

УДК 633:58.02

СТАНОВЛЕНИЕ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ КЛЕВЕРА ОТМЕННОГО (*TRIFOLIUM EXIMIUM* СТЕРН. EX DC.) В ОНТОГЕНЕЗЕ

В.А. Калинкина¹

Изучено становление жизненной формы клевера отменного (*T. eximium*) в естественных условиях обитания. Установлено, что в процессе индивидуального развития уже в виргинильном возрастном состоянии у особей наблюдается развитие гипогеегенных корневищ. Стержнекорневая жизненная форма сменяется длиннокорневищно-стержнекорневой, сохраняющейся на протяжении большей части жизненного цикла *T. eximium*.

Ключевые слова: жизненная форма, онтогенез, *Trifolium*, Fabaceae.

Несмотря на кажущуюся всестороннюю изученность представителей рода клевер, до сих пор нет полной информации о тех или иных видах. Род *Trifolium* s.l., насчитывающий порядка 300 видов, имеет сложную внутривидовую структуру из-за высокой степени полиморфизма некоторых из них (Росков, 1990). Преобладающая часть представителей рода распространена на территории северного полушария, однако есть виды, которые встречаются в южном полушарии (в Африке и Южной Америке) (Бобров, 1947; Росков, 1990; Hossain, 1961; Zohary, Heller, 1984).

Для выяснения путей морфологической эволюции рода необходимо знать структуру и процесс становления жизненной формы слагающих его видов. Использование сравнительно-морфологического метода при изучении онтогенеза у близкородственных видов позволяет подойти к решению вопросов филогенетических отношений между растениями разных жизненных форм как внутри их таксономической группы, так и более крупных систематических объединений (Гуленкова, 1968; Серебряков, Серебрякова, 1969, 1972; Серебрякова, 1964).

T. eximium (клевер отменный) – многолетнее травянистое растение семейства Бобовые. В литературе освещается, главным образом, систематическое положение вида, которое со времени его описания претерпело незначительные изменения. После выделения вида М. Lajasono (1883a, 1883b), сделав конспективный обзор 211 видов рода *Trifolium* («Clevis Specie *Trifolium*»), вклю-

чил его в подрод *Trifolium* секцию *Lupinaster*. Этой же точки зрения на систематику клевера отменного придерживаются и русские систематики (Бобров, 1945; Павлова, 1989). Позже, делая обработку рода *Trifolium*, американские ботаники М. Zohary и D. Heller (1984) перенесли этот вид из секции *Lupinaster* в секцию *Lotoidea*. Ю.Р. Росков (1990), систематически обработав род в пределах России, счел необходимым выделить ряд секций рода *Trifolium* в ранг родов, относя тем самым изучаемый нами вид *Lupinaster eximius* (Steph. ex Ser.) C. Presl к роду *Lupinaster*. Данные молекулярной генетики (Ellison et al., 2006) показывают, что систематически более правильным будет отнесение вида к секции *Lupinaster* в пределах рода *Trifolium*. Кроме этих сведений, имеется стандартное для флор и определителей описание морфологического строения (Бобров, 1945; Павлова, 1989). Общее название жизненной формы вида приведено в монографии дальневосточных биоморфологов (Безделев, Безделева, 2006). Сведения о жизненной форме вида и путях ее становления в литературе отсутствуют. Изучение процесса формирования жизненной формы клевера отменного связано с общей задачей выявления путей морфологической эволюции в пределах рода *Trifolium*.

Основной ареал *T. eximium* лежит на территории Западной и Восточной Сибири и Средней Азии (Монголия и северо-восточная часть Китая). На территории Дальнего Востока вид встречается в Амурской обл., в бассейне р. Зея (Павлова, 1989), где приурочен к высокогорному и су-

¹Калинкина Валентина Андреевна – ст. науч. сотр. лаборатории флоры Дальнего Востока Ботанического сада-института Дальневосточного отделения РАН, канд. биол. наук (conf-ll@yandex.ru).

бальпийскому поясам. Произрастает по долинам рек, на щебнистых склонах, россыпях, скалах, в каменистых тундрах, на галечниках, песчаных наносах. Заходит в лесной и горно-степной пояса.

