

## МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

УДК 633.32

### СТАНОВЛЕНИЕ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ КЛЕВЕРА ТИХООКЕАНСКОГО НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

В. А. Калинкина

Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток

Изучено становление жизненной формы клевера тихоокеанского (*Trifolium pacificum* Vobr.), произрастающего на побережье юга Дальнего Востока. Установлено, что жизненная форма в процессе развития изменяется: в надземной сфере прямостоячий побег, характерный для особей первого года жизни сменяется на стелющийся, в подземной сфере - стержнекорневая жизненная форма сменяется на стержнекорневую длиннокорневищную. Такое строение особей сохраняется на большом отрезке жизненного цикла клевера тихоокеанского.

**Ключевые слова:** клевер тихоокеанский, жизненная форма, онтоморфогенез.

В последние годы биоморфологические исследования привлекают все большее число ботаников. К настоящему времени с точки зрения биоморфологии изучено много видов как цветковых, так и споровых растений, однако сотни видов остаются все еще не исследованными в этом направлении. Особое внимание ученых всегда уделялось видам из семейства Fabaceae, так как многие из них являются хозяйственно-ценными растениями. Клевер тихоокеанский (*Trifolium pacificum* Vobr.) был выделен в самостоятельный вид Е.Г. Бобровым в 1939 г. Сведений по распространению этого вида очень мало. Из «Флор» (Ворошилов, 1966; Павлова, 1989) и «Определителей» (Определитель растений..., 1966, 1974) по Дальнему Востоку России (РДВ) можно судить, что ареал *T. pacificum* достаточно узок и приурочен к прибрежно-морской зоне. По данным Н.С. Павловой (1989), на РДВ вид представлен на побережье Уссурийского, Южно-Сахалинского и Южно-Курильского флористических районов (рис. 1). Этот же автор (Павлова, 2004) считает вид дальневосточным (уссурийским) неморальным эндемиком. Анализ гербарного материала показал, что *T. pacificum* на территории Приморского края встречается в районах, имеющих выход к морю (Лазовский, Хасанский и др.); на островах: Попова, Рикорда, Петрова, Рейнике, Стенина, Матвеева, Римского-Корсакова (о-в. Пелес); на островах Курильской гряды: Итуруп, Кунашир, Шикотан, Черный. Особи этого вида произрастают на склонах морских террас, по берегу моря, на каменистых осыпях; изредка поднимаются на лесные прибреж-

ные склоны. Однако *T. pacificum* не указывается для флор Японии (Ohwi, 1953) и Кореи (Lee, 1993; Lee, 1996).

Строение и развитие растений, произрастающих на морском побережье, довольно своеобразно. Свойство песчаного субстрата (хорошая аэрация, относительно высокая влажность, рыхлость, подвижность), а также близость моря, следствием чего является высокая соленость субстрата, и сильные ветра оказывают несомненное влияние на морфологическую структуру клевера тихоокеанского. Под воздействием перечисленных факторов у прибрежно-морских видов в ходе онтоморфогенеза формируются такие адаптивные признаки как стелющиеся побеги, мелкие ксерофитные листья, стержнекорневая система. Эти признаки позволяют растениям выжить в сложных условиях.

Обзор литературы по биоморфологии показал, что в настоящее время данных по изучаемому нами виду недостаточно. В разных источниках (Бездедев, Безделева, 2006; Калинкина, 2008а, в) жизненную форму этого вида характеризуют как стержнекорневую, стержнекистекорневую или длиннокорневищную с удлинненными стелющимися или прямостоячими побегами. Следовательно, клевер тихоокеанский характеризуется поливариантностью жизненной формы и поливариантностью онтоморфогенеза.

Целью нашей работы было изучение процесса становления жизненной формы *T. pacificum* на юге Дальнего Востока.

#### Материал и методика

Изучение становления жизненной формы у особей *T. pacificum* проходило на побережье бухты о-ва Петрова, расположенной в Приморском крае Лазовском районе. Субстрат в районе исследования каменисто-песчаный, камни среднего размера. Исследования и описание жизненной формы выполнено по методике И.Г. Серебрякова (1962, 1964), Т.И. Серебряковой (1972) и их учеников. Этапы развития особей охарактеризованы с использованием концепции дискретного описания онтогенеза, предложенной Т.А. Работновым (1950, 1960) и детально разработанной А.А. Урановым (1975).

