

А.А. НОТОВ, Е.А. АНДРЕЕВА



**АНОМАЛИИ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР
У МОНОПОДИАЛЬНО-РОЗЕТОЧНЫХ
РОЗОЦВЕТНЫХ (ROSACEAE: ROSOIDEAE)**



ТВЕРЬ 2013

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Тверской государственный университет»

А.А. НОТОВ, Е.А. АНДРЕЕВА

**АНОМАЛИИ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР
У МОНОПОДИАЛЬНО-РОЗЕТОЧНЫХ
РОЗОЦВЕТНЫХ (ROSACEAE: ROSOIDEAE)**

Монография

ТВЕРЬ 2013

УДК 581.41:582.734.4
ББК 28.56я73
Н 85

Рецензенты:

Доктор биологических наук Ю.К. Виноградова
Доктор биологических наук М.В. Костина

Нотов А.А., Андреева Е.А.

Н 85 Аномалии генеративных структур у моноподиально-розеточных розоцветных (Rosaceae: Rosoideae): монография. – Тверь: Твер. гос. ун-т, 2013. – 198 с.

ISBN 978-5-7609-0889-6

Выявлены основные варианты строения генеративных структур в разных группах моноподиально-розеточных Rosaceae. Предложен подход, позволяющий классифицировать аномалии генеративной сферы с учетом специфики моноподиально-розеточной архитектурной модели и механизмов преобразования типичных вариантов морфогенеза. Детализация классификации предполагает анализ особенностей спектра структурных вариантов, встречающихся в конкретных систематических группах.

Предназначено для научных работников, морфологов, специалистов студентов биологических специальностей.

Notov A.A., Andreeva E.A.

Anomalies of generative structures of monopodial rosette-forming Rosaceae (Rosaceae: Rosoideae). – Tver: Tver State Univ. Press, 2013. – 198 p.

The main types of generative structure in different groups of monopodial rosette-forming *Rosaceae* are identified. The authors suggest an approach that allows classifying the anomalies specific to monopodial-rosette patterns and mechanisms of conversion of typical morphogenesis. It is possible to elaborate a classification based on the characteristics of the spectrum of options that occur in specific taxonomic groups.

The book is designed for scientists, morphologists, specialists in developmental biology and student of biological classes.

УДК 581.41:582.734.4
ББК 28.56я73

ISBN 978-5-7609-0889-6

© А.А. Нотов, 2013
© Е.А. Андреева, 2013
© Тверской государственный университет, 2013

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Глава 1. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗУЧЕНИЯ АНОМАЛИЙ.....	8
1.1. История изучения аномалий.....	8
1.2. Классификация аномальных структур	21
1.3. Анализ частотных спектров.....	27
1.4. Исследование закономерностей морфогенеза.....	30
1.5. Аномалии цветков при регулярном апомиксисе	35
Глава 2. АНОМАЛИИ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ РОЗОЦВЕТНЫХ	40
2.1. Древесные розоцветные.....	40
2.2. Травянистые розоцветные	46
Глава 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	52
3.1. <i>Geum rivale</i>	52
3.2. <i>Geum urbanum</i>	58
3.3. Комплекс <i>Alchemilla vulgaris</i>	64
3.4. <i>Alchemilla alpina</i>	71
3.5. <i>Potentilla erecta</i>	74
Глава 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	78
Глава 5. КЛАССИФИКАЦИЯ АНОМАЛИЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ МОДЕЛЬНЫХ ОБЪЕКТОВ	82
5.1. Варианты строения цветоносов	82
5.2. Варианты строения цветков представителей рода <i>Alchemilla</i>	97
5.3. Варианты строения цветков <i>Potentilla erecta</i>	102
Глава 6. ЧАСТОТА ВСТРЕЧАЕМОСТИ ЦВЕТКОВ НЕТИПИЧНОГО СТРОЕНИЯ	107
6.1. Виды комплекса <i>Alchemilla vulgaris</i>	107
6.1.1. <i>Alchemilla monticola</i>	107
6.1.2. <i>Alchemilla gracilis</i>	114
6.1.3. Сравнительная характеристика двух видов.....	119
6.2. <i>Potentilla erecta</i>	121
Глава 7. ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗНЫХ ЧАСТЕЙ ЦВЕТКА	127
7.1. Виды комплекса <i>Alchemilla vulgaris</i>	127
7.2. <i>Potentilla erecta</i>	132
Глава 8. ХАРАКТЕР РАСПОЛОЖЕНИЯ АНОМАЛЬНЫХ ЦВЕТКОВ В ПРЕДЕЛАХ ЦВЕТОНОСА.....	134
8.1. <i>Alchemilla monticola</i>	134
8.2. <i>Potentilla erecta</i>	139
ВЫВОДЫ.....	141
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	143
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	166
1. Схемы строения аномальных цветоносов <i>Geum rivale</i>	166
2. Схемы строения аномальных цветоносов <i>Alchemilla alpina</i>	173
3. Характер расположения основных вариантов аномальных цветков на цветоносах <i>Alchemilla monticola</i> и <i>A. gracilis</i>	176

