность семени, ланцетная форма боба, рыхлое соцветие. Эти виды (за исключением *M. wolgicus*) отличаются наибольшей для рода высокорослостью, ланцетной формой листочков, которые имеют заострённую верхушку листочка и край – от малозубчатого до цельного.

Таким образом, исследованные виды образуют группы, которые подтверждают правомерность разделения рода на подроды в системе [14]. Кроме того, морфологические признаки видов типового подрода показывают, что некоторые его представители существенно отличаются друг от друга по исследованным морфологическим признакам, что даёт возможность выделения в системе рода таксонов надвидового ранга, а для уточнения положения в системе рода и объёма других видов, при всей их неоднородности, требуется привлечение дополнительных признаков.

Список литературы

1. Бобров Е.Г. Род *Melilotus* Mill. // Флора СССР. Т. 11. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945. – С. 176-189.
2. Громбчевская Г.Н. Некоторые морфологические особенности видов донника // Записки ЛСХИ, т. 226. Вид и внутривидовая классификация. – Л.-Пушкин, 1974. – С. 34-39.
3. Дорофеев В.И. Крестоцветные (*Cruciferae* V.Juss.) Европейской России и Северного Кавказа. Автореферат на соискание учёной степени доктора биологических наук. 03.00.05 – Ботаника. – С-Петербург, 2004. – 32 с.
4. Дудик Н.Ф. Морфология плодов бобоцветных (*Fabales* Nakai) в связи с эволюцией. – Киев, 1979. – 211 с.



5. Ника Е.Е. Морфологические особенности пыльцы видов *Melilotus* Adans. // Кишиневский Госуниверситет, Ученые записки, т. 13, 1957. – С. 139-142.
6. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 277 с.
7. Суворов В.В. Донник *Melilotus* // Культурная флора СССР, т. 13, вып. 1 – М.; Л., 1950. – С. 345-502.
8. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.; Л.: Наука, 1966. – 611 с.
9. Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. – Л.: Наука, Ленингр. отд., 1970. – 145 с.
10. Терентьев П.В., Ростова Н.С. Практикум по биометрии. – Л., 1977. – 152 с.
11. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике: Учеб. пособие. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. – 288 с.
12. Gazar M. Pollen morphology of the three genera of subfamily *Papilionoidea* in Egypt (*Melilotus*, *Trifolium* and *Trigonella*) // Acta Botanica Hungarica, 45 (3-4) 2003. – P. 279-296.
13. Raunkiaer C. The Life Forms of Plants and Statistical Geography. Oxford, 1934. – 632p.
14. Schulz O.E. Monographie der Gattung *Melilotus*. // Engler's botanischen Jahrbuchen. 29 Band, 5 Heft, 1901. – P. 660-735.
15. Seringe. *Melilotus* // Prodrromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis, auct. A.P. De Candolle. Pars 2, 1825. – P. 186-188.
16. Stevenson, G. A. An agronomic and taxonomic review of the genus *Melilotus* Mill. // Canadian journal of plant science, 1969. Vol. 49. N 1. – P. 1-20.
17. Zohary M. Plant life of Palestine, Israel and Jordan. New York, 1962.

MORPHOLOGICAL SPECIFIC CHARACTERS OF *MELILOTUS* MILL. SPECIES ON THE TERRITORY OF RUSSIA AND COINSIDED COUNTRIES FOR THE GENUS SYSTEMATICS

G.V. Talovina
T.N. Smekalova

All-Russian Vavilov Institute of Plant
Industry, 190000, Saint-Petersburg,
Bolshaja Morskaja str., 42-44

e-mail: t.smekalova@vir.nw.ru;
g.talovina@vir.nw.ru

Morphological characters of 13 *Melilotus* Mill. species were investigated for revealing of taxonomically significant characters and the diagnostic traits. It is necessary for differentiation of close species. For revealing of structure of morphological characters interrelation the factorial analysis on a method of the main a component was carried out. 2 factors which cover more than half of characters variability are allocated. The first factor has the greatest correlation with the seed and bean form, brush density, the form of a leaflet and its top, relative height of a plant and duration of life cycle. The second factor is shown through "leg" presence ovary, a parity of corolla parts lengths. It is established, that the studied species form groups which essentially differ from each other as for investigated morphological characters. It gives the chance to specify systems.

Key words: morphological diagnostic characters, *Melilotus* species, factorial analysis, systematics, taxonomical importance of characters.