Материал и методы

Для описания процесса становления жизненной формы клевера отменного нами был использован материал Т.М. Покровской, собранный в августе 1976 г. в естественных условиях произрастания вида на песчаном участке с галькой в пойме р. Зеи и на надпойменной террасе на западном склоне бассейна р. Зеи (Амурская обл.), и переданный в 2009 г. в Ботанический сад-институт ДВО РАН г. Владивосток для изучения и дальнейшего хранения. Кроме того, мы проанализировали гербарные образцы, хранящиеся в региональном гербарии Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA) и Ботаническом институте им. В.Л. Камарова (LE) (сектора Дальний Восток, Сибирь, Китай, Монголия). Выявление морфолого-биологических особенностей и описание жизненной формы проводили по методике И.Г. Серебрякова (1962, 1964), Т.И. Серебряковой (1972) и их учеников (Гатцук, 1974; Савиных, 2000).

В работе использованы следующие ведущие признаки для выделения возрастных состояний: наличие семядольных листьев; тип ассимилирующих листьев; тип нарастания и строение вегетативных и генеративных побегов; структура каудекса; строение и протяженность корневой и побеговой систем. Описание надземной и подземной сфер в каждом периоде проводили на 5–20 экземплярах. Всего было изучено около 100 особей разных возрастных состояний.

Результаты и их обсуждение

Структура побега *T. eximium*

Основной структурно-морфологической единицей побегового тела *T. eximium* является годичный побег, что вообще характерно для травянистых многолетников (Серебряков, 1952). Монокарпические побеги формируются из почек возобновления, заложенных на многолетних побеговых частях растения (главах каудекса или корневище), и состоят из 2–3 укороченных и серии удлиненных междоузлий с листьями разной степени развития. Нижние листья – катафиллы, белые, пленчатые, недоразвитые. Они формируются на подземной части побега, в пазухах этих листьев закладываются почки возобновления (рис. 1). В надземной части побега развиваются зеленые ассимилирующие листья. Монокар-

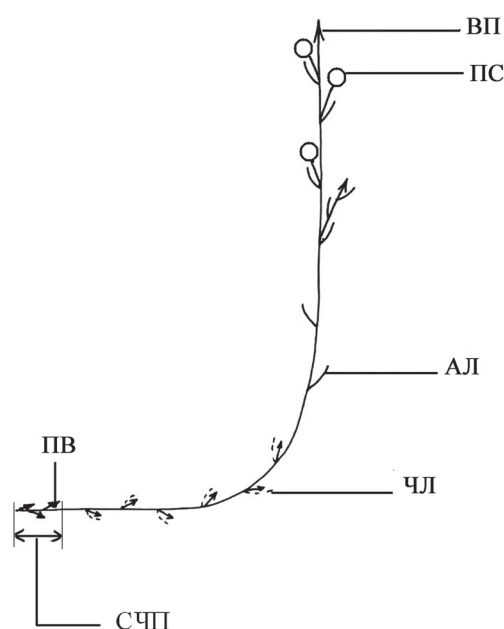


Рис. 1. Схема вегетативно-генеративного монокарпического побега *T. eximium*. Условные обозначения: СЧП – сохраняющаяся часть побега, ПВ – почки возобновления, ЧЛ – чешуевидные листья, АЛ – ассимилирующие листья, ПС – пазушное соцветие, ВП – верхушечная почка

пический побег разветвленный, однако степень его ветвления невысока. Часто боковые побеги не формируются. В случае их развития достигают в длину 2–4 см. Листья ассимилирующего побега тройчатосложные, на опушенных черешках длиной 1–2 см, по краю мелко острозубчатые, жесткие, светло-зеленые, снизу – по средней жилке волосистые, с часто выступающими (особенно по краям) боковыми жилками. Длина листочка 2,0–2,3 см, ширина 4–8 мм. Прилистники продолговато-обратнояцевидные, заостренные, перепончатые (нижние – беловатые или розоватые, верхние – зеленоватые, высоко сросшиеся с черешками). Цветоносы пазушные, значительно короче листочков, опушенные. Соцветия зонтиковидные, рыхлые, состоящие из 1–5 цветков. Прицветники малозаметные, белопленчатые, около 1 мм длиной, сросшиеся между собой. Цветки 1,3–1,5 мм длиной, беловатые или розоватые.