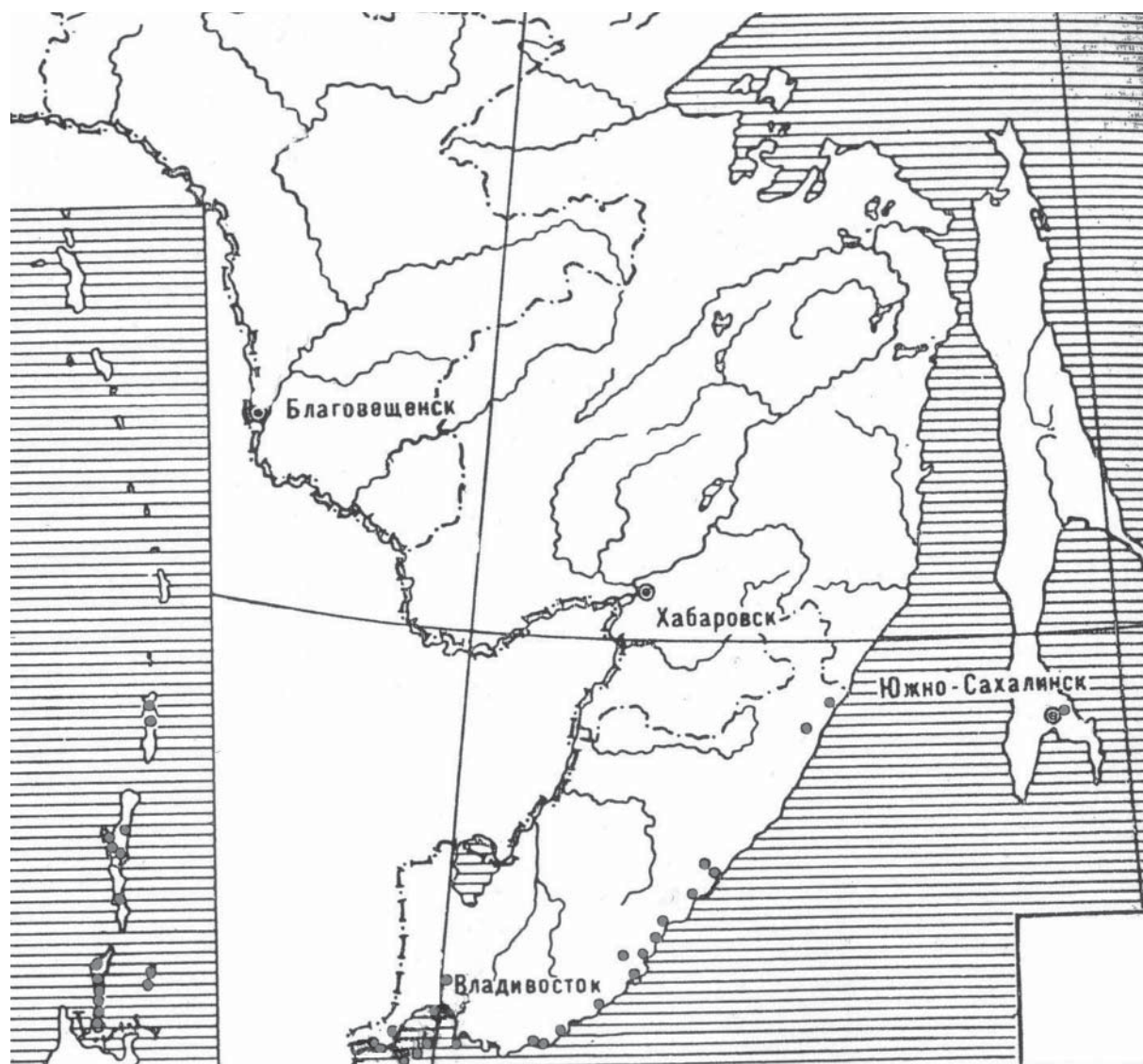


Рис.1. Ареал *T. pacificum* Vobr. (Павлова, 1989).

## Результаты и обсуждение

### Латентный период

Семена *T. pacificum* бобовидные, гладкие зеленые или коричнево-зеленые. Длина семени  $1,7 \pm 0,2$  мм, ширина  $1,8 \pm 0,2$  мм. Вес 1000 семян  $2,3 \pm 0,3$  г.

Клевер тихоокеанский обладает высокой твердосемянностью. В природе семена этого вида подвергаются холодной стратификации и, вероятно, скарификации, происходящей за счет движения песка. Прорастание семян клевера тихоокеанского надземное, гипокотиларное.

### Виргинильный период

#### **Проросток (р)**

Прорастание семян *T. pacificum* наблюдается в июне–июле. Главный корень проростка в среднем

достигает длины 30–35 мм, диаметра – 0,5 мм. Гипокотиль отличается от главного корня по диаметру и окраске, он несколько темнее главного корня и достигает длины 1,5 мм, диаметра 1,8 мм. Азотфиксирующих клубеньков в этом возрастном состоянии нами не обнаружено.

Развивающиеся семядольные листья зеленые, овальные, черешковые. Длина черешка до 1–1,2 мм. Морфология проростков некоторых видов рода *Trifolium* L. изучена Т.М. Покровской (1960). Сравнивая структуру 5 проростков, изученных Т.М. Покровской (1960), со структурой проростков клевера тихоокеанского и изученного нами ранее клевера люпиновидного (Калинкина, 2008б), мы пришли к выводу, что размеры семядольных листьев клевера тихоокеанского наименьшие (табл. 1).