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в связи с интенсификацией исследований в области биологии развития возрастает интерес к изучению морфогенеза (Гилберт и др., 1997; Корочкин, 1999, 2006; Лутова и др., 2000). Выяснение закономерностей морфогенеза в рамках исследований по генетике развития, как правило, сопряжено со сложными, крайне трудоемкими экспериментальными работами и проводится на ограниченном числе модельных объектов. Однако некоторые особенности формообразовательного процесса можно выявить путем изучения существующего в природе разнообразия структур и рядов их изменчивости (Meуen, 1978; Ситников, 1991, 1998, 2003). При этом возможна работа с широким спектром систематических групп, разный уровень морфогенетической пластичности которых определяется разными факторами. Такой анализ представляет значительный интерес для эволюционной морфологии растений и позволяет формулировать рабочие гипотезы о закономерностях преобразования морфогенеза цветка и цветоносов (Левина, 1974; Лодкина, 1977; Кузнецова, 1991).

Анализ частотных характеристик позволяет оценить степень стабильности и лабильности разных признаков, характер основных отклонений от типичного хода развития (Ситников, 1991, 1999а,б). При достаточно большом разнообразии аномальных вариантов возможно соотнесение этой информации с представлениями об особенностях закладки и дифференцировки зачатков и факторов, оказывающих влияние на эти процессы. К сожалению, работ, в которых приводится детальный анализ разнообразия аномалий немного. Актуально разработка подхода к классификации аномальных структур и способов оценки частотных спектров.

Удобной модельной группой являются розоцветные. Семейство Rosaceae Juss. характеризуется значительным биоморфологическим и структурным разнообразием (Focke, 1894; Weberling, 1981). Представители большинства подсемейств являются деревьями и кустарниками. Только в подсемействе Rosoideae широко распространены травянистые растения.

Как у древесных, так и у травянистых розоцветных встречается моноподиальный и симподиальный типы нарастания (Шафранова, 1970; Серебрякова, 1987; Кузнецова и др., 1992; Нотов, 1993б; Костина 1997, 2009). Широкое распространение апомиксиса и гибридизации, относительно невысокий уровень специализации цветка, наличие разных архитектурных моделей определили значительное разнообразие аномальных вариантов генеративных структур.

Разная частота встречаемости форм с моноподиальным нарастанием и разный уровень специализации цветоносов у древесных и травянистых розоцветных обусловили специфику спектров аномалий генеративной сферы этих групп жизненных форм (Андреева, Нотов, 2010а). В этой связи розоцветные являются удобным модельным объектом для выяснения закономерностей формирования аномальных генеративных структур у представителей разных биоморфологических групп и архитектурных моделей.

Широкое распространение моноподиально-розеточной модели у травянистых розоцветных обусловило появление различных гомеозисных вариантов аномальных структур (Андреева, Нотов, 2008, 2009а,б). В этой связи возникают проблемы с классификацией основных типов генеративных структур. На примере травянистых розоцветных возможна систематизация разнообразия вариантов гомеозисных структур.

Значительная частота встречаемости разных типов пролифераций цветков у видов рода *Geum* L. привела к необходимости специального изучения их разнообразия (Андреева, Нотов, 2008). На материале по розоцветным возможно уточнение подходов к классификации таких структур.

У розоцветных широкое распространение получил регулярный апомиксис, который обуславливает высокие частоты встречаемости и значительное разнообразие аномальных цветков (Хохлов и др., 1978; Куприянов, 1989). Проведены специальные исследования аномальных цветков некоторых апогамных видов комплекса *Alchemilla vulgaris* L. s. ampliss. (Нилова, 1994; Нотов, Глазунова, 1994). Значительная сложность этого апогамно – полового комплекса (Rothmaler, 1941,

1962; Fröhner, 1975, 1986; Глазунова, 1977, 1983, 1995; Plocek, 1982), большое разнообразие аномальных вариантов пока не позволяют получить полное представление о закономерностях изменчивости цветков видов рода *Alchemilla* L.

У видов комплекса *Alchemilla vulgaris* выявлены высокие частоты встречаемости аномальных цветков. К настоящему моменту предложена классификация аномалий цветков манжетки, показана высокая изменчивость цветка в местообитаниях, не испытывающих влияния химического и радиационного загрязнения, отсутствие существенных различий в частоте аномалий и составе спектра вариантов у разных апогамных видов манжеток (Нилова, 1994; Нотов, Глазунова, 1994). Пока недостаточно сведений об особенностях состава спектров аномальных цветков для больших выборок, о многолетней изменчивости растений из одного местообитания. Не изучен характер распределения типов аномалий в пределах соцветия.

В качестве основных объектов исследования нами выбраны виды рода *Geum*, представители комплекса *Alchemilla vulgaris* и другие виды рода *Alchemilla*, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. Все они широко распространены, имеют значительные по размеру ареалы и крайне широкие экологические амплитуды, что позволяет выяснять характер изменчивости в разных экотопах и частях ареала. Одинаковая модель побегообразования, пазушные монотелические цветоносы, некоторые общие признаки в строении цветка позволяют выявлять общие закономерности полиморфизма генеративной сферы моноподиально-розеточных растений. Однако модельные объекты имеют разный уровень специализации цветка, отличаются по структуре цветоносов, наличию или отсутствию регулярного апомиксиса, что дает возможность оценивать роль этих характеристик в формировании специфики спектра аномальных структур генеративной сферы.

