

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
РОДА *TRIFOLIUM* L. СЕКЦИИ *LUPINASTER* (FABR.) SER.

© 2017 г. В. А. Калинкина

Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток
690024, Владивосток, ул. Маковского, 142
E-mail: conf-1f@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.02.2016 г.
Окончательный вариант получен 27.07.2016 г.

Анализ хода онтогенеза четырех представителей рода *Trifolium*, секции *Lupinaster* показал, что направляющее влияние на ход индивидуального развития видов оказывают экологические условия. Наиболее важными являются: механический состав почвы, удаленность от берега моря, режим и интенсивность увлажнения. Для представителей секции выделено 6 вариантов онтогенеза, три из которых имеют по два подварианта. Начальные этапы онтогенеза схожи, основные отличия начинают проявляться с виргинильного возрастного состояния. Эволюционные преобразования в пределах секции проявляются в редукции листочков сложного листа, ослаблении функции главного корня, развитии корневищ, переходе многолетних форм к вегетативным малолетникам.

Ключевые слова: поливариантность развития, онтогенез, морфология, адаптация, Дальний Восток, *Trifolium*, *Lupinaster*

DOI: 10.7868/S0475145017020045

ВВЕДЕНИЕ

Комплекс морфологических, физиологических и биохимических характеристик растительного организма позволяет ему эффективно использовать ресурсы среды и находит свое отражение в его индивидуальном развитии (Серебряков, Серебрякова, 1972; Fenster, Galloway, 2000; Нухимовский, 2002; и др.). Значительный интерес представляет адаптивная стратегия растений к факторам среды. Познание закономерностей приспособления растений к изменениям среды обитания, выяснение оптимума и диапазона экологической пластичности является основой экологического прогнозирования (Воскресенская, 2009), лежит в основе разработки эффективных мер охраны методом реинтродукции, сохранения *in situ* и *ex situ* (Колдаева, Калинкина, 2015).

Семейство Бобовые (Fabaceae Lindl.) отличается обилием декоративных, медоносных и кормовых видов, распространенных на всех континентах, исключая Арктику и Антарктику (Бобров, 1945). Род *Trifolium* насчитывает 240–300 видов, встречающихся преимущественно в северном полушарии – в странах Старого и Нового света (Бобров, 1947; Hossain, 1961; Zohary, Heller, 1984). Одной из наиболее интересных и спорных в систематическом плане группой этого рода является секция *Lupinaster*, выделяемая рядом исследователей в отдельный род (Росков, 1989; Черепанов,

1995). Ее представители – многолетние травянистые растения (Бобров, 1945; Gillet, 1965, 1972; Zohary, 1972; Zohary, Heller, 1984). Согласно последним молекулярно-филогенетическим данным (Ellison et al., 2006), в состав секции входит 3 вида (*T. lupinaster* L., *T. gordegeevii* (Komarov) Z. Wei, *T. eximium* Steph. ex DC.). В своих исследованиях в состав секции мы включаем также *T. pacificum* Vobr., который рядом систематиков выделяется из *T. lupinaster* в отдельный вид (Бобров, 1939; Павлова, 1989), но до настоящего времени не изучен методами молекулярной филогении.

Различные проявления дифференциации развития растений объединены в понятие “поливариантность развития” (Жукова, 1979; Жукова, Заугольнова, 1985). Структурная поливариантность у разных организмов может быть представлена в виде морфологической (изменчивость в строении корневой и побеговой системы, листьев, плодов, цветков), размерной, способов размножения и воспроизведения (Жукова, 1986). Пластичность отдельных видов секции *Lupinaster* уже описана ранее (Покровская, 2007; Калинкина, 2008а), однако анализ адаптационных особенностей в ходе онтогенеза в литературе отсутствует. Цель настоящей работы – охарактеризовать поливариантность развития видов секции *Lupinaster*, выявить основные морфологические и онтогенетические адаптации в пределах секции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили живые и гербарные образцы растений, собранные автором на территории Приморского края (2007–2014 гг.). Семенной и живой материал также был предоставлен Т.М. Покровской и М.Н. Колдаевой, за что мы им благодарны. Кроме этого использовался материал, хранящийся в гербариях Ботанического института РАН им. В.Л. Комарова (LE) и Ботанического сада-института ДВО РАН г. Владивостока (VBGI).

Материал для анализа онтогенеза *T. lupinaster* был собран в Приморском крае, Лазовском районе, в окрестностях пос. Лазо, в разных высотных уровнях горных склонов восточной и западной экспозиции. Участки расположены на склоне, рельеф которого характеризуется плавными повышениями. Почвы – бурые горно-лесные, хорошо гумусированные (Хохряков, 1990). Мощность отдельных почвенных горизонтов и лесной подстилки зависит от локализации участка на горном склоне. В верхней части склона мощность лесной подстилки минимальна, почвы – бурые лесные маломощные. Влажность невысокая. Почвы средней части склона бурые лесные средней мощности, влажность почвы и мощность подстилки повышается. В нижней части склона, мощность и влажность лесной подстилки в 2–3 раза больше, чем в верхней его части.