Таблица 1

Сравнительная характеристика морфологической структуры семядолей *T. pacificum*

Вид	Характеристика семядолей				
	Длина, мм	Ширина, мм	Форма	Опушение	Цвет
<i>T. alpestre</i> L. <sup>1</sup>	4–6	1,5–2	Овальные	Нет	Зеленый, с краплавовыми пятнами
<i>T. montanum</i> L. <sup>1</sup>	3	1,5	Овально-продолговатые	Нет	–
<i>T. pratense</i> L. <sup>1</sup>	до 5	3	Овальные	–	Темно-зеленый
<i>T. repens</i> L. <sup>1</sup>	3–4	1,5	Овальные	–	–
<i>T. spadiceum</i> L. <sup>1</sup>	5	4	Яйцевидно-овальные	–	Зеленый
<i>T. lupinaster</i> L. <sup>2</sup>	3–4,5	1–1,8	Овальные	Нет	Зеленый
<i>T. pacificum</i> L. <sup>3</sup>	1,8–2	0,8–1	Овальные	Нет	Зеленый

Примечание: <sup>1</sup> – данные Т.М. Покровской (1960); <sup>2</sup> – данные В.А. Калинкиной (2008б); <sup>3</sup> – оригинальные данные; прочерк – данных нет

Длина семядольных листьев клевера тихоокеанского на 1,2–2,5 мм меньше, чем у *T. montanum*, *T. repens* и *T. lupinaster*, и на 2,2–4 мм меньше, чем у *T. alpestre*, *T. pratense* и *T. spadiceum*. Ширина семядольных листьев клевера тихоокеанского на 0,2–1 мм меньше, чем у *T. alpestre*, *T. montanum*, *T. repens* и *T. lupinaster*, и на 2–3 мм меньше, чем у *T. spadiceum* и *T. pratense*. Форма и опушение семядольных листьев *T. pacificum* сходны с такими же параметрами у *T. lupinaster*.

Кроме семядольных, у проростков клевера тихоокеанского развивается несколько настоящих листьев. Первый лист – сложный однолисточковый, округлой или округло-продолговатой формы, с выемкой на верхушке. Ю.Р. Росков (1990) провел исследования онтоморфогенеза листьев нескольких видов клеверов, в том числе и *T. pacificum* («*Lupinaster pacificus*» по Роскову). В результате выяснилось, что первая стадия онтоморфогенеза листа – закладка на конусе нарастания латерально расположенного бугорка. Вторая стадия – дифференциация его на три доли в результате базипетального заложения прилистников. Третья стадия – дифференциация центральной доли на 4 (6) бугорков. Листочковые бугорки закладываются базипетально. На четвертой стадии происходит формирование листочков в результате деятельности апикальной и маргинальной меристем. Активность маргинальной меристемы неравномерна на разных участках листа; в зонах с более интенсивным клеточным делением закладываются краевые зубцы и одновременно жилки второго порядка, берущие начало от главной жилки и заканчивающиеся в зубцах (Росков, 1990).

Еще одним доказательством того, что первый лист у клевера тихоокеанского сложный, является сохранение рахиса после отмирания листовой пластинки.

Таким образом, отчетливо видно, что первый, а также второй лист клевера тихоокеанского формируются как сложные, однако при дальнейшем их развитии на дневную поверхность выносятся только одна (или две) доля сложного листа.

Последующие листья *T. pacificum* тройчатосложные, их листочки плотные, обратнояйцевидные с небольшой выемкой на верхушке, зубчатые по краю, более широкие в верхней трети. Средний листочек всегда крупнее боковых. Размеры листочков небольшие (табл. 2). Длина черешка – 2,8–3 мм. Прилистники линейно-ланцетные, на 2/3 сросшиеся с черешком.

Характерной особенностью побеговой системы клевера тихоокеанского в этом возрастном состоянии является развитие прямостоячего побега. Формирование такого типа побега связано с тем, что прорастания семян происходят чаще всего рядом или непосредственно в кусте уже взрослой особи. В связи с малой площадью питания и рядом других неблагоприятных факторов молодое растение имеет небольшие размеры.

На стадии проростка у особей *T. pacificum* формируется стержневая корневая система и побег, несущий 2 семядольных, 1 (2) сложных однолисточковых и 4–5 тройчатосложных листьев; заканчивается побег верхушечной вегетативной почкой.