Цель исследования. Изучить закономерности распространения аномальных генеративных структур в разных группах моноподиально-розеточных травянистых розоцветных. Для достижения поставленной цели нужно было решить следующие задачи:

1. Выявить и описать варианты строения аномальных цветоносов и цветков, разработать их классификацию.
2. Выяснить частоту встречаемости цветков нетипичного строения у модельных объектов.
3. Оценить уровень изменчивости разных частей цветка.
4. Изучить закономерности расположения аномальных цветков в пределах цветоносов.

Глава 1. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗУЧЕНИЯ АНОМАЛИЙ

1.1. История изучения аномалий

Первые сведения об аномальных структурах содержатся в работах Теофраста (Théophraste, 2002). Мысль о том, что изучение так называемых «уродств» у растений не должно считаться праздным делом, была высказана еще русским академиком П.С. Палласом (Pallas, 1772, цит. по: Федоров, 1958а). По мнению П.С. Палласа «уродства» у растений не «игра природы», а явление вполне закономерное. На этом этапе только обращали внимание на появление органов нетипичного строения.

Первую попытку классифицировать такие структуры предпринял К. Линней (Linnaeus, 1751, 1753). Среди множества изученных растений К. Линней выявил экземпляры необычного строения. Наряду с цветками, имеющими типичную структуру, он увидел цветки с «нарушением» существенных частей. Первые он считал пригодными для классификации родов, а вторые – непригодными, так как в них «разрушены число, форма, соразмерность и положение частей цветков родов и видов». Необычные цветки могут иметь разное строение. В группе *luxurians flos* (пышный цветок) К. Линней приводит варианты: *multiplicatus flos* (приумноженный цветок) – умножены лепестки, есть тычинки и пестик; *mutilus flos* (увечный цветок) – нет венчика, который должен быть; *plenus flos* (махровый цветок) – умножены лепестки, нет тычинок и пестика; *prolifer flos* (израстающий цветок) – случай возникновения второго цветка или побега внутри исходного цветка. К. Линней отмечает, что пышные цветки нельзя считать нормальными, все они – уроды и не образуют семян. Махровые, приумноженные и израстающие цветки происходят из простых, «естественных».

К. Линней среди таксонов растительного царства (класс, порядок, род, вид и разновидность) трактует разновидности как растения, измененные случайной причиной. Они отличаются

махровостью, курчавостью листьев, необычной окраской и запахом и др. Листья тоже могут быть необычными – складчатыми, курчавыми, пузырчатыми. Упомянуты и фасциированные растения с многочисленными стеблями, как бы сросшимися, как вязанка, вместе. К. Линней отмечает: «Редко наблюдается род, в котором какая-нибудь часть не отклонялась от нормы», а также «Природа многообразна и никогда не прекращает своей деятельности». По мнению К. Линнея, ботаника не должна заниматься уродцами, а оставить их на радость садоводам.

В XIX–XX вв. идет накопление эмпирического материала и описание тератов у представителей разных групп растений. Классификация типов аномалий была осложнена отсутствием специальных исследований и неполнотой данных. Аномалии привлекали к себе внимание морфологов и систематиков. В первом случае возникали вопросы о морфологической природе нетипичных структур, во втором – о степени стабильности наблюдаемых форм. В связи с тем, что морфология соцветий на этом этапе не оформилась в качестве самостоятельного направления исследований, в работах только регистрировали случаи формирования нетипичных структур.

В России первые работы, посвященные аномалиям цветков, появились в конце XIX в. А.Н. Бекетов (1877) описал уродливые цветки цикория. В начале XX в Ю. Воронов исследуя флору Кавказа обнаружил у некоторых видов аномалии в строении цветка. Ценные мысли о важности изучения аномалий для систематики, филогении и других вопросов ботаники содержатся в труде Ч. Дарвина «Пангенезис», в котором великий естествоиспытатель уделил значительное внимание различным случаям «атавизмов» (Дарвин, 1954). Вопросами тератологии растений занимались Эмери (1902) и Плате (1910). Большое внимание описанию уродств уделили О. Декандоль (1841), Годрон (1871), Виганд (1887), Шильбурский (1893) (цит. по: Федоров, 1958а). Наиболее полным изданием по тератологии, до сих пор, считается работа О. Пенцига (1921). Он полагал, что «какими бы странными аномалии ни казались, они следуют тем же морфологическим правилам, которые обуславливают форму нормальных образований» (Penzig, 1921: 22).

В 1868 г. опубликована одна из первых сводок по тератологии растений М.Т. Мастерса (Masters, 1868). Он полагал, что «уродства» не представляют интереса в общебиологическом смысле и должны рассматриваться как вполне самостоятельные явления, не имеющие тесной связи с процессом преобразований растений.