К концу вегетации после плодоношения генеративная часть побега отмирает. Отмирание распространяется на всю зону удлиненных междоузлий. Базальный укороченный участок побега с развитыми почками возобновления сохраняется и входит в структуру многолетней части растения – каудекса. Материнская глава каудекса (стеблекорень), формирующаяся уже в конце первого года жизни, имеет двойное происхождение. Ее

основание сформировано гипокотилем и верхней частью эпикотила, а верхушка – основанием годичного побега (Жмылев и др., 2002) При этом все последующие главы каудекса являются базальными участками годичных побегов с развитыми в их основании почками возобновления. Данный принцип формирования каудекса описывает Е.Л. Нухимовский (1968). Способ нарастания, при котором большая часть побега отмирает, а возобновление происходит в укороченной базальной части побега, можно назвать базисимподиальным (Гатцук, 1967). Главный побег, развитый из зародышевой почечки, дает начало материнскому каудексу. Ежегодно развивающиеся на концах корневищ моноциклические побеги после отмирания формируют главы каудексов, которые мы вслед за М.С. Снаговской (1965) и Т.А. Безделева (1976) называем дочерними (рис. 2). Подобных образований у клевера отменного может быть от одного до десяти в зависимости от возраста и места произрастания особи.

Анализ гербарного материала показал, что в зависимости от времени начала развития почки возобновления у особей имеются два варианта развития побегов.

Первый вариант. Весной после таяния снега наблюдается активный рост почек возобнове-

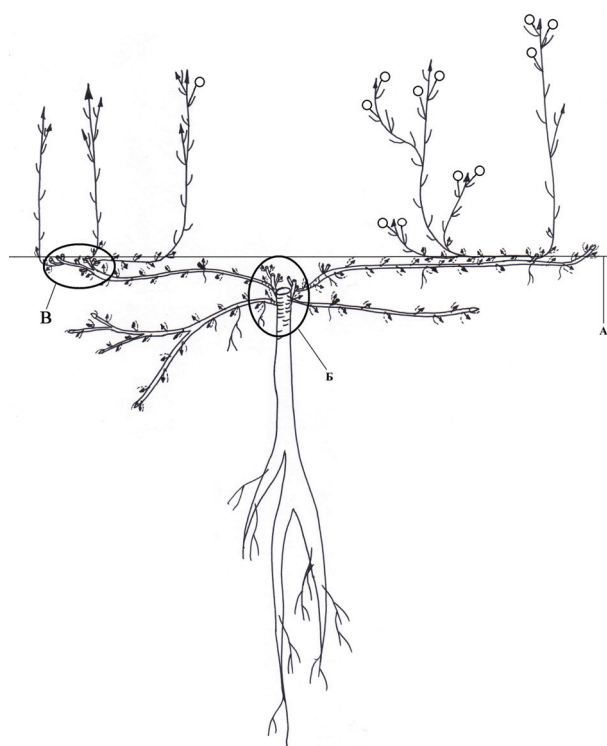


Рис. 2. Особи *T. eximium* во взрослом генеративном возрастном состоянии (G2). Условные обозначения: А – уровень субстрата, Б – материнский каудекс, В – дочерний каудекс

ния, заложенных на главах материнского и дочернего каудексов. В это время основное влияние на продолжительность роста почки под землей оказывает структура субстрата. Систематическое засыпание развивающейся особи песком и мелкой галькой, а также высокий уровень увлажнения и аэрации в течение всего вегетационного сезона способствуют достаточно длительному развитию побега в субстрате. В это время наблюдается так называемый период подземного роста. Подобное явление отмечено в литературе и для других травянистых растений, произрастающих в верхних горных и субальпийских поясах, например для *Trigonella popovii* (Изотова, 1968). Ассимилирующие листья на этом участке побега недоразвиты и представлены в виде белых пленчатых чешуй. Такой тип можно охарактеризовать как анизотропный. Длина плагиотропной подземной части годичного побега составляет половину от общей длины побега, число узлов и длина междоузлий зависят главным образом от экологических условий местообитания особи (таблица).