Характеристика особей *T. pacificum* разных возрастных состояний

Параметры измерений	Возрастное состояние						
				V		G	
	p	j	im	V1	V2	G1	G2
L главного корня, см	3–3,5	4–5	5,3–5,5	6–7	10–14	16	24,7
D главного корня в основ., мм	0,5	0,8–1,5	1–1,8	3,7–4	3–4	6–7	9–10
L боковых корней, см	–	до 10	10–12	15	20–25	20–27	7,5
Число придаточных корней	–	–	–	1–2	1–2	3–6	5–6
L придаточных корней, см	–	–	–	3–6	6–8	до 10	до 13
D придаточных корней в основ., мм	–	–	–	1	1	1,5–2	1,5–2
Число вегетативных побегов / L побега, см	1 / 5	1 / 5,3	1 / 7–7,5	1–2 / 11–12	1–2 / 12–14	6–9 / 10–12	–
Число генеративных побегов / L побега, см	–	–	–	–	–	3–4 / 14,8–16	9–10 / 15–18
L 1–го листочка, см	0,15–0,25	–	–	–	–	–	–
Ширина 1–го листочка, мм	2–3	–	–	–	–	–	–
L листочка, см	9–12	0,9–1,1	1–1,15	1,5–1,8	1,1–1,2	до 1,4	до 1,7
Ширина листочка, мм	4,5–7	4,5–7	5–9	3–9	6–7	до 7	до 7
L черешка, мм	2,8–3	до 4	до 3	до 4	до 4	до 4	до 4,2
L прилистников, мм	2–2,5	до 3,8	до 4	до 3,8	до 3,8	до 3,8	до 4
L междоузлий, см	до 1	до 1,4	1–1,2	1–1,3	1–1,4	1,6	1,8
Число метамеров	5–7	12–13	7–8	1–15	15–24	3–6	9–10
Наличие корневища	–	–	–	–	+	+	+
D соцветия, см	–	–	–	–	–	0,5	2–2,3
L оси соцветия, см	–	–	–	–	–	1,4	2,6
Условный возраст, год	0,5	1	2	3–4	4–5	7–9	9–?

Примечание: L – длина; D – диаметр; основ. – основание

### Ювенильное возрастное состояние (j)

Отмирание семядольных листьев характеризует начало ювенильного возрастного состояния. Подземная сфера представлена системой главного и боковых корней. Их размеры в ювенильном возрастном состоянии увеличиваются, появляются боковые корни 1–2-го порядка. Главный корень достигает длины 4–5 см, диаметра в основании – 0,8–1,5 мм. Боковые корни 1-го порядка (до 10 шт.) тонкие, слабоветвящиеся, длиной до 2 см.

В ювенильном возрастном состоянии размеры гипокотила изменяются незначительно: длина достигает 1,6–1,7 см, диаметр 1,8–1,9 мм. Уже в этом возрастном состоянии на нем отчетливо видны поперечные борозды, являющиеся следствием контрактильной деятельности главного корня.

До конца вегетационного периода на особи формируется побег, состоящий из 11–13 метамеров; листья сложные – нижние 1 (2) однолисточковые, следующие 10–12–тройчатосложные. В связи с увеличением длины побега происходит не-

значительное его полегание, общая длина побега составляет 5,3 см. В пазухах семядольных листьев и 1–3–го настоящих листьев закладываются одиночные почки возобновления. Иногда в пазухе 1–го настоящего листа формируется группа сериальных почек, в основании которых развиваются тонкие нитевидные придаточные корни.

Осенью, после отмирания надземной части побега, наблюдается сохранение его базальной части с почками возобновления, которая и является основой для формирования каудекса. В таком состоянии особи уходят в зиму.

### Имматурное возрастное состояние (im)

На второй год растения переходят в имматурное возрастное состояние (рис. 2). От особей первого года жизни, они отличаются рядом признаков. Во-первых, происходит смена типа нарастания побеговой системы: моноподиальное нарастание, характерное для проростков и ювенильных растений, сменяется на симподиальное. Данный тип нарастания побеговой системы наблюдается

у всех ниже описанных возрастных состояний *T. pacificum*. Во-вторых, с этого возрастного состояния в надземной сфере развивается характерный для этого вида удлинённый стелющийся тип побега. В-третьих, у особей начинает формироваться каудекс, ежегодно в его структуру входят базальные части годичных побегов, формируя выше указанную многолетнюю структуру особи.

Длина главного корня у имматурных особей увеличивается незначительно, но в его верхней трети наблюдается утолщение на 0,2–0,3 мм. Корень продолжает ветвиться, но длина боковых корней 1–го порядка не превышает 12 см. Главный корень постепенно вкручивается в почву, в результате чего происходит формирование на его поверхности продольных складок. Втягивание каудекса с почками возобновления глубже в почву, напротив, образует на гипокотиле поперечные складки. Придаточные корни в этом возрастном состоянии не развиты.

В природе побеговая часть имматурных особей *T. pacificum* представлена простым вегетативным побегом, на котором развиваются только тройчатосложные листья. Как указывалось в начале, одной из особенностей растений побережья является формирование в ходе развития стелющихся побегов. У изучаемого нами вида побег полегает уже в имматурном возрастном состоянии. Побег состоит из 7–8 метамеров, его общая длина составляет 7–7,5 см. Листочки побега продолговато-обратнояцевидные, окружены двумя сросшимися на 2/3 прилистниками. Размеры листочков, в сравнении с особями первого года жизни, увеличиваются (табл. 2). Длина черешка при этом уменьшается и составляет около 3 мм. К концу вегетационного сезона у особи на побеге развиваются 7–8 метамеров с тройчатосложными листьями. В пазухах 1–3 нижних листьев формируются одиночные почки возобновления.