С начала XX в. в работах, посвященных аномальным структурам, стали обсуждать проблему их генезиса, выяснять возможное значение получаемых данных для эволюционной морфологии и систематики. Своеобразную концепцию развивает М.А. Розанова (1930), которая считает, что «наблюдаемые отклонения имеют лишь значение для выяснения происхождения отдельных органов», но не представляют интереса, например, для филогении.

Отношение к тератологическим материалам было разным. В одних случаях их пытались активно использовать в ботанических работах, в других случаях не придавали существенной роли. Б.М. Козо-Полянский (1936) констатировал, что «отрицательное отношение многих ботаников к тератологии... общеизвестно».

Мысль о значении тератологических явлений для познания процессов морфогенеза растений (а следовательно, формо- и водообразования) хорошо сформулирована Н.П. Кренке (1933–1935). Он считал, что тераты возникают в результате отклонения от типичной схемы формообразовательного процесса, а не случайными изменениями структуры растений. Однако это справедливо (по Кренке) лишь в том случае, когда названные отклонения удовлетворяют следующим основным положениям: 1) эти отклонения, при работе с большими выборками, можно сгруппировать в непрерывные морфологические ряды; 2) формы, принимаемые в качестве нормальных, оказываются членами указанных рядов; 3) частота выявляемых отклонений различна в разных систематических группах. «Крайним положением это будет тогда, когда отклонения в одной естественной систематической единице являются характерными и систематическими признаками другой родственной единицы» (Кренке, 1933–1935).

Привлечение тератологических данных весьма важно, во-первых, для познания изменчивости видов растений как основы

формо- и видообразования и, во-вторых, анализ тератологического материала (в сравнительно-морфологическом аспекте) представляет интерес при решении вопросов о таксономической дифференциации в разных группах (Берг, 1957). При изучении тератов у культурных растений появляется возможность более точной документации процесса появления нетипичных структур и закрепления их у некоторых сортов и форм.

В случаях когда вопрос касается становления видов (или даже разновидностей) «дикой» флоры, то мы вынуждены в подавляющем большинстве случаев довольствоваться лишь более или менее удовлетворительными догадками. Основанием к таким догадкам служат сравнительная морфология и география растений, а также и другие способы исследования.

Любой метод исследования (в том числе и тератологический) оказывается вполне достоверным лишь при решении начальных моментов процесса становления видов, но по мере перехода к дальнейшим фазам этого процесса достоверность любого метода заметно и неизбежно уменьшается, ибо процесс видообразования (за редким исключением), а также и филогенеза протекает в геологическом масштабе, а не на глазах человека. Следовательно, тератология как область научного знания имеющая дело с крайними вариантами изменчивости организма, может быть использована на равных с прочими разделами биологии основаниях для решения вопросов формо- и видообразования.

В 1940-е гг. опубликована работа Д.Н. Бекетовского «О характере гетерогенной формы робинии ложноакации». В этот же период В.Л. Рыжков в статье, посвященной тератологическим изменениям семяпочки сложноцветных, высказал мысль о том, что всякое уродство представляет собой результат развития в атипичных условиях и с атипичными предпосылками. Оно является нарушением типичного хода развития (Рыжков, 1941).

В 1945 г. вышла работа Ал.А. Федорова, об аномалиях у *Plantago major* L. Летом 1943 г., знакомясь с составом сорных растений альпинариев парка Ботанического института, он обратил внимание на уродливые соцветия подорожника большого,

встречавшиеся в целом ряде случаев. Он описал три типа аномалий: 1) все растение подорожника имеет более крупные размеры, прицветники превращаются в сравнительно крупные листовидные органы; 2) растение сохраняет обычные размеры, ось соцветия сильно укорачивается, листовидно разросшиеся прицветники образуют в основании соцветий подобие розеток; 3) растение сильно уменьшается в размерах, цветоносы сильно укорачиваются, прицветники разрастаются, цветки не развиваются нормально и не плодоносят. Выявленные структуры Ал.А. Федоров рассматривал как результат рекапитуляции. С одной стороны появились атавистические признаки (появление вместо чешуевидных прицветников листьев; удлинение междоузлий розеточной части побега), с другой стороны – элементы с чертами некоторой «прогрессивности» (в смысле появления особенностей, характерных для более молодых видов рода *Plantago* L., например, укорочение оси соцветия) (Федоров, 1958а).

Постепенно мнения разных морфологов изменились в пользу рассмотрения тератологии в качестве перспективного для морфологии раздела ботаники. Об этом свидетельствуют работы, в которых анализируют данные экспериментальной тератологии и тератогении. Среди них работы статьи К. Богданского (1950), Шуара (1953), Шадефо (1953). Процесс возникновения ряда аномалий смоделирован экспериментальным путем. В ряде случаев двум последним авторам удалось получить у растений разные аномалии.

Сведения о разных тератологических структурах, а также попытки осмыслить эти факты содержатся не только в капитальных сводках по тератологии растений, но и в многочисленных сообщениях и работах по морфологии растений (Смиренская, 1959; Карташева, 1960; Бейкина, 1961; Бескаравайная, 1961; Шафеев, 1961; Первухина, Иоффе, 1962; Андрукович, 1963; Маценко, 1963; Башинова, 1964 и др.).