Подземный участок годичного побега не имеет придаточных корней, и при выходе побега на дневную поверхность в его структуре не выделяется так называемая «дуга» (наиболее окорененное место), которая характерна для стержнекорневой-длиннокорневичной жизненной формы *T. lupinaster* (Калинкина, 2008), а так же для ряда других корневищных видов (Качура, 1975).

В базальной части годичного побега особей *T. eximium* в пазухах чешуевидных листьев закладываются несколько почек, расположенных одиночно (в случае развития 2–3 почек) или серийно (по 3 с двух сторон годичного побега). В их основании иногда развиваются тонкие, нитевидные придаточные корни. В конце вегетационного сезона наблюдается отмирание годичных побегов (как надземной, так и подземной части), сохраняется лишь базальный участок побега, где дальнейшему некрозу тканей препятствует большое число почек возобновления.

Второй вариант. В течение нескольких лет некоторые (обычно нижние) почки, заложенные на главах материнского каудекса развиваются в субстрате, в результате формируется гипогейное корневище. В основании почек возобновления, заложенных в пазухах чешуевидных листьев корневища, формируются тонкие нитевидные придаточные корни, которые не только позволяют особи закрепиться в субстрате, но и являются дополнительным аккумулятором питательных веществ. Через несколько лет, выходя на поверхность, верхушечная почка корневища дает ассими-

милирующий побег, базальный участок которого осенью войдет в структуру дочернего каудекса. Мы предполагаем, что развитие почек материнского каудекса в гипогегенное корневище (а не в надземный побег) определяется их более глубоким залеганием в субстрате, а следовательно, несколько запоздалым получением необходимого объема тепла и влаги для начала развития.

Становление жизненной формы *T. eximium*

Латентный период. Плод – боб, ширина и длина которого составляют соответственно 1,6 и 3,5 мм. Семена бобовидные, гладкие, зеленые или коричнево-зеленые (длина семени 3 мм, ширина 2 мм), распространяющиеся автобарохорно.

Виргинильный период характеризуется началом развития особи и объединяет возрастные состояния (проросток, ювенильное, имматурное и молодое вегетативное).

Прораствание семян *T. eximium* надземное, гипокотиллярное, происходит в июле–августе. Возрастное состояние проросток (*p*) характеризуется развитием у особи овальных, мясистых, зеленых семядолей длиной 2 см, шириной 8 мм. Длина черешка семядольного листа 3,5 см, при этом на расстоянии 0,5–1,0 мм от семядольного узла черешки срастаются между собой. Первый лист сложный однолисточковый, сердцевидной формы, с выемкой на верхушке. Гипокотиль достигает в длину 2,5 см, эпикотиль – 0,7 см. Последующие 2–3 листа тройчатосложные, их листочки плотные, обратнойцевидные, зубчатые по краю, более широкие в верхней трети. После отмирания семядольных листьев особь переходит в ювенильное состояние (*j*).

На стадии формирования первых настоящих листьев наблюдается втягивание главного корня в почву. Следы сокращения главного корня в продольном направлении проявляются в форме многочисленных поперечных кольцеобразных морщинок, покрывающих гипокотиль и корень снаружи. Эта особенность большинства многолетних наземных травянистых растений обеспечивает погружение семядольного узла с почка-

ми возобновления в почву и является одной из адаптационных особенностей трав в умеренном климате. Погружение почек возобновления в субстрат защищает их от поедания животными, а также позволяет растениям пережить низкие температуры в зимний период (Грушвицкий, 1962). А.А. Прокофьев и др. (Прокофьев, Кудряшова, Глазунов, 1954) отмечают, что вследствие контрактильной деятельности корней, растения способны переносить зимние морозы, а также высокие температуры и сухость почвы и воздуха в летнее время.

Второй особенностью данного возрастного состояния является заложение в пазухах семядольных листьев и первого настоящего листа одиночных почек возобновления. Подземная сфера в первый год представлена системой главного корня, развитого из зародышевого корешка, и незначительными боковыми корешками первого порядка.

Весной почки возобновления, заложенные в предыдущем году, трогаются в рост. Смена типа нарастания является признаком перехода особи в имматурное возрастное состояние (*im*). Основное новообразование – каудекс, формирование которого описано выше. В ходе следующих 2–3 лет наблюдается дальнейшее разрастание главного корня как в длину, так и в ширину, а также формирование ассимилирующих боковых побегов. Незначительное ветвление главного побега увеличивает фотосинтетическую активность особи. Анализ развития имматурных особей показал, что более половины длины побега развивается в субстрате.