#### Виргинильное возрастное состояние (V)

На третий год особи *T. pacificum* переходят в виргинильное возрастное состояние. Длительность виргинильного периода, как указывает Т.А. Работнов (1964), неодинакова у разных видов и даже у разных особей одного вида. На скорость перехода особей из одного возрастного состояния в другое влияют фитоценотические и почвенные условия, деятельность человека и животных, а также изменение климатических показателей, таких как температура, влажность, солёность воздуха и др. Особенностью развития особей клевера тихоокеанского, произрастающих на побережье бухты о-ва Петрова, является растянутость виргинильного возрастного состояния. Эта группа растений неоднородна. Среди виргинильных растений нами выделено два возрастных состояния: молодые и взрослые виргинильные растения.



Рис. 2. Имматурная особь *T. pacificum*

Молодые виргинильные растения (V1) *T. pacificum* представляют собой одно-, двухосные стержнекорневые растения (рис. 3). Подземная сфера особей представлена каудексом и системой главного корня. Длина главного корня увеличивается незначительно, но его диаметр становится в 2 раза больше и составляет 3,7–4 мм. Число боковых корней возрастает до 15. Боковые корни тонкие, слабо ветвящиеся.

Каудекс в описываемом возрастном состоянии уже многоглавый, в основании глав каудекса в пазухах чешуевидных листьев закладываются 1–3 почки возобновления. Почки в пазухе листа располагаются двумя способами: одиночно или коллатерально по 3. Из почек ежегодно развиваются 1–2 простых вегетативных годичных побега. В их зоне возобновления формируются почки возобновления, длина которых достигает 0,3–3,7 мм. В основании этих почек могут развиваться 1–2 слабо ветвящихся придаточных корней.

Ежегодно развивающиеся побеги стелющиеся, число метамеров у побега – от 4 до 15. Листоч-



Рис. 3. Особь *T. pacificum* в молодом виргинильном возрастном состоянии

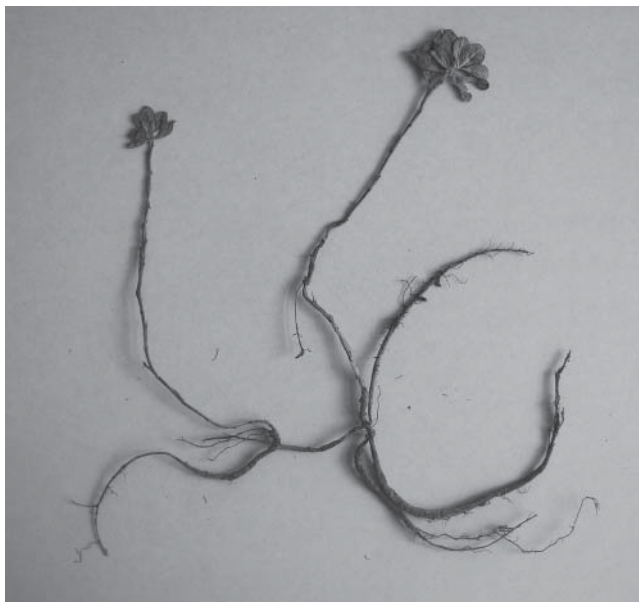


Рис. 4. Особь *T. pacificum* во взрослом виргинильном возрастном состоянии

ки обратнойцевидные, с наибольшей длиной в верхней трети, пальчатосложные, черешковые; черешок по всей длине срастается с прилистниками. На побеге нижние листья тройчатосложные, остальные – пальчатосложные, при этом наблюдается полное отсутствие простых листьев. Длина листочка – 0,6–1,8 см, ширина – 0,3–0,9 мм. Продолжительность молодого вегетативного возрастного состояния в природе 2–3 года.

Взрослые виргинильные растения (V2) – это 3–4-х летние вегетативные одно-, двухосные стержнекорневые длиннокорневищные особи *T. pacificum* (рис. 4).

Особенностью этого возрастного состояния является формирование корневища. За счет движения песков и втягивающей деятельности главного корня почки возобновления оказываются погруженными глубоко в субстрат. Из почек, расположенных на главах каудекса 2–3-го года жизни особи, формируются 1–3 гипогеогенных плагиотропных корневища. Происходит изменение жизненной формы особи. Характерная для выше описанных возрастных состояний стержнекорневая жизненная форма сменяется на стержнекорневую длиннокорневищную. Длина корневища во взрослом вегетативном возрастном состоянии достигает 3,2 см, диаметр – 1 мм. На корневище развито от 3 до 5 одиночных почек. На верхушке корневища за счет развития годовичных побегов формируется парциальный куст, состоящий из 2–3 глав.