Широко распространенным вариантом аномалий являются фасциации (Витковский, 1958, 1959; Данилова, 1961; Кузьмин, 1964). Они представляют достаточно сложную структуру, образующуюся в результате резкого изменения нормального морфогенеза (Шавров, 1959). Само понятие «фасциация» определено нечетко и понимается

разными авторами по-разному. Некоторые исследователи считают фасциациями многие изменения типичной структуры органов. К этой группе аномалий относят, например, случаи появления уплощенных стеблей независимо от механизмов преобразований.

Часто фасциации отождествляют с различными срастаниями. С этой точки зрения фасциации образуются в результате срастания нескольких органов или частей растения (стеблей, соцветий, цветков и плодов), происходящего вследствие слитного развития нескольких близко расположенных меристематических зачатков, апексов, почек. По мнению других авторов фасциации формируются при расширении единственного зачатка, апекса. Некоторые исследователи предполагают комплексную природу фасциаций (срастание и расширение меристематических зачатков).

На примере венгерской сирени показано, что при некотором сочетании условий одновременно в почке начинается рост не только центрального, но и боковых апексов, что может привести при очень близком их расположении к срастанию и согласованному росту (Витковский, 1957).

Обзор истории появления термина фасциация сделан позднее (Данилова, 1961). Впервые это понятие использовал Боррич (Borrigh, 1671). В работах К. Линнея и О. Пенцига даны основные определения. По мнению К. Линнея «фасциированным называется такое растение, у которого многие стебли, срастаясь вместе, образуют один стебель – широкий и сплюснутый» (Linnaeus, 1751, цит. по: Данилова, 1961). По О. Пенцигу «фасциация – лентовидность, т.е. плоское лентовидное, часто очень пространное расширение нормального цилиндрического осевого органа, иногда связанного со значительными отклонениями от обычного листорасположения; вызывается, по-видимому, преобладающим в одном направлении делением клеток уже в конусе нарастания» (Penzig, 1921, цит. по: Данилова, 1961). Позднее понятие «фасциация» было расширено, выделено несколько типов фасциированных форм.

Фасциация обычно не ограничивается вегетативной сферой, а распространяется также и на репродуктивные органы. Возникающие при этом морфологические изменения описывались неоднократно и

подробно. В результате процесса фасциации могут образовываться две крайние формы соцветий: а) сильно разветвленное соцветие с увеличенным числом цветков и б) одиночные цветки неправильного строения с утолщенными желобчатыми цветоножками (White, 1948). Между этими крайними типами существуют промежуточные формы, сочетающие в разной степени признаки описанных вариантов. Если в норме растение имеет одиночные цветки, то у фасциированных растений они обычно сгущены на верхушке стебля. Как правило, у всех фасциированных соцветий нарушен порядок расположения цветоножек, осевые части желобчатые, иногда перекручены и обнаруживают различные другие неправильности строения. Цветки имеют измененную форму, увеличенное число членов в отдельных кругах, причем увеличение в числе членов возрастает от наружного круга к внутреннему; обнаруживаются неправильности в расположении частей цветка, встречаются переходные образования между членами цветка разных кругов и т.п. В гинецее наряду со многими другими неправильностями структуры наблюдается многочленность. Особенности завязей фасциированных цветков сохраняются затем и в плодах. При фасциации плодов увеличивается их объем и вес.

Ненормальное разрастание клеток и тканей может происходить без всяких фасциаций под влиянием вирусной, бактериальной или иной инфекции, что на самом деле имеет место, если инфекция поражает уже сформированные ткани, не затрагивая конуса нарастания. Различие между фасциацией и патологической опухолью заключается в том, что фасциация возникает в меристеме в ходе органогенеза и не препятствует его осуществлению, а только видоизменяет форму органа (Данилова, 1961).

Как правило, у всех фасциированных соцветий нарушен порядок расположения цветоножек, осевые части желобчатые, иногда перекручены и обнаруживают различные другие аномалии строения. Цветки, если их захватывает фасциация, имеют измененную форму, увеличенное число членов в отдельных кругах, причем увеличение в числе членов возрастает от наружного круга к внутреннему; обнаруживаются неправильности в расположении частей цветка,

встречаются переходные образования между членами цветка разных кругов и т.п. В гинецее наряду со многими другими аномалиями структуры наблюдается многочленность, причем в синкарпной завязи может быть увеличение числа членов при сохранении синкарпии или гинецей может быть апокарпным, многопестичым. Особенности завязи фасциированных цветков сохраняются затем в плодах. Важным результатом фасциации плодов является увеличение их объема и веса, например, у плодов томата и садовой земляники.

Наибольший интерес представляют кольцевые фасциации, неоднократно описанные в литературе. Например, при кольцевой фасциации соцветий у одуванчика лекарственного отмечены четырехгранные стебли с 4 соцветиями-корзинками. На продольных срезах выявлен внутренний стебель, который завершался несколько ниже области соцветия пучком волосков. На поперечных срезах обнаружен один периферический центральный цилиндр и два внутренних концентрически расположенных цилиндра. Подобная структура образовалась в результате срастания пяти стеблей, один из которых оказался в центре, а четыре остальных, окружая этот стебель, срослись с ним и между собой.