Маркером перехода особи в виргинильное возрастное состояние (*V*) является первый этап в развитии корневища (рис. 3). Это происходит благодаря тому, что несколько почек возобновления, формируя побег, начинают свое развитие по второму варианту. Происходит также закономерное увеличение размеров главного корня (в среднем до 10–20 см при ширине 2,2–6,0 мм в основании). В течение вегетационного периода у особи формируется в среднем до 10 годичных побегов длиной 6–7 см. С физиологическим

Морфометрические показатели «подземного участка» годичного побега в зависимости от экологических условий

Параметр	Надпойменная терраса	Песчано-галечниковый участок в пойме реки	Кустарниковые склоны
Число узлов	6–7	8–10	6–7
Длина междоузлий, см	1,5–1,6	(1,5) 2,1–2,2	0,8–1,7

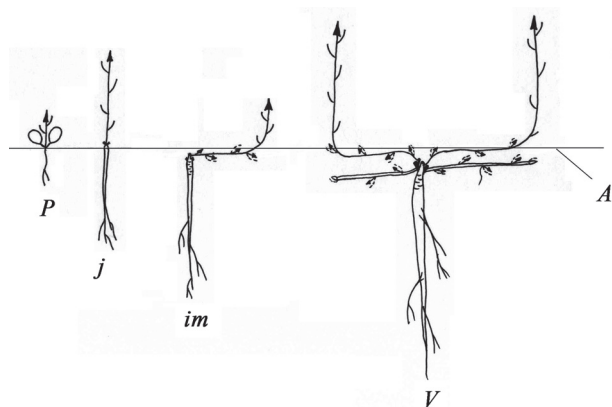


Рис. 3. Виргинильный период развития *T. eximium* (p – проросток, j – ювенильное, im – имматерное, V – виргинильное, А – уровень субстрата)

ростом особи происходит закономерное увеличение ее мощности в использовании среды как источника питания, а следовательно, увеличение интенсивности ее воздействия на среду (Уранов, 1975).

Генеративный период (G) характеризуется цветением и плодоношением, активным развитием корневищ и увеличением размеров главного корня. Возраст генеративных особей, начиная с молодого генеративного возрастного состояния (G1), определить можно достаточно условно, так как помимо развивающегося материнского каудекса, наблюдается формирование дочерних.

Взрослые генеративные особи (G2), достигшие пика своего развития (рис. 2), имеют хорошо сформированный главный корень длиной 20–25 см, толщиной в основании до 6 мм. Число боковых корней незначительное (2–3), их длина до 10 см. В этот период максимально развиваются корневища, длина которых может достигать 53 см при толщине 1,8 мм. Длина междоузлий на корневище (1,5) 2,1–2,2 см. Почки возобновления довольно крупные, в их основании развиты тонкие слабо ветвящиеся придаточные корни. Корневища интенсивно ветвятся. Одни, выходя на поверхность, формируют ассимилирующий побег, развитие которого приводит впоследствии к образованию дочернего каудекса, другие продолжают свое развитие под землей. Благодаря ежегодному росту и втягиванию особи в субстрат в основании корневищ, расположенных ближе к материнскому каудексу, видны поперечные борозды.

В этот же период наблюдается увеличение фотосинтетической поверхности листовой пластинки, ее размеры достигают максимальных, свойственных особи в данных условиях оби-

тания. Побег в надземной сфере состоит из 8–9 междоузлий, в подземной сфере их число может достигать 10–12.

В связи с развитием в поземной сфере клевера отменного разветвленного корневища выделение старого генеративного возрастного состояния не представляется возможным. После разрушения структуры главного корня (возрастное состояние G3) у особей наблюдается частичное омоложение образовавшихся «клонов» (возрастное состояние G4). Однако в связи со слабой окорененностью подземной сферы продолжительность их жизни, по нашим данным, небольшая, вегетативного размножения не происходит.

Сенильные особи (s) найдены не были.