В растительном покрове доминирует *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., ему содоминирует *Betula mandshurica* Maxim. Редко встречаются *Tilia amurensis* Rupr., *Fraxinus mandshurica* Rupr. Подлесок высотой 0.8–1.5 м, рассеянный, мозаичный, сомкнутость полога не образует. В верхней части склона он представлен *Lespedeza bicolor* Turcz., *Corylus mandshurica* Maxim. и др. В средней части склона встречается *Rhododendron mucronulatum* Turcz., а в подросте единично отмечены *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim., *Juglans mandshurica* Maxim. В нижней части склона состав древостоя и кустарникового яруса более разнообразен (встречается *Acer mono* Maxim, леспедеца, лещина, орех и др.), сомкнутость крон может достигать 0.7. Травяной покров на всем протяжении склона разреженный и неоднородный. Проективное покрытие на платообразных вершинах 70–80%, в верхней и средней части – 40–50%, в нижней части склонов – около 60%. Чаще всего встречаются осоки (*Carex siderosticta* Hance, *C. nanella* Ohwi, *C. ussuriensis* Kom.), полевицы (*Festuca ovina* L., *F. rubra* L.), полыни (*Artemisia keiskeana* Miq., *A. mandshurica* (Kom.) Kom.). В нижней части склона произрастают *Vicia unijuga* A. Br., *Convallaria keiskei* Miq., *Thalictrum filamentosum* Maxim. и др.

Особенности развития *T. pacificum* изучали в Приморском крае, Лазовском районе на нескольких открытых прибрежно-морских участках с

разреженными (проективное покрытие менее 30%) галофитными травянистыми сообществами из *Carex macrocephala* Willd. ex Spreng, *Festuca ovina* L., *Orostachys malacophylla* (Pall.) Fisch., *Dianthus amurensis* Jacq., *Senecio viscosus* L., *Viola mandshurica* W. Beck. и др.: 1) бухта “Поющие пеки” – крупногалечниковый песчаный пляж; 2) бухта Проселочная – мелкогалечниковый песчаный субстрат; 3) бухта Киевка – песчаные дюны, расположенные в 1–2 км от уреза воды.

Онтогенез особей *T. gordejewii* исследовали на юге Приморского края в двух местообитаниях существенно различающихся по степени освещенности и увлажнения: 1) в Надеждинском районе, в окр. с. Тереховка – на скалистых и крутых сухих освещенных склонах, с разреженным (проективное покрытие 20–25%) и не однородным травяным покровом, состоящим из *Potentilla fragarioides* L., *Poa nemoralis* L., *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br. и др. Особенность данных местообитаний – высокая степень дренированности субстрата, дефицит влаги и ограниченное корнеобитаемое пространство; 2) в Хасанском районе, в бассейне р. Нежинка – на окраинах старых песчано-галечных наносов, заросших ольхово-ивовыми зарослями. Древесный ярус в данном растительном сообществе представлен *Salix gracilistyla* Miq., *S. schwerinii* E.L. Wolf, *Alnus hirsute* (Spach) Turcz. ex Rupr., *Padus avium* Mill. Травяной покров разреженный (проективное покрытие 30–40%), и состоит из *Carex augustiniowiczii* Meinsh. ex Korsh., *C. dispalata* Boott. и *Ranunculus grandis* Honda. Местообитанию свойственны недостаток света (от слабого до, обычно, сильного затенения), олиготрофность и периодически контрастный сезонный режим увлажнения с высокого до дефицитного в сухие сезоны (Колдаева, Калинин, 2015).

Онтогенез *T. eximium* был изучен по гербарным образцам, собранным Т.М. Покровской (август 1976 г.) в естественных местах произрастания: на песчаном участке с галькой в пойме р. Зеи и на надпойменной террасе на западном склоне бассейна р. Зеи (Амурская обл.).

Биоморфологическое описание видов проводили по методике И.Г. Серебрякова (1962), с учетом материалов других исследователей (Жмылев и др., 2002). Описание побега проводили по методике W. Troll (1964). В работе использована периодизация онтогенеза травянистых растений, предложенная Т.А. Работновым (1950), А.А. Урановым (1975) и дополненная более поздними исследованиями (Жукова, 1979; Жукова, Заугольнова, 1985).

Латинские названия видов указаны по много-томному изданию “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” (1985–1996).