Таким образом, во взрослом виргинильном возрастном состоянии подземная сфера особей представлена каудексом, системой главного корня и корневищем.

Каудекс многоглавый, в основании глав каудекса в пазухах чешуевидных листьев располагается 1–2 одиночные почки возобновления.

Из почек возобновления, расположенных на главах материнского каудекса и главах парциальных кустов, ежегодно развиваются по 1–2 простых или слабо ветвящихся вегетативных годовичных побегов. Эти побеги стелющиеся, состоящие из 15–24 метамеров. Зона возобновления и часть зоны торможения побегов расположены в субстрате, на этом участке побега формируется до 6 одиночных почек возобновления. Листочки побега пальчатосложные, черешковые; черешок по всей длине срастается с прилистниками. Размеры листочков в этом возрастном состоянии несколько меньше, чем у особей в возрастном состоянии V1 (табл. 1).

Взрослое виргинильное возрастное состояние в природе продолжается 3–4 года.

Генеративный период наступает на 5–6 год жизни особи. Среди генеративных особей можно выделить молодые (G1), средневозрастные (G2) и старые (G3) генеративные особи.



Молодое генеративное возрастное состояние (G1) характеризуется началом цветения и плодоношения и дальнейшим увеличением размеров особи. Подземная сфера особей *T. pacificum* представлена материнским каудексом, главами парциальных кустов, системой главного корня и корневищем. Для особей этого возрастного состояния характерно утолщение придаточных корней и дальнейшее формирование на верхушках корневищ парциальных кустов (рис. 5). Особь представляет собой куртину.

Главный корень достигает длины 16 см, диаметра в основании 6–7 мм. Первые 3–4 боковых корня утолщены, их диаметр достигает 3–4 мм.

Материнский каудекс многоглавый, плотный; главы каудекса до 1 см длиной. В их основании в пазухах чешуевидных листьев расположены 1–3 спящих почек возобновления. Парциальные кусты (2–3) состоят из 2–4 глав, в основании которых развиваются 1–2 утолщенных и 2–4 тонких, нитевидных, ветвящихся придаточных корня.

Для этого возрастного состояния характерно продолжение формирования корневищ. Из почек, заложенных в основании глав материнского каудекса, развиваются корневища, и их общее число к концу молодого генеративного возрастного состояния достигает 9. Длина корневищ 6–7 см, диаметр 1–2 мм.

У особей в этом возрастном состоянии формируется 6–9 вегетативных и 3–4 генеративных побега. Вегетативные побеги короткие, состоят из 3–4 метамеров, развиваются из почек, заложенных в основании глав парциальных кустов, генеративные – из почек заложенных в основании глав материнского каудекса и глав парциальных кустов. Число метамеров у генеративных побегов больше, чем у вегетативных, и составляет 4–6. Листья пальчатосложные, длина листочка достигает 1,4 см, ширина – 7 мм, ширина листа – 2,3 см.

На побеге формируются верхушечные и пазушные соцветия, цветки в соцветии малиновые. Продолжительность молодого генеративного возрастного состояния, на наш взгляд, около 3–4 лет.

#### **Средневозрастные генеративные растения (G2)**

Особи *T. pacificum* достигают средневозрастного генеративного состояния примерно в возрасте 8–9 лет. В этот период подземная и надземная сферы особей максимально развиты (рис. 6, 7).

Жизненная форма – стержнекорневой длиннокорневищный травянистый поликарпик с удлиненным стелющимся моноциклическим монокарпическим побегом.

Подземная сфера особи представлена материнским каудексом, главами парциальных кустов, системой главного корня, корневищем и придаточными корнями. Главный и первые 1–3 боковых корня утолщены в верхней трети, их диаметр