Заключение

Исследования показали, что клевер отменный является корневищным геофитом (Raunkier, 1934), почки возобновления которого в неблагоприятный период времени расположены на подземных участках корневища или на главах каудекса. Анализ хода сезонного развития показал, что по срокам вегетации и феноритмотипу вид относится к группе весенне-летне-зеленых растений, вегетирующих в течение безморозного периода года (Борисова, 1972).

Рассмотренные нами морфологические особенности особей *T. eximium*, произрастающих в разных экологических условиях, показали общность их морфологического строения. Основные отличия лежат в области морфометрических параметров «подземного участка» годичного побега. Наблюдается зависимость длины междоузлий от степени увлажнения местообитания особи. В частности, у собранных на кустарниковых склонах особей клевера отменного этот параметр в 1,5–2,0 раза ниже, чем у особей, произрастающих на надпойменной террасе и песчано-галечниковых участках в пойме. Произрастающие на песчано-галечниковых участках в пойме р. Зея и надпойменных террасах особи клевера отменно характеризуются сохранением системы главного корня на большей части своего онтогенеза. Подвижный субстрат способствует развитию гипогеегенных корневищ, благодаря которым происходят захват и закрепление особи, а так же увеличение ее фитогенного поля. Аналогичный путь развития проходят особи этого вида, произрастающие в долинах рек, на каменистых осыпях, и на гольцах в Иркутской обл., Алтайском и Красноярском краях, а также на горных склонах на территории Восточной Азии (Китай). Жизнен-

ную форму клевера отменного в данных условиях мы характеризуем как стержнекорневой длиннокорневищный травянистый поликарпик с удлиненным анизотропным моноциклическим монокарпическим побегом.

На протяжении жизненного цикла *T. eximium* наблюдаются (за счет развития гипогеегенных корневищ) разрастание особи и увеличение ее влияния на окружающую среду. Так же как и другие стержнекорневые длиннокорневищные представители секции *Lupinaster* (*T. lupinaster*, *T. pacificum*), в средневозрастном генеративном состоянии клевер отменный имеет несколько центров закрепления особи: материнский и дочерние каудексы, благодаря которым наиболее полно использует ресурсы среды обитания. В

отличие от вегетативно-подвижных видов этого рода (*T. repens*), виды секции *Lupinaster*, в том числе и клевер отменный, не размножаются вегетативным путем (факультативное размножение возможно, но в настоящее время нет достоверных сведений об этом явлении). Наличие в роде *Trifolium* филогенетически более продвинутых видов (Ellison et. all, 2006), в жизненном цикле которых встречаются периоды вегетативного размножения, свидетельствует о том, что стержнекорневая жизненная форма представителей секции *Lupinaster* могла быть исходной для этих представителей рода.