Для выделения вариантов онтогенеза проведен анализ морфологических особенностей на каждом

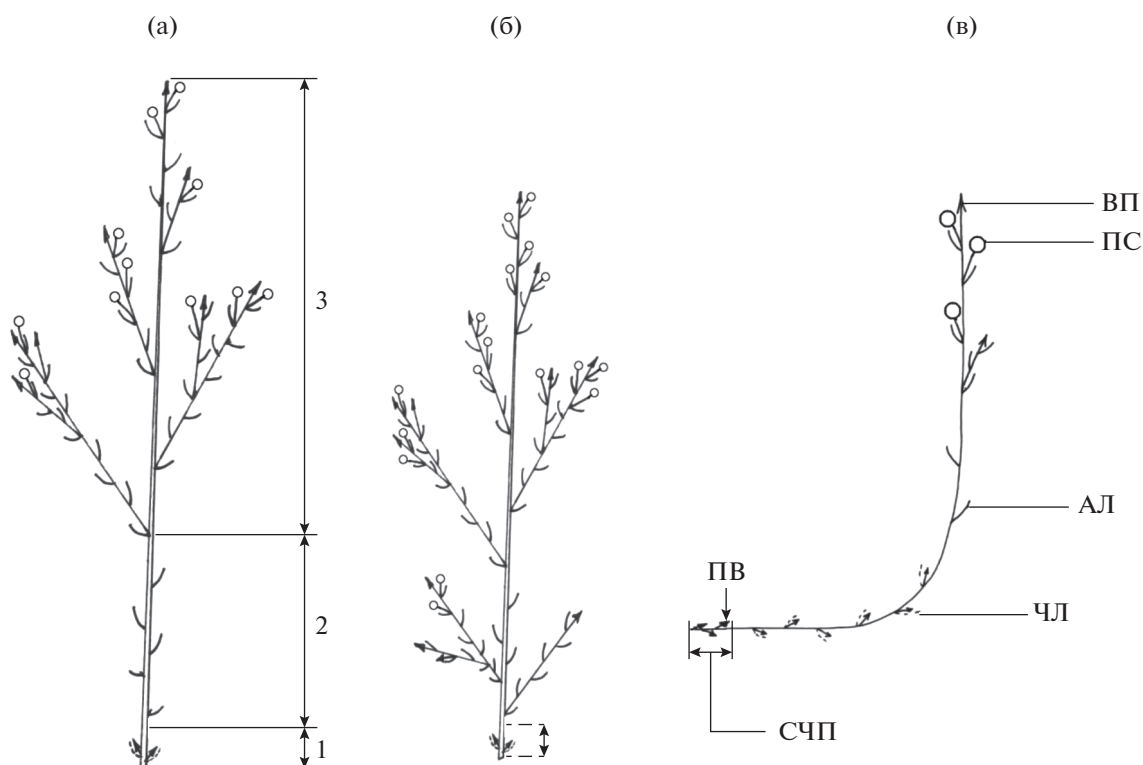


Рис. 1. Структура моноциклического монокарпического побега представителей секции *Lupinaster*. (а) *T. lupinaster*, *T. pacificum*, (б) *T. gordejvii*, (в) *T. eximium*. ПВ – почки возобновления; СЧП – сохраняющаяся часть побега; ЧЛ – chessboard-листья; АЛ – ассимилирующие листья; ПС – пазушное соцветие; ВП – верхушечная почка; 1 – зона возобновления, 2 – зона торможения, 3 – зона обогащения.

из его этапов. Учитывали структуру и положение главного побега; характер и время появления замещающих побегов и парциальных кустов; наличие или отсутствие придаточных корней, корневищ, их топографию; длительность существования главного корня и другие структурно-морфологические признаки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Побегообразование. Все представители секции – многолетние травянистые поликарпические растения, побеговая система которых представлена удлиненным моноциклическим монокарпическим побегом. Побег развивается из почек возобновления, заложенных на многолетних побеговых частях растения (главах каудекса или корневище), и состоит из 2–3 укороченных и серии удлиненных междоузлий с листьями разной степени развития.

В соответствии с подходами W. Toll (1964), и зональным делением монокарпических побегов многолетних трав сезонного климата (Борисова, Попова, 1990; Тетерюк и др., 2013) в строении побега исследованных видов нами выделены структурно-функциональные зоны (рис. 1). Установлено, что за редким исключением (Колдаева, Калинкина, 2015; Калинкина, 2016) последовательность

зон на побеге строго фиксирована (рис. 1а). Однако в зависимости от экологических условий, места заложения почек возобновления и длительности их развития в субстрате возможно отсутствие нижней зоны торможения (рис. 1б), а также увеличение (рис. 1в) или, напротив, сокращение числа метамеров каждой зоны.

В результате побегообразования у видов секции *Lupinaster* формируется 4 типа побега (таблица). Тип побега (ТП) *T. pacificum* и *T. gordejvii* зависит от экологических условий (Калинкина, 2008б, 2015).

Онтогенез. В онтогенезе изучаемых видов можно выделить 4 периода и 9 возрастных состояний. Ход латентного и части виргинильного периода сходен. Основные отличия начинаются с иматурного и вегетативного возрастных состояний.