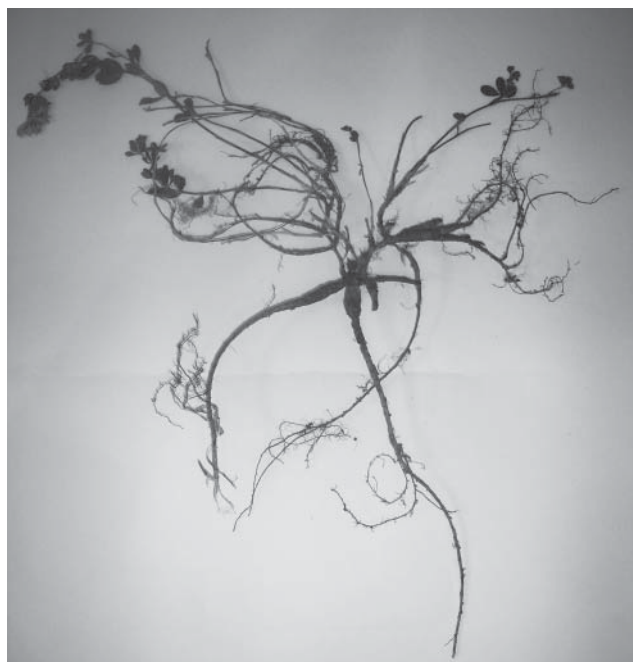


Рис. 5. Особь *T. pacificum* в молодом генеративном возрастном состоянии



Рис. 6. Особь *T. pacificum* в средневозрастном генеративном состоянии



Рис. 7. Особь *T. pacificum* в средневозрастном генеративном состоянии

в основании достигает: для главного – 9–10, для боковых корней – 5–6 мм. При этом длина главного корня может быть в 3 раза больше длины боковых корней. Боковые корни ветвятся до 2–4-го порядка.

Придаточные корни, как и в выше описанном возрастном состоянии, расположены в основании глав парциальных кустов. Число придаточных корней изменяется незначительно, а размеры увеличиваются в 1,5–2 раза.

Основания ежегодно отмирающих побегов формируют каудекс. Каудекс *T. pacificum* многоглавый, рыхлый. Почки, заложенные в основании более старых глав материнского каудекса, в этом возрастном состоянии спящие.

Корневище *T. pacificum* ветвящееся, достигающее длины 14–25 см, диаметр (1) 2,5 мм. Генеративные побеги формируются как на главах материнского, так и на главах парциальных кустов.

Общее число генеративных побегов достигает 10, побеги состоят из 9–10 метамеров. Листья у особей пальчатосложные, их форма в средневозрастном генеративном состоянии не изменяется, а морфометрические показатели достигают максимума: длина листочка – 1,7 см, ширина – 7 мм; ширина листа – 2,7 см. Соцветия у побега как верхушечные, так и пазушные, головчатые. Цветки в соцветии малиновые. Диаметр соцветия – 2–2,3 см, длина оси соцветия – 2,6 см.

Дальнейший путь онтогенеза мы не прослеживали, так как не обнаружили ни старых генеративных, ни сенильных особей. Возможно, что на данной территории находится молодая популяция этого вида клевера.

#### Выводы

Таким образом, изучение становления жизненной формы клевера тихоокеанского, произрастающего на побережье юга Дальнего Востока, позволило наметить основные периоды и возрастные состояния травянистых многолетников (рис. 8) согласно «фенотипическим состояниям» впервые описанным Т.А. Работновым (1950, 1960). Выявлено, что в процессе индивидуального развития растения наблюдается переход от стержнекорневой жизненной формы (возрастные состояния: проросток, ювенильное, имматурное и молодое вегетативное) к стержнекорневой длиннокорневищной, характерной для клевера тихоокеанского на большем отрезке жизненного цикла. Кроме этого, в ходе онтоморфогенеза у особей *T. pacificum* наблюдается смена нарастания побеговой системы: моноподиальное нарастание, характерное для проростков и ювенильных растений, на второй год жизни особи сменяется на симподиальное.

Изучение развития особей клевера тихоокеанского еще раз показало, что для выживания в специфических условиях морского побережья рас-