Автор приносит благодарность Елене Михайловне Борисовой (дочери Т.М. Покровской) за предоставленные гербарные материалы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Безделева Т.А. Морфогенез и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов рода *Corydalis* Vent. Дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 148 с. [Bezdeleva T.A. Morfogenez i evolyutsionnye otnosheniya zhiznennykh form nekotorykh vidov roda *Corydalis* Vent.: Dis. ... kand. biol. nauk. M., 1976. 148 s.]
- Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. С. 249 [Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. Zhiznennyye formy semennykh rastenii rossiiskogo Dal'nego Vostoka. Vladivostok, 2006. S. 249].
- Бобров Е.Г. Виды клеверов СССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1947. Вып. 6. С. 165–331 [Bobrov E.G. Vidy klevorov SSSR // Tr. BIN AN SSSR. Ser. 1. 1947. Vyp. 6. S. 165–331].
- Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 5–95 [Borisova I.V. Sezonnaya dinamika rastitel'nogo soobshchestva // Poleyaya geobotanika. L., 1972. T. 4. S. 5–95].
- Гатсук Л.Е. Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. LXXII. Вып. 3. С. 53–56 [Gattsuk L.E. Zhiznennyye formy v rode *Hedysarum* L. i ikh evolyutsionnye vzaimootnosheniya // Byul. MOIP. Otd. biol. 1967. T. LXXII. Vyp. 3. S. 53–56].
- Гатсук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 3. С. 84–100 [Gattsuk L.E. K metodam opisaniya i opredeleniya zhiznennykh form v sezonnom klimate // Byul. MOIP. Otd. biol. 1974. T. 79. Vyp. 3. S. 84–100.]
- Грушевицкий И.В. «Втягивающие корни» – важная биологическая особенность жень-шеня (*Panax ginseng* С. А. М.) // Бот. журн. 1952. Т. 40. № 5. С. 682–685. [Grushvitskii I.V. «Vtyagivayushchie korni» – vazhnaya biologicheskaya osobennost' zhen'-shenya (*Panax ginseng* С. А. М.) // Bot. zhurn. 1952. T. 40. № 5. S. 682–685].
- Гуленкова М.А. Становление жизненной формы в процессе онтогенеза у чины гороховой (*Lathyrus pasiformis* L.) // Морфология высших растений. М., 1968. С. 128–141. [Gulenkova M.A. Stanovlenie zhiznennoi formy v protsesse ontogeneza u chiny gorokhvoi (*Lathyrus pasiformis* L.) // Morfologiya vysshikh rastenii. M., 1968. S. 128–141].
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпукхина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. М., 2002. С. 42, 196 [Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. Biomorfologiya rastenii: illyustrirovannyi slovar'. Uchebnoe posobie. M., 2002. S. 42, 196].
- Изотова А.Н. Структурно-морфологические особенности двух представителей секции *Ellipticae* Boiss. рода *Trigonella* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. LXXIII. Вып. 6. 1968. С. 82–96. [Izotova A.N. Strukturno-morfologicheskie osobennosti dvukh predstavitelei sektsii *Ellipticae* Boiss. roda *Trigonella* L. // Byull. MOIP. Otd. biol. T. LXXIII. Vyp. 6. 1968. S. 82–96].
- Калинкина В.А. Особенности большого жизненного цикла клевера люпиновидного // Вестн. ОГУ. № 6 (88) /июнь 2008. С. 150–155 [Kalinkina V.A. Osobennosti bol'shogo zhiznennogo tsikla klevora lyupinovidnogo // Vestn. OGU. № 6 (88) /iyun' 2008. S. 150–155].
- Качура Н.Н. Эколого-морфологическая характеристика *Senecio cannabifolius* Less. // Бюл. ГБС. 1975. Вып. 97. С. 76–81 [Kachura N.N. Ekologo-morfologicheskaya kharakteristika *Senecio cannabifolius* Less. // Byul. GBS. 1975. Vyp. 97. S. 76–81].
- Нухимовский Е.Л. О термине и понятии «каудекс» Сообщение 1. Обзор значений термина // Вестн. Моск. ун-та. № 5. 1968. С. 36–43 [Nukhimovskii E.L. O termine i ponyatii «kaudeks» Soobshchenie 1. Obzor znachenii termina // Vestn. Mosk. un-ta. № 5. 1968. S. 36–43].
- Павлова Н.С. Сем. Бобовые – Fabaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. 1989. Т. 4. С. 329–330 [Pavlova N.S. Sem. Bobovye – Fabaceae // Sosudistyie rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. 1989. T. 4. S. 329–330].
- Прокофьев А.А., Кудряшева О.И., Глазунова Е.М. Биологическое значение сократительной деятельности корней // Физиология растений. 1954. Т. 1. № 2. С. 143.