Латентный период. Плод видов секции *Lupinaster* 3–5 (6) семянный боб. Семя округло-яйцевидное, гладкое, зеленое или коричнево-зеленое, с зародышевым корешком, равным 1/2–3/4 длины семядолей (Дудик, 1979). Прорастание семян надземное, гипокотиларное. Эксперименты показали, что в связи с твердосемянностью, прорастание происходит только после нарушения целостности твердых оболочек семени. Скарификация в природе осуществляется за счет движения

Тип побега видов секции *Lupinaster*

Вид	Экотоп	Тип побега				
		прямостоячий	стелющийся	ампельный	ползучий	приподнимающийся
<i>T. lupinaster</i>	Лесные, луговые сообщества	+				
<i>T. eximium</i>	Песчаные и песчано-галечниковые участки					+
<i>T. pacificum</i>	Скалистые откосы			+		
	Зона супралиторали		+			
	Песчаные дюны (1–2 км от уреза воды)	+				
<i>T. gordejevii</i>	Сухие скалистые склоны			+		
	Песчано-галечниковые наносы с переменным увлажнением				+	

твердых частиц субстрата (песка или мелких камней), возникающего при воздействии природных факторов (ветра, селевых потоков и т.д.).

Виргинильный период. У проростков при прорастании первым из микропиле появляется корешок, затем – гипокотиль, который выпрямляясь, выносит на поверхность 2 зеленые мясистые семядоли. У *T. pacificum* в ряде случаев наблюдается поликотилия (наличие 3 семядольных листьев). Первые настоящие листья сложные однолисточковые (Росков, 1990). Число их варьирует: у *T. eximium* – 1, *T. lupinaster* и *T. gordejevii* – 1–3, у *T. pacificum* до 6. Следующие листья – тройчатосложные, их число также зависит от вида: у *T. eximium* их 2–3, *T. lupinaster* и *T. gordejevii* – 1–2, у *T. pacificum* до 10. Заканчивается побег вегетативной верхушечной почкой. Побеги проростков в природных популяциях прямостоячие. Побег *T. pacificum* на рыхлой, хорошо аэрируемой почве может полегать и укореняться за счет формирования подузловых придаточных корней. Дальнейшее заглубление побега приводит к формированию эпигеогенного корневища, что способствует дополнительному закреплению особи в рыхлом песчаном субстрате.

Осенью в пазухах семядольных и первых настоящих листьев у всех видов секции закладываются одиночные почки возобновления. Наблюдается геофилия – втягивание семядольного узла с почками возобновления в субстрат. Длительность возрастного состояния 1–2 месяца.

После отмирания семядольных листьев особи переходят в ювенильное возрастное состояние, длительность которого 4–5 месяцев. В это время происходит увеличение вегетативной массы и интенсивное развитие корневой системы. На второй

год особи переходят в иматурное возрастное состояние, которое длится 1–2 года. Формируется каудекс. Моноподиальное нарастание побеговой системы, характерное для особей первого года жизни, сменяется на симподиальное. Для всех видов характерен тройчатосложный лист. В вегетативном возрастном состоянии у *T. lupinaster* и *T. pacificum* он сменяется на пальчатосложный. У остальных видов тройчатосложный лист сохраняется в течение всего последующего онтогенеза.

Дальнейший ход развития представителей изучаемой секции зависит от условий произрастания. Все виды, за исключением *T. eximium* характеризуются поливариантностью онтогенеза. Анализ индивидуального развития особей позволил нам выделить и описать для *T. lupinaster* 4 ВО, для *T. pacificum* – 3, для *T. gordejevii* – 2.

Варианты онтогенеза представителей секции *Lupinaster*:

I ВО – главный корень сохраняется на протяжении большей части жизни особи. Жизненная форма особей (ЖФ) – стержнекорневая. По расположению побега выделено два подварианта. Подвариант 1 (с прямостоячим ТП) характерен для особей *T. lupinaster*, произрастающих в верхней части горных склонов. Подвариант 2 (с ампельным ТП) описан для особей *T. gordejevii* и *T. pacificum*, развивающихся на скалистых крутых склонах (рис. 2).

II ВО – главный корень сохраняется, в вегетативном возрастном состоянии формируются крупные многочисленные придаточные корни. ЖФ – стержнекистекорневая. ТП – прямостоячий. II-ой ВО (рис. 2) реализуется у особей *T. lupinaster*, произрастающих в средней части горных склонов (Калинкина, 2009). Для особей *T. pacificum*,