При изучении фасциаций в соцветиях томатов, было отмечено, что слияние (или нерасхождение) зачатков отдельных цветков происходит вследствие нарушения свойственной виду или сорту наследственно обусловленной последовательности в процессах деления клеток, ведущих к заложению цветковых примордиев и к дифференциации последних. Можно предположить, что подобное нарушение ритмичности клеточных делений и последующей дифференциации примордиев, нарушение наследственно обусловленной последовательности в дифференцировке зачатков отдельных органов в процессе органогенеза и представляет собой общий механизм формирования фасциированных органов. Это предположение подтверждается уже довольно многочисленными физиологическими опытами по выяснению факторов, способствующих образованию фасциированных органов. Основными среди них являются: 1) физические (нарушение баланса питания и водоснабжения, изменение температурного и светового режимов); 2)

химические (колхицин, ауксин и другие ростовые вещества); 3) действие γ -лучей. Все эти факторы в первую очередь воздействуют на процессы клеточных делений, изменяя их ритмику, замедляя или ускоряя их ход. При этом наблюдается определенная закономерность в изменении характера дифференциации конуса нарастания: деления клеток происходит не беспорядочно, а в соответствии с морфогенетически обусловленным, свойственным данному виду, направлением плоскостей клеточных делений, ведущих в конечном счете к образованию примордиев боковых ветвлений.

Резкое нарушение строгой последовательности в формировании зачатков, задержка дифференциации одних примордиев и ускоренный тип заложения других, служат причиной частичного или полного слияния нескольких зачатков в одно общее образование. Общая зона сохраняется иногда только у основания развивающихся органов, а апикальные их части остаются свободными, или же слившиеся воедино зачатки до конца развиваются как единый орган, измененный по форме и обладающий увеличенным числом членов. Нарушение ритмики клеточных делений происходит здесь на самых ранних этапах дифференциации конуса нарастания.

Фасциированные побеги у отдаленного гибрида вишни появляются в результате облучения рентгеновыми лучами (Жуков, 1968). Часто встречаются фасциации плодов у земляники и ряда других садовых культур. Плоды на фасциированных побегах, как правило, не завязываются. Фасциации возникают в результате срастания в начале развития зачатков центрального побега и боковых ответвлений, которые формируются ускоренными темпами (Жуков, 1968).

Широко распространены в разных группах растений пролиферации (пролификации). Пролификация означает осевое (аксиальное) израстание цветка или соцветия (Коновалов, 1948). При этом развитие побега не заканчивается формированием нормального цветка. Развитие цветка на той или иной стадии задерживается, образуется побег, завершающийся цветком или соцветием. Пролификация сопровождается морфологическими изменениями элементов цветка (Masters, 1868). Случаи пролификации в той или

иной форме отмечены у растений всех семейств или, по крайней мере, среди представителей большинства цветковых (Малютин, 1961; Тринклер, 1961; Калинин, 1962; Киршин, 1963; Федоров, Чельцова, 1963 и др.). Особенное распространено это явление у розоцветных, сложноцветных и зонтичных. Оно неоднократно отмечено у гравилата и цикория (Коновалов, 1948).

Нормальные плоды видов рода *Geum*, как и плоды некоторых других представителей семейства розоцветных (земляника и малина), расположены на выпуклом цветоложе. К моменту созревания плодов ось цветка, представленная в виде выпуклого цветоложа, разрастается и вытягивается, и ее верхушка, окруженная плодиками, выносится вверх, примерно, до уровня верхушек чашелистиков. Однако степень вытягивания цветочной оси часто продолжается еще дальше, и тогда плоды выносятся вверх из цветка полностью.

Пролиферации нередко сопровождаются преобразованием чашелистиков, а иногда и лепестков в листовидные структуры (Коновалов, 1948). Плодолистики и плоды при этом могут развиваться нормально. В некоторых случаях формируются двухъярусные цветки или структура цветка в целом сильно преобразуется. Ветвление и удлинение оси цветка свидетельствует по мнению некоторых авторов об аналогии цветочной оси и вегетативного побега. Ветвление цветочной оси, по-видимому, происходит в результате прекращения роста ее верхушки, что стимулирует боковое ветвление.

Чашелистики и лепестки цветков нижнего яруса могут приобретать довольно отчетливо выраженную зеленую окраску. Они отличаются от листьев вегетативного побега, отсутствием типичных черешков. Тычинки иногда преобразуются в лепестковидные структуры. Лепестки по мнению Б.М. Козо-Полянского (1936) и некоторых других исследователей, имеют разную морфологическую природу.

Причины возникновения пролифераций объясняют по-разному. Некоторые исследователи, преимущественно плодоводы, связывают их появление с обилием или недостатком питательных веществ, механическими воздействиями, внедрением фитопатогенных вирусов,

повреждениями некоторыми насекомыми и т.д. Образование пролифераций вызывается, по-видимому, разными причинами, в том числе и отмеченными выше (Коновалов, 1948). Иногда у растений с пролиферациями происходит уменьшение размеров листьев, развитие хлороза, что позволяет предполагать наличие фитопатогенного воздействия. Цветки верхнего яруса имеют, как правило, нормальное строение. Разнообразие вариантов пролифераций создает определенные трудности при разработке их классификации и описании отдельных структур.