- [*Prokof'ev A.A., Kudryasheva O.I., Glazunova E.M.* Biologicheskoe znachenie sokratitel'noi deyatel'nosti kornei // *Fiziologiya rastenii*. 1954. T. 1. № 2. S. 143].
- Росков Ю.П.* Ревизия рода *Trifolium* L. s. l. во флоре СССР: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 261 с. [*Roskov Yu.P.* Reviziya roda *Trifolium* L. s. l. vo flore SSSR: Dis. ... kand. biol. nauk. L., 1990. 261 s.].
- Савиных Н.П.* Биоморфология вероники сопредельных государств. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 32 с. [*Savinikh N.P.* Biomorfologiya veronik i sopredel'nykh gosudarstv. Avtoref. Dis. ... dokt. biol. nauk. M., 2000. 32 s.].
- Серебряков И.Г.* Морфогенез вегетативных органов высших растений. М., 1952. 319 с. [*Serebryakov I.G.* Morfogenez vegetativnykh organov vysshikh rastenii. M., 1952. 319 s.].
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с. [*Serebryakov I.G.* Ekologicheskaya morfologiya rastenii. M., 1962. 378 s.].
- Серебряков И.Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // *Полевая геоботаника*. Л., 1964. Т. 3. С. 146–205 [*Serebryakov I.G.* Zhiznennye formy vysshikh rastenii i ikh izuchenie // *Polevaya geobotanika*. L., 1964. T. 3. S. 146–205].
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.* Жизненные формы покрытосеменных и их эволюция в отдельных систематических группах // *Бот. журн.* 1969. Т. 54. № 9. С. 1321–1326 [*Serebryakov I.G., Serebryakova T.I.* Zhiznennye formy pokrytosemenykh i ikh evolyutsiya v otdel'nykh sistematicheskikh gruppakh // *Bot. zhurn.* 1969. T. 54. № 9. S. 1321–1326].
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.* Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // *Бот. журн.* 1972. Т. 57. № 5. С. 417–433 [*Serebryakov I.G., Serebryakova T.I.* Nekotorye voprosy evolyutsii zhiznennykh form tsvetkovykh rastenii // *Botan. zhurn.* 1972. T. 57. № 5. S. 417–433].
- Серебрякова Т.И.* Жизненные формы некоторых злаков лесной зоны и возможные пути их эволюции // II Моск. совещ. по филогении растений. 20–25 марта 1964. М., 1964. С. 62–67 [*Serebryakova T.I.* Zhiznennye formy nekotorykh zlakov lesnoi zony i vozmozhnye puti ikh evolyutsii // II Mosk. soveshch. po filogenii rastenii. 20–25 marta 1964. M., 1964. S. 62–67].
- Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе. // М., 1972. Т. 1. С. 84–169 [*Serebryakova T.I.* Uchenie o zhiznennykh formakh rastenii na sovremennom etape. // M., 1972. T. 1. S. 84–169].
- Снаговская М.С.* Возрастное состояние желтой люцерны // Уч. зап. МГПИ им. В.И. Ленина (химия, ботаника, зоология и гистология). 1965. № 212. С. 46–57 [*Snagovskaya M.S.* Vozrastnoe sostoyanie zheltai lyutserny // *Uch. zap. MGPI im. V. I. Lenina (khimiya, botanika, zoologiya i gistologiya)*. 1965. № 212. S. 46–57].
- Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // *Биол. науки*. 1975. № 2. С. 7–34 [*Uranov A.A.* Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // *Biol. nauki*. 1975. № 2. S. 7–34].
- Hossain M.* A revision of *Trifolium* of Near East // *Notes. Bot. Gard. Edinb.* 1961. N 23. P. 387–481.
- Lajacono M.* Revision dei Trifolgi dell' America Settentionale // *Nuova G. Bot. Ital.* 1883a. Vol. 15. N 3. P. 113–198.
- Lajacono M.* Monografia dei Trifogli de Sicilia. Palermo, 1883b. 172 p.
- Zohary M., Heller D.* The Genus *Trifolium* // *Jerusalem.* 1984. 606 p.
- Ellison N.W., Liston A., Steiner J.J., Williams W.M., Taylor N.L.* Molecular phylogenetics of the clover genus (*Trifolium*–Leguminosae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2006. Vol. 39. P. 688–705.

Поступила в редакцию / Received 22.04.2015

Принята к публикации / Accepted 15.09.2015

THE MAKING OF A LIFE FORM IN THE ONTOGENESIS OF *TRIFOLIUM EXIMIUM* STEPH. EX DC

V.A. Kalinkina

The paper deals with the making of a life form in ontogenesis of *Trifolium eximium* in nature conditions. The author studied development of life form of *T. eximium* which grows in the Amur region (Far East of Russia). The life form is changes in the process of development. In the underground part of the virginal state of *T. eximium* the taproot is replaced to the tap-long–rhizome. This construction is characteristic for all life cycle of this plant.

Key words: life form, ontogenesis, *Trifolium*, Fabaceae.

¹Kalinkina Valentina Andreevna, Botanical Garden-Institute Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Laboratory of Flora of the Far East (conf-lf@yandex.ru).