Возрастные состояния

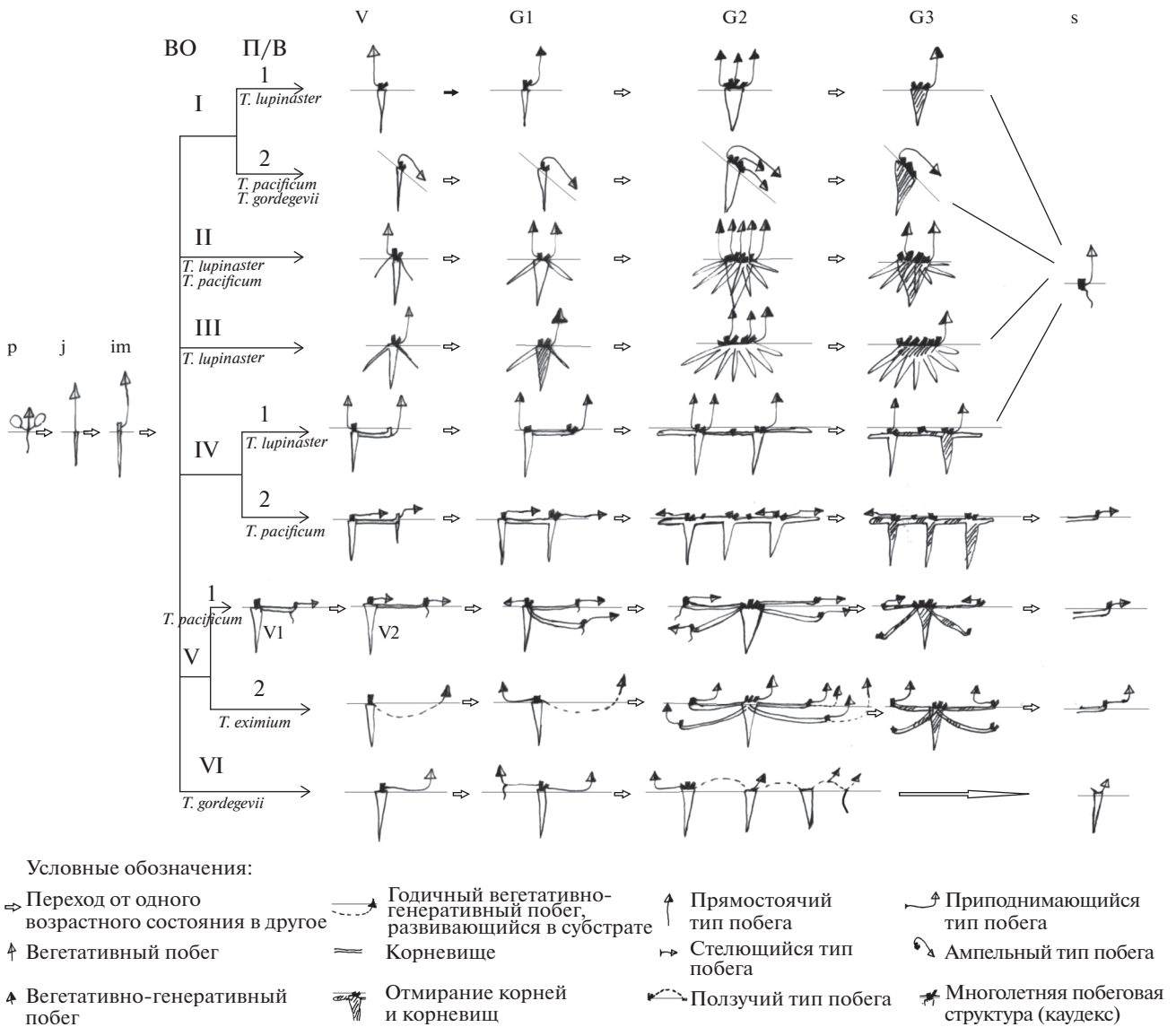


Рис. 2. Поливариантность онтогенеза видов секции *Lupinaster*. VO (I–VI) – вариант онтогенеза; П/В (1–2) – подвариант онтогенеза. Возрастные состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, V (V1, V2) – вегетативное, G1 – молодое генеративное, G2 – средневозрастное генеративное, G3 – старое генеративное, s – сенильное.

собранных, нами на песчаных дюнах бухты Киевка, этот ВО имеет небольшие отклонения. В ходе развития особей отмечены выпадение имматурного и вегетативного возрастных состояний и переход их, уже на второй год, в молодое генеративное возрастное состояние.

III ВО – главный корень отмирает в вегетативном возрастном состоянии, мощность подземной сферы особей увеличивается за счет интенсивного формирования многочисленных придаточных корней. ЖФ – кистекорневая. ТП – прямостоячий. III-й ВО (рис. 2) описан для особей *T. lupinaster*, встречающихся в условиях более высокой

влажности и тропности почвы (в нижней части склона). Для этого ВО характерно формирование коротких гипогеегенных корневищ в старом генеративном возрастном состоянии и незначительное удаление дочерних особей от материнской. Однако настоящее вегетативное размножение нами не отмечено.

IV ВО – главный корень сохраняется, в вегетативном возрастном состоянии формируются гипогеегенные корневища и придаточные корни, которые с возрастом достигают размеров главного. ЖФ – стержнекорневая длиннокорневищная с веретеновидно-утолщенными придаточными

корнями. По расположению побега выделено два подварианта. По подварианту 1 развиваются особи *T. lupinaster*, произрастающие в долинах с максимальной влажностью и богатством почвы, а так же на каменисто-глинистых участках. Подвариант 2 реализуется у особей *T. pacificum*, произрастающих в зоне супралиторали, на побережье бухты Проселочная (рис. 2).

V ВО – главный корень сохраняется, в вегетивном возрастном состоянии формируются корневища. **ЖФ** – стержнекорневая-длиннокорневидная. По типу расположения побега и длительности прохождения этапов онтогенеза в **V ВО** выделено два подварианта (рис. 2). Подвариант 1 характеризуется растянутым вегетивным возрастным состоянием и формированием стелющегося ТП. Реализуется у особей *T. pacificum*, произрастающих на побережье бухты “Поющие пески”.

