

Г.Г. Соколова, Г.Т. Камалтдинова

Морфогенетический полиморфизм листьев клевера ползучего

G.G. Sokolova, G.T. Kamaltdinova

The Morphogenetic Polymorphism of Trifolium Repens Leaves

Проведен анализ фенотипического полиморфизма клевера ползучего. Выявлены различия по степени гетерогенности популяции и частоте встречаемости фена «без рисунка» при разных уровнях антропогенного воздействия.

Ключевые слова: фенотипический полиморфизм, фен, антропогенное воздействие, клевер ползучий.

Изменения, происходящие в популяциях живых организмов под влиянием антропогенных факторов, используются для биоиндикации и мониторинга экосистем. Оценить состояние почвенного покрова и уровень антропогенного воздействия можно с помощью фенотипических биоиндикаторов. Степень реализации фенотипического разнообразия служит индикатором уровня благоприятствования условий среды [1].

Клевер ползучий (*Trifolium repens* L.) – многолетнее растение со стержневой, сильно разветвленной корневой системой, укороченным главным стеблем и боковыми стелющимися и укореняющимися побегами. Он хорошо растет на разных почвах с достаточным количеством питательных веществ и воды, но плохо переносит избыток влаги в почве, сухие и сильно-кислые почвы. Это светолюбивое растение, которое при благоприятных условиях быстро разрастается и образует сомкнутый покров, вытесняя из травостоя злаки и разнотравье [2].

Характерной экологической особенностью клевера ползучего является хорошая адаптация к большому диапазону абиотических условий, в том числе и экстремальных, что способствует его широкому распространению на нарушенных территориях. Однако клевер не выдерживает конкуренции с другими видами и сохраняется в сообществах, находящихся под постоянной антропогенной нагрузкой. Он относительно устойчив к механическим повреждениям, прежде всего к выгипыванию. Для клевера ползучего в естественных местах обитания лучше абиотические условия, но острее ценотический стресс; в загрязненных местообитаниях, хотя и имеют место токсические эффекты нефтепродуктов, но практически полностью снята конкуренция [3].

Для клевера ползучего характерна вегетативно-подвижная жизненная форма, представленная особями

The paper analyzes phenotypic polymorphism of white clover. Distinctions on a population heterogeneity degree and frequency of an “unmarked” phenotype occurrence at different levels of anthropogenous influence are revealed.

Key words: phenotypic polymorphism, phene, anthropogenous influence, *Trifolium repens*.

семенного происхождения (генетами) и потомками вегетативного размножения разной степени разветвленности. Первые (генеты) встречаются почти исключительно на участках с нарушенным растительным покровом. В длительно существующих ненарушенных ценозах клевер представлен удлиненными плагиотропными побегами, нарастающими за счет верхушечной меристемы и активно образующими пазушные боковые побеги. Вегетативное размножение способствует удержанию и распространению по территории, а генеративное за счет мощного банка семян служит захвату новых территорий при нарушении там растительного покрова [4].

Характерной особенностью природных популяций клевера ползучего является полиморфизм по форме седого рисунка (пятна) на листовой пластинке. Рисунок на листе может отличаться расположением, окраской, интенсивностью проявления, размером. На его выраженность оказывают влияние возраст, форма, относительный размер листьев. Доказано, что разнообразие растений по этому признаку определяется серией множественных аллелей гена V (табл. 1). Наличие «седого» пятна на листьях – признак доминантный (V), его отсутствие – рецессивный (v). Все аллели гена V нарушают нормальное развитие хлорофилла в палисадных клетках светлой зоны листа, приводят к сокращению в них количества хлоропластов вплоть до их полного отсутствия, способствуют уменьшению размеров палисадных клеток и увеличению пространства между ними, более ранней гибели клеток [5–7].