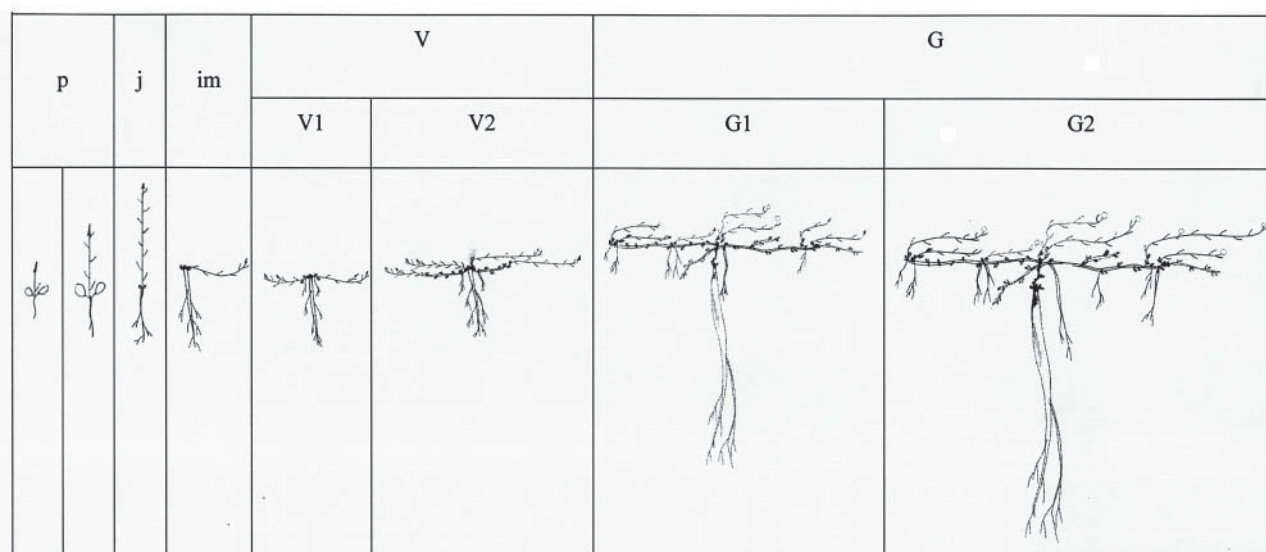


Рис. 8. Схема онтоморфогенеза *T. pacificum*



тения в ходе развития вырабатывают особые адаптивные признаки: в надземной сфере — это стелющиеся побеги, а в подземной — система главного корня и корневищ.

#### Литература

Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. — Владивосток: Дальнаука, 2006. — 249 с.

Бобров Е.Г. О Люпиновидном клевере *Trifolium lupinaster* L. // Президенту АН СССР акад. В. Л. Комарову. — Л.: АН СССР, 1939. — С. 130–142.

Ворошилов В.Н. Флора советского Дальнего Востока. — М.: Наука, 1966. — 271 с.

Калинкина В.А. Одна из жизненных форм и модель побегообразования *Trifolium pacificum* Vobr. // “Биоразнообразие: проблемы и перспектив сохранения”: Матер. междунар. научной конференции, посвященной 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина 13–16 мая 2008 г. Часть 1. ПГПУ им. В. Г. Белинского. — Пенза, 2008а. С. 41–42.

Калинкина В.А. Особенности большого жизненного цикла клевера люпиновидного // Вестник ОГУ № 6 (88) / июнь 2008г. С. 150–155.

Калинкина В.А. Биоморфологическая характеристика клевера тихоокеанского (*Trifolium pacificum* Vobr.) // Чтения памяти А. П. Хохрякова: Матер. Всероссийской научной конференции (Магадан, 28–29 октября 2008 г). Магадан, 2008в. С.100–103.

Колдаева М.Н. Таксономический состав и географический анализ флоры скальных местообитаний южного Приморья // Комаровские чтения. Вып. 54. — Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 115–193.

Нестерова С.В., Холина А.Б., Воронкова А.А. Температурный фактор в прорастании семян некоторых видов сем. Fabaceae // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л. М. Черепанина. Тез. докл. второй Российской конф. — Красноярск, 1996. С. 270–271.

Нестерова С.В., Холина А.Б., Воронкова А.А. Всхожесть семян некоторых представителей семейства бобовых после длительного хранения // Животный и растительный мир Дальнего востока. Вып. 3. Уссурийск, 1997. С. 207–209.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. — Л.: Наука, 1985. — 358 с.

Павлова Н.С. Сем. Бобовые — Fabaceae Lindl s. l. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. — М.: Наука, 1989. Т. 4. С. 191–339.

Павлова Н.С. Сем. Fabaceae // Флора Сихотэ-Алинского биосферного заповедника (сосудистые растения). — Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2004. — 125 с.

Покровская Т.М. Материалы по морфологии проростков и всходов растений северных степей

// Тр. Центрально-черноземного заповедника им. проф. В. В. Алехина. Вып 6. 1960. С. 173–208.

Работнов Т.А. Длительность виргинильного периода жизни травянистых многолетников естественных ценозах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1946. Т. 51. Вып. 2. С. 917.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. — М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.

Работнов Т.А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. — М.; Л.: АН СССР, 1960. Т. 2. С. 141–149.

Росков Ю.Р. Ревизия рода *Trifolium* L. s. l. во флоре СССР: Дисс... канд. биол. наук. — Л., 1990. — 261 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. — М.: Высшая школа, 1962. — 378 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. — Л.: Наука, 1964. Т. 3. С.146–205.

Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. — М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 84–169.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. №2. С. 7–34.

Lee Ychang Bok. Leguminosae // Illustrated flora of Korea. Seoul: Hyang Moon Sa, 1993. P. 463–494.

Lee Yong No. Flora of Korea. — Seoul, Korea: Kyoo-Hak Publising Co. Ltd., 1996. P. 362–415.

Ohwi J. Flora of Japan. — Tokyo: Shibundo, 1953. P. 699–700.

#### DEVELOPMENT OF LIFE FORM OF TRIFOLIUM PACIFICUM IN THE SOUTHERN RUSSIAN FAR EAST

V. A. Kalinkina

Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok

**Keywords:** life form, *Trifolium pacificum*, ontomorphogenesis

The author studied development of life form of *Trifolium pacificum* which grows in the southern Russian Far East. The life form changes in the process of development: the straight stand sprout in the above-ground part typical for the first year is replaced by the trailing sprout; the underground part — taproot is replaced by the tap-rhizomobile root. This construction is characteristic for all life cycle of *Trifolium pacificum*.

Ill. 8. Tabl. 2. Bibl. 24.