При развитии особей по 2 подварианту вегетивного возрастное состояние не растянуто, ТП – приподнимающийся. Данное направление развития описано нами для *T. eximium*. Для особей этого вида характерно формирование двух типов побегов (подземных многолетних и однолетних), в строении которых имеется подземная плагеотропная часть. Подземные многолетние побеги развиваются в субстрате несколько лет, формируя многочисленные тонкие корневища (Калинкина, 2016). Однолетние побеги более 1/2 от общей их длины развиваются в субстрате, при выходе на поверхность дают ассимилирующий побег. В конце вегетационного сезона побег отмирает. Отмирание распространяется на всю область удлиненных междоузлий монокарпического побега, сохраняется лишь зона укороченных междоузлий с почками возобновления (рис. 1в). Для этого ВО характерно частичное омоложение образовавшихся в ходе разрушения главного корня “клонов”. Однако, в связи со слабой окорененностью подземной сферы, продолжительность их жизни, по нашим данным, небольшая, вегетивного размножения не происходит.

VI ВО – главный корень отмирает. Дочерние особи развиваются как вегетивные малолетники и представляют собой парциальные кусты, в подземной сфере которых сформирован крупный придаточный корень, внешне напоминающий главный. В литературе (Голубев, 1957, 1962; Михайловская 1981) такой тип корневой системы называется вторично-стержнекорневой. В связи с этим **ЖФ** таких особей мы характеризуем как вторично-стержнекорневую. ТП – ползучий. **VI-ой ВО** (рис. 2) описан для особей *T. gordejewii*, произрастающих в условиях недостатка освещения и значительного колебания увлажнения (Колдаева, Калинкина, 2015). В вегетивном возрастном состоянии особи начинают проявлять значительную вегетивную подвижность, взрослые особи

становятся почвопокровными с характерным ползучим типом побега. В результате укоренения надземных неспециализированных побегов за один вегетационный период развивается особь с большим числом точек укоренения. Побеги, соединяющие отдельные дочерние особи зимой отмирают, сохраняются лишь точки укоренения, в результате дальнейшего развития которых формируется клон. Ежегодное повторение этого процесса делает невозможным определение возраста особи. Отдельные дочерние особи (раметы) развиваются как вегетивные малолетники.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный нами анализ полученных данных и литературных материалов (Бобров, 1945; Zohary, Heller, 1984; Павлова, 1989; Покровская, 2007 и др.) показал, что по экологической приуроченности и географическому распространению изучаемые виды значительно различаются. *T. lupinaster* – мезофит, лесолуговой бореальный вид с широким дизъюнктивным ареалом. *T. pacificum* – ксеромезофит с дальневосточным типом ареала, основная область распространения – прибрежные районы российского Дальнего Востока. *T. eximium* – мезо-психрофит, основная часть его ареала охватывает Западную и Восточную Сибирь, Среднюю Азию, российский Дальний Восток (высокогорные субальпийские пояса в пределах Амурской области). *T. gordejewii* – петрофит, субэндемик (Красная книга Приморского края, 2008), распространен на ограниченной территории Хасанского и Надежденского районов Приморского края и сопредельной территории Китая (Павлова, 1989; Wei, Vincent, 2010).

Анализ хода онтогенеза показал, что все изучаемые виды (за исключением *T. eximium*), характеризуются высоким уровнем морфологической изменчивости. Для секции в целом описано 6 ВО, при этом, по типу побегов, в I-ом, IV-ом, V-ом ВО выделено по два подварианта. За исключением III-его и VI-го ВО у особей наблюдается сохранение системы главного корня в течение большей части жизни растения.

По мнению монографов рода *Trifolium* (Бобров, 1945; Zohary, Heller, 1984), секция *Lupinaster* включает наиболее древних представителей рода. На основании систематического, филогенетического, географического анализов наиболее примитивным видом считается *T. lupinaster*. Прямостоячий моноциклический монокарпический побег, стержнекорневую жизненную форму и I ВО (подвариант 1) вида можно считать исходными. По данным К.А. Соболевской (1958), во время, предшествующее ксеротермическому периоду, территории юга Сибири были заняты степями, а *T. lupinaster*, вероятнее всего произрастал на галечниках в поймах рек Сибири. В данных эколо-

гических условиях, по данным Т.М. Покровской (2007) клевер люпиновидный формировал стержнекорневую жизненную форму. Заселение вида в листовничные формации и лесная экспансия, осуществляющаяся во влажную эпоху постексертотермического времени, способствовала увеличению лесных массивов на территории Сибири (Соболевская, 1958). Необходимость адаптироваться к изменению экологических условий, по нашему мнению, привела к возрастанию активности спящих почек, закладывающихся у особей в большом количестве на каудексе, а так же трансформации стержнекорневой жизненной формы в стержнекорневую длиннокорневищную (Покровская, 2007). Произошло изменение варианта онтогенеза. Выход *T. lupinaster* на морские побережья, резкая смена экологических условий привели к трансформации морфологических структур, в результате процесса видообразования возник новый вид — *T. pacificum*, который характеризуется узким ареалом и проявляет исходную жизненную форму только на достаточном удалении от берега моря. Заселение скалистых обрывов, с минимальным плодородием, позволило виду сохранить стержнекорневую форму, но произошло изменение типа побега. В зоне супралиторали ход онтогенеза и жизненная форма этого вида резко отличаются от таковых у *T. lupinaster*. В данных экотопах для *T. pacificum* характерно раннее и интенсивное развитие корневищ (IV-й ВО, подвариант 2, и V-ый ВО).