Неоднократно привлекали внимание случаи массового появления аномалий. Такие наблюдения были сделаны на примере *Anemone sylvestris* L. (Макаров, 1959) и *Anemone nemorosa* L. Для первого вида они сделаны на Карельском перешейке и в Якутии. Иногда случаи массового образования аномалий отмечают в условиях культуры. Чаще описывают формирование разных вариантов махровых цветков: 1) листочки околоцветника по периферии цветка остаются нормальными, к центру постепенно сужаются, несут недоразвитые пыльники и смыкаются с настоящими тычинками; 2) околоцветник становится как бы двойным, за счет появления аномальной зеленой «чашечки», при этом махровый «венчик» образуется за счет тычинок; в результате полной утраты андроцея цветок становится однополым (пестичным); 3) цветок такой же махровый, но в отличие от предыдущего «венчик» чашечковидный, состоит из многих (до 156) зеленых зубчатых листочков; 4) под «обычным» махровым белым цветком, несколько выше покрывала, располагаются беловатые листочки; в результате этого цветок становится как бы двухъярусным, возникшим в результате центральной пролиферации оси. Описанные выше явления связывали с погодно-климатическими условиями (Макаров, 1959).

Во второй половине XX в. тератология стала оформляться в качестве самостоятельной области знаний (Биологический..., 1989). Более активно обсуждается проблема появления аномалий (Федоров, 1958а,б; Тутаюк, 1969 и др.). В этот период появилась возможность привлекать для выяснения закономерностей появления тератов данные генетики, теории эволюции, цитологии, физиологии растений.

Стало возможным выявлять природу разных нетипичных структур (мутации и аномалии развития). В совокупности нормальные и аномальные структуры раскрывают картину изменчивости вида. Обобщен ряд закономерностей (некоторые наблюдал и К. Линней) появления нетипичных структур: 1) нетипичные варианты строения могут встречаться у всех видов растений в пределах всех органов и структур; 2) в природе аномалии обычно единичны, появляются спорадически; 3) нетипичное строение сформированного органа (цветка) свидетельствует о нарушениях в апексе, поэтому следует учитывать разделенность во времени действующей причины и проявляющегося следствия; 4) наиболее пластичны в теле растения – образовательные ткани, меристематические участки закладывающихся органов; 5) в природе, как правило, появление нетипичных структур – это ответная реакция растений на многофакторное воздействие, поэтому часто не удается установить прямой зависимости причина – следствие; 6) изучение аномалий и мутаций следует начинать с анализа нормального морфогенеза и структуры.

Анализ тератологического материала должен осуществляться на основе представлений о типичной структуре цветка. Разнообразие структуры околоцветника, его функциональное значение и основные направления эволюции рассмотрены в монографии Н.В. Первухиной (1979). В ней обсуждаются проблемы терминологии и формулируются основные понятия. Обобщены данные о морфогенезе и нодальной анатомии. Околоцветник рассмотрен в качестве элемента физиологической системы цветка, раскрыта его функциональная роль.

В работах, посвященных разным группам цветковых растений, тератологический материал стали использовать при обсуждении вопросов филогении и структурной эволюции. Однако в обзорных работах по систематике и таксономии формируются представления о том, что использование тератологических данных для трактовки филогенеза требуют осторожности и анализа большого материала родственных групп растений (Тахтаджан, 1966; Лодкина, 1975; Положий, 1978).

Таким образом, тератология развивается как самостоятельная область морфологии. Однако до настоящего времени нет общей теории, описывающей механизмы и роль разных факторов, вызывающих появление новых нетипичных структур, и определяющих время, место и конкретную форму аномалий.

Основные концепции тератологии

В работах по теории эволюции рассмотрены вопросы механизмов возникновения аномальных структур. Они возникают в онтогенезе в результате смещения времени закладки органа или структуры (гетерохрония) или изменения места закладки (гетеротопия) (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

В результате гетеротопий образуются различные гомеозисные структуры (Sattler, 1988, 1994). Их изучение имеет особое значение для тератологии. Разнообразие вариантов гомеозиса приводит к необходимости разработки специальной классификации (Нотов, 1996). Гомеозисные структуры являются удобным модельным объектом для генетики развития (Sattler, 1994; Корочкин, 1999).

В основе эволюции органов лежит возможность их количественного и качественного изменения в результате приобретения новых функций (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Выделено 14 модусов органогенеза, предполагающих разные способы макроэволюционных преобразований. Некоторые из них получили широкое распространение: гетеробатмия (Тахтаджян, 1959) – возникновение структур разного уровня специализации в результате относительной независимости в развитии разных частей организма; полимеризация (Догель, 1954) – увеличение числа гомологичных органов; олигомеризация (Догель, 1954) – уменьшение числа гомологичных органов.

Появление аномалий является результатом нарушения корреляционных связей, характерных для нормального хода морфогенеза. Оно может произойти на любой стадии благодаря изменению типичных для данного вида временных и топографических дифференцировок в зоне роста (морфогенетической активности). При этом у взрослого организма возможно появление

более архаичных структур или формирование новой структуры на старой структурной основе. В случае, когда нарушение нормального развития приобретает значительные масштабы и затрагивает ранние стадии развития, возможна гибель организма.