Различные уровни расположения пятен соответствуют времени действия соответствующих аллелей, нарушающих нормальное развитие хлорофилла, в онтогенезе. Насчитывается 11 или более аллелей этого гена. Для большинства комбинаций аллелей характерно их проявление совместно с образованием

Морфогенетический полиморфизм листьев клевера ползучего

Таблица 1

Генетическая детерминация разнообразия формы «седых» пятен на листьях клевера
(по П.Я. Шварцману, 1986)

Аллель	Фенотип	Обозначение фенотипа (фена)
v	Пятно отсутствует	O
V	Полное пятно	A
V ^H	Полное пятно, высокое	A ^H
V ^B	Разорванное пятно	B
V ^{Bh}	Разорванное высокое	B ^H
V ^P	Центральная верхняя точка	C
V ^F	Большое сплошное пятно у основания	D
V ^S	Низкое треугольное пятно у основания	E

различных вариантов (табл. 2). Форма седого рисунка на пластинках листа клевера ползучего и частота его встречаемости – индикатор загрязнения среды обитания.

Изучению природных популяций клевера ползучего посвящен ряд исследований, в которых приводится

анализ пространственной и возрастной структуры популяций, характеризуется эколого-генетическая [8] и межпопуляционная изменчивость по признаку пятна на листьях [9].

Целью нашей работы являлось изучение морфогенетического полиморфизма листьев клевера ползучего

Таблица 2

Гомо- и гетерозиготы по аллелям гена V, определяющего рисунок «седого» пятна на листьях клевера ползучего

	1	2	3	4	5	6	7	8
	v	V	V ^H	V ^B	V ^{Bh}	V ^P	V ^F	V ^S
1	 vv O	 Vv A	 V ^H v A ^H	 V ^B v B	 V ^{Bh} v B ^H	 V ^P v C	 V ^F v D	 V ^S v E
2		 VV A	 V ^H V A ^H A	 V ^B V A(B)A	 V ^{Bh} V A B ^H	 V ^P V A(C)A	 V ^F V A(D)A	 V ^S V A E
3			 V ^H V ^H A ^H A ^H	 V ^H V ^B A ^H A ^B	 V ^H V ^{Bh} A ^H (B ^H)A ^H	 V ^P V ^H A ^H C	 V ^F V ^H A ^H D	 V ^S V ^H A ^H E
4				 V ^B V ^B B B	 V ^{Bh} V ^B B B ^H	 V ^P V ^B B B	 V ^F V ^B B D	 V ^S V ^B B E
5					 V ^{Bh} V ^{Bh} B ^H B ^H	 V ^P V ^{Bh} B ^H C	 V ^F V ^{Bh} B ^H D	 V ^S V ^{Bh} B ^H E
6						 V ^P V ^P C C	 V ^F V ^P C D	 V ^S V ^P C E
7							 V ^F V ^F D D	 V ^S V ^F D D
8								 V ^S V ^S E E

в природных и городских условиях. Сбор растительного материала проводили в период обильного цветения клевера с 20 июня по 20 августа 2008–2009 гг. в Барнауле и в окрестностях оз. Красилово Косихинского района Алтайского края. Для учета и идентификации фенотипов закладывались пробные площадки с однородными условиями произрастания, но различающиеся по степени антропогенной нагрузки. Всего было обследовано 27 пробных площадок: 7 – в окрестностях оз. Красилово, 20 – в Барнауле.

Наблюдения за изменением рисунка на листьях клевера ползучего проводились путем подсчета форм с различным рисунком и без него на пробных площадках. Кроме того, осуществлялся расчет частоты встречаемости выявленных фенов (в %). Все обнаруженные нами фены сверялись с известными в литературе формами, а при обнаружении новых форм они заносились в таблицу. Отдельно отмечалось наличие

растений с какими-либо уникальными фенами, например с рисунком красного цвета, растений-мутантов с 4 и более листьями и т.д. Такие растения собирались в гербарий с описанием места и указанием даты обнаружения.

В ходе нашего исследования было собрано и проанализировано 1934 образца растений клевера ползучего, в том числе 414 – в окрестностях оз. Красилово и 1520 – в Барнауле. Статистический анализ результатов проводился с применением пакета программ Excel.

Результаты исследования показали, что на изучаемой территории в популяциях клевера встречаются 10 типов фенов (см. рисунок). Фенотипическое разнообразие листьев клевера больше в городских условиях (10 фенов) по сравнению с природными биоценозами (табл. 3). В среднем в пределах элементарных популяций клевера насчитывается от 4 до 8 фенов.