Все виды секции — многолетние растения, сокращение виргинильного периода — явление вторичное, приводящее у части видов к уменьшению общей длительности жизни особей. Наблюдения показали, что при интродукции, в благоприятных условиях и отсутствии конкуренции со стороны других видов, у *T. lupinaster* и *T. pacificum* отмечается сокращение жизненного цикла и выпадение виргинильного периода (Калинкина, 2011а). Разрушение особей происходит вследствие партикуляции главного корня и (или) корневища (Калинкина, 2009). В подземной сфере сохраняются 2–3 главы каудекса и (или) короткое корневище. Сенильные особи всех видов представляют собой парциальный куст (партикулу) с вегетативными побегами и листьями ювенильного типа. Среднюю продолжительность жизни представителей секции можно рассчитать у стержнекорневых растений (например, у *T. lupinaster* 40–45 лет). Формирование в ходе онтогенеза корневищных ЖФ затрудняет определение возраста особей (Калинкина, 2009, 2010, 2011б).

Глубокий биологический и адаптационный смысл имеет способность *T. eximium* сохранять главный корень и формировать одновременно многочисленные корневища, заканчивающиеся парциальными кустами из коротких (3–5 междоузлий) вегетативно-генеративных побегов (V ВО,

2 подвариант). Особь не только увеличивает свою площадь питания, более оптимально использует ресурсы среды, накапливает резерв почек возобновления, но и достигает плодоношения в более короткие сроки, что особенно значимо в условиях высокогорий.

Эволюционно продвинутым видом этой секции по биоморфологическим признакам является *T. gordejewii*. Его жизненная форма — вегетативный малолетник, является переходной от многолетних растений к однолетним. Способность к интенсивному вегетативному размножению при слабом семенном — важнейшее адаптационное приспособление, обеспечивающее выживание вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ хода онтогенеза четырех представителей секции *Lupinaster* позволил выявить высокий уровень морфологической изменчивости видов. Морфологическая поливариантность проявляется в разнообразии подземной сферы, в смене типов побегов по направлению роста и отношению к поверхности субстрата. Поливариантность онтогенеза является адаптационной реакцией организма на изменение среды обитания и обеспечивает множественность путей развития особей в различных экологических условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров Е.Г. О люпиновидном клевере *Trifolium lupinaster* L. // Президенту АН СССР академику В.Л. Комарову. Л.: АН СССР, 1939. С. 130–142.
- Бобров Е.Г. Род *Trifolium* // Флора СССР. М.; Л.: АН СССР, 1945. Т. 11. С. 189–261.
- Бобров Е.Г. Виды клеверов СССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1947. Вып. 6. С. 165–331.
- Борисова И.В., Попова Г.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420–1426.
- Воскресенская О.Л. Экологические аспекты функциональной поливариантности онтогенеза растений: Автореф. ... докт. биол. наук. Йошкар-Ола, 2009. 49 с.
- Голубев В.Н. Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений // Ботан. журн. 1957. Т. 42. № 7. С. 1055–1072.
- Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи // Труды Центрально-Чернозем. гос. зап. им. В.В. Алехина, 1962. Вып. 7. 510 с.
- Дудик Н.М. Морфология плодов бобоцветных в связи с эволюцией. Киев: Наукова думка, 1979. 212 с.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. М., 2002. 240 с.
- Жукова Л.А. Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляций // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 4. С. 525–540.

- Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематики растений. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. 1986. С. 105–114.
- Жукова Л.А., Зауольнова Л.Б. Введение // Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. С. 3–9.
- Калинкина В.А. Поливариантность онтогенеза клевера люпиновидного (*Trifolium lupinaster*) // Ломоносов – 2008: Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых; секция “Биология”; 8–11 апреля 2008 г.; Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет. М.: МАКС Пресс. 2008а. С. 54–55.
- Калинкина В.А. Структура побегов двух видов рода *Trifolium* (*T. lupinaster* и *T. pacificum*) // Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. 2008б. Вып. 9. 25(85). С. 302–303.
- Калинкина В.А. Онтоморфогенез *Trifolium lupinaster* L. в восточной части ареала // Вестник ОГУ. 2009. № 10(104)/октябрь. С. 77–84.
- Калинкина В.А. Онтоморфогенез клевера тихоокеанского на территории Лазовского государственного заповедника им. Л.Г. Капранова // Известия Самарского научного центра Российской Академии Наук. Самара. 2010. Т. 12 (33). № 1(3). С. 699–702.
- Калинкина В.А. Особенности биоморфологической структуры некоторых представителей рода *Trifolium* L. в условиях интродукции // Вестник ВГУ, серия: география. Геоэкология. 2011а. № 1. С. 171–172.
- Калинкина В.А. Становление жизненной формы *Trifolium lupinaster* L. в онтоморфогенезе // Вестник КрасГАУ. 2011б. № 1(52). С. 49–53.
- Колдаева М.Н., Калинкина В.А. Пластичность жизненных форм растений скально-каменистых местообитаний (на примере *Trifolium gordejewii*) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120. Вып. 3. С. 40–46.
- Калинкина В.А. Становление жизненной формы клевера отменного (*Trifolium eximium* Steph. ex DC.) в онтогенезе // Бюллетень МОИП. Отдел биол. 2016. Т. 121. Вып. 2. С. 66–72.
- Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / Под ред. Кожевникова А.Е. Владивосток: АВК “Апельсин”, 2008. 688 с.
- Михайловская И.С. Корни и корневые системы растений. М.: МПГИ им. В.И. Ленина, 1981. 136 с.
- Нухимовский Е.Л. Основы биологии семенных растений: Габитус и формы роста организации биоморф. М.: Оверлей, 2002. Т. 2. 855 с.
- Павлова Н.С. Сем. Бобовые – *Fabaceae* Lindl s. l. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1989. Т. 4. С. 191–339.
- Покровская Т.М. Жизненная форма люпиновидного клевера – *Trifolium lupinaster* L. s. l. по ареалу и ее внутривидовые варианты // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Материалы международной конференции “Биоморфологические исследования в современной ботанике” (Владивосток, 18–21 сентября 2007 г.). Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. С. 362–363.
- Тетерюк Л.В., Валуйских О.Е., Савиных Н.П. Биоморфология и онтогенез *Gymnadenia conopsea* (L.) R. BR. (Orchidaceae) в краевых популяциях на известняках европейского северо-востока России // Экология. 2013. № 4. С. 254–262.
- 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.
- Росков Ю.П. О направлениях эволюции и основных таксономических подразделениях в группах *Trifolium* s. l. (Fabaceae) // Ботан. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 36–43.
- Росков Ю.П. Ревизия рода *Trifolium* L. s. l. во флоре СССР: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 261 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // Ботан. журн. 1972. Т. 57. № 5. С. 417–433.
- Соболевская К.А. Основные моменты формирования флоры и растительности Тувы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.-Л., 1958. В. III. С. С. 297.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–5. Л., С-Пб.: Наука, 1985–1996.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Хохряков С.А. Физико-географическое положение // Флора, мико- и лишениобиота Лазовского заповедника (Приморский край). Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 6–10.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. С. 476.
- 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. 39. P. 688–705.
- Fenster G.B., Galloway L.E. Population differentiation in annual legume: genetic architecture // J. Org. Evolution. 2000. V. 54. № 4. P. 1172–1181.
- Gillet J.M. Taxonomy of *Trifolium*: five American species of section *Lupinaster* (Leguminosae) // Brittonia. 1965. № 17. P. 121–136.
- Gillet J.M. Taxonomy of *Trifolium* (Leguminosae). IV. The American species of section *Lupinaster* (Adanson) Seringe // Canadian Journal of Botany. 1972. V. 50. № 10. P. 1976–2007.
- Hossain M. A revision of *Trifolium* of Near East // Notes. Bot. Gard. Edinb. 1961. № 23. P. 387–481.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena. 1964. Bd. I. 615 p.
- Wei Z., Vincent M.A. Tribe *Trifolieae* // Flora of China, 2010. V. 10. P. 547–559.
- Zohary M. Origins and evolution in the genus *Trifolium* // Botaniska notiser. 1972. V. 125 (4). P. 501–511.
- Zohary M., Heller D. The Genus *Trifolium*. Jerusalem, 1984. 606 p.

**Ontogenetic Polyvariety in the Representatives of *Trifolium* L.
Genus *Lupinaster* (Fabr.) Ser. Section**

V. A. Kalinkina

Botanical Garden-Institute, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690024 Russia
e-mail: conf-lf@yandex.ru

Received February 29, 2016; in final form, July 27, 2016

The progress of ontogenesis is analyzed in four members of the genus *Trifolium*, *Lupinaster* section and it is shown that the ecological conditions have a guiding influence on the course of individual development of the species. The most important among them are: soil mechanical composition, distance from the seashore, regime and intensity of moistening. Six variants of the ontogenesis, having two subvariants for three of them, were allocated for the members of the section. The initial stages of the ontogenesis are similar, but the main differences begin to manifest from the virginal age. Evolutionary transformation within the section are expressed in reduced leaflets of compound leaves, weakened functioning of the main root, rhizome development, and the transition of perennial forms to vegetative biennials.

Keywords: developmental polyvariety, ontogenesis, morphology, adaptation, the Far East, *Trifolium*, *Lupinaster*