Разнообразие аномалий велико. При его описании применимы представления Н.И. Вавилова о параллелизме морфологических особенностей.

Разработка понятия адаптивная норма (Грант, 1980; Шмальгаузен, 1946, 1982) позволяет обсуждать проблему разграничения аномалий и изменчивости в рамках нормального полиморфизма. Аномалии связаны с явлениями, сопутствующими нормальной изменчивости устойчивых вариантов адаптивной нормы. Нарушения, рассматриваемые в качестве аномалий, в адаптивную норму не включаются, а представляют мобилизационный резерв изменчивости (Шмальгаузен, 1982). При сильном давлении отбора адаптивная норма разрушается. Происходит дестабилизация признаков. Аномалии появляются чаще и включаются в адаптивную норму. Возможность их наследования дает дополнительный материал для отбора.

По мнению многих эволюционистов между признаками нормальной изменчивости и аномалиями нет резкой границы (Дарвин, 1951). Некоторые структуры, являющиеся аномалиями для одних видов, у других видов встречаются чаще или становятся нормой. Частота мутаций увеличивается по мере повышения уровня организации таксона (Айала, Кайгер, 1988).

1.2. Классификация аномальных структур

Разработка подходов к классификации разнообразия аномальных структур генеративной сферы должна базироваться на представлениях о специфике структурной организации и индивидуального развития модульных организмов (Нотов, Андреева, 2008).

Модульные организмы отличаются от унитарных рядом существенных особенностей затрагивающих морфогенез структурно-

функциональную организацию и онтогенез в целом (Benedix, 1967; Лодкина, 1983; Кузнецова, 1992; Марфенин и др., 1995; Нотов, Андреева, 2007). Открытый рост, блочный характер морфогенеза и относительно простой морфогенез структурных элементов обуславливают своеобразие спектров аномальных структур и, как правило, определяют относительно более высокие частоты встречаемости аномалий (Нотов, Андреева, 2008). Лучше в этом отношении изучены растения (Лодкина, 1977; Шевченко, Гриних, 1981; Sattler, 1994), меньше работ по аномалиям модульных животных, грибов и лишайников (Марфенин, 1972, 1975, 1988; Черепанова, 1981; Rutishauser, 1989; Нотов, 1996; Hammer, 1999, 2001; Иванова, Нотов, 2005). В некоторых группах для отдельных типов аномалий не всегда удается провести четкую границу между тератами и изменчивостью в рамках нормального полиморфизма (Красильникова, Нотов, 2003). Во многих группах растений частота аномалий существенно увеличивается в связи с распространением регулярного апомиксиса (Глазунова, Нилова, 1994; Тихомиров и др., 1995). Анализ спектров аномальных структур в разных таксонах модульных живых существ и выявление специфики спектров, обусловленной модульной организацией, представляет специальный интерес.

Концептуальной основой классификации аномальных структур могут стать представления Ю.А. Урманцева об общих закономерностях организации и преобразования разнообразия (Урманцев, 1968, 1974, 1980, 1983 и др.). В соответствии с ними можно выделить шесть основных типов аномалий: 1) аномалии, связанные с изменением числа элементов; 2) аномалии, связанные с изменением структуры элементов; 3) аномалии, связанные с изменением положения элементов; 4) срастания (изменение отношений между элементами); 5) появление нового элемента (структуры); 6) комбинации рассмотренных типов (Нотов, Глазунова, 1994; Андреева, 1995; Андреева, Нотов, 2006). Появление нового элемента происходит, как правило, в результате гомеозисных преобразований. При этом в пределах генеративной сферы могут появиться элементы, характерные для вегетативной сферы (Sattler,

1988, 1994; Нотов, 1996). Частота встречаемости этих групп аномалий различна (Нотов, Глазунова, 1994).

В связи с открытым ростом модульных организмов корректный анализ степени стабильности признаков, характеризующих число элементов, возможен только для структур, обладающих достаточно высокой степенью целостности. Как правило, это генеративные структуры – цветки высших растений, плодовые тела грибов. У колониальных животных более высокой степенью целостности обладают зооиды. Число элементов цветка может варьировать значительно в таксонах с распространением апомиксиса, в группах, где осуществлялся переход от одного типа околоцветника к другому и не произошла стабилизация морфогенетических процессов (Нотов, Глазунова, 1994; Красильникова, Нотов, 2003). У грибов сложнее обнаружить генеративные структуры с четкой дифференциацией элементов и их постоянным числом. Число щупалец колониальных гидроидов варьирует с разной частотой (Марфенин, 1972, 1975; Марфенин и др., 1995).

Широко распространенным типом аномалий у модульных и унитарных организмов являются тераты с измененной структурой элементов (Марфенин, 1975; Лодкина, 1977). Низкая целостность организма и его частей у модульных объектов способствует появлению разных элементов нетипичного строения.

Многие аномалии, связанные с изменением положения элементов, представляют гомеозисные структуры