Таблица 3

Средние частоты встречаемости фенотипических классов (%)

Фенотип	Символ фенотипа	Генотип	Территория	
			Барнаул	окр. оз. Красилово
1	O	vv	45,94±1,28	58,39±2,42
2	A ^H	V ^H V ^B	27,61±1,15	23,95±2,09
3	A ^H	V ^H V ^H	3,08±0,44	1,39±0,58
4	A	VV	5,37±0,58	6,78±1,23
5	A	Vv	4,11±0,51	3,89±0,95
6	B ^H C	V ^{Bh} V ^P	4,79±0,55	0,84±0,45
7	A ^H C	V ^H V ^P	2,07±0,37	0,16±0,19
8	C	V ^P V ^P	4,47±0,53	2,32±0,74
9	C	VPv	0,77±0,22	–
10	E	V ^S V ^H	0,03±0,04	–
Новые формы			1,74±0,34	2,28±0,73



Фен 1 Фен 2 Фен 3 Фен 4 Фен 5



Фен 6 Фен 7 Фен 8 Фен 9 Новая форма

Разнообразие фенов клевера по наличию «седого» пятна на листьях

Для всех популяций отмечается преобладание фена 1 без рисунка и фена 2. Высокой частотой встречаемости характеризуются фены 4, 5, 6 и 8. Реже встречаются фены 3 и 7, а также новые формы фенов. Редки фены 9 и 10 (табл. 3).

В городских условиях для популяций клевера отмечено наличие фенов 9 и 10, не характерных для природных растительных сообществ. Выявлены различия по частоте встречаемости отдельных фенов в зависимости от условий произрастания: для антропогенно нарушенных территорий наблюдаются увеличение частоты встречаемости фенов 2, 3, 6, 7, 8 и уменьшение таковой фена 1 (без рисунка).

Таким образом, популяции клевера ползучего в природных биоценозах характеризуются большей морфогенетической однородностью, в городских экосистемах – большим фенетическим полиморфизмом. В условиях Барнаула популяции клевера подвергаются

антропогенным нагрузкам в виде вытаптывания, выкашивания, рекреации, загрязнения атмосферного воздуха и закисления. Кроме того, в городе наблюдается значительное варьирование таких абиотических факторов, как свет, влажность, температура почвы и воздуха. Следовательно, межпопуляционные различия по степени полиморфизма клевера ползучего связаны с возрастом популяций и с комплексным влиянием факторов окружающей среды.

Механизм поддержания полиморфизма в городских условиях обусловлен адаптивными эффектами сверхдоминирования, когда различные аллели сохраняются в популяции благодаря балансирующему отбору, дающему преимущество гетерозиготным особям. В природных популяциях клевера ползучего осуществляется движущий отбор, направленный на повышение частоты встречаемости отдельных генотипов.

Библиографический список

1. Савинов А.Б. Анализ фенотипической изменчивости одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* Wigg.) из биотопов с разными уровнями техногенного загрязнения // Экология. – 1998. – №5.
2. Мухина Н.А., Шестиперова З.И. Клевер. – Л., 1978.
3. Глотов Н.В., Максименко О.Е., Орлинский Д.Б. Эколого-генетическая изменчивость клевера белого (*Trifolium repens* L.) в природных популяциях Среднего Приобья // Экология. – 1995. – №5.
4. Денисова Л.Н. Пространственная и возрастная структура популяций *Trifolium repens* (Fabaceae) в различных местообитаниях // Ботанический журнал. – 1995. – №4.
5. Камчатова И.Е. Внутрипопуляционный генетический полиморфизм у клеверов (*Trifolium*) // Фенетика природных популяций : материалы IV Всесоюз. совещ. (Борок, ноябрь 1990 г.). – М., 1990.
6. Полозов Г.Ю. Летняя практика по генетике. – Казань, 2003.
7. Шварцман П.Я. Полевая практика по генетике с основами селекции. – М., 1986.
8. Валиев Р.Р., Яковлева О.М. Сравнительная характеристика наследственного полиморфизма по признаку «седого» пятна на листьях растений в популяциях *Trifolium repens* на территории г. Уфы и некоторых районов Республики Башкортостан // Вестник Башкирского университета. – 2008. – Т. 13, №2.
9. Maximenko O.E., Chumashkaev A.N., Glotov N.V. Population structure of white clover (*Trifolium repens* L.) in North-Western Russia and Western Siberia // Вид и его продуктивность в ареале. – СПб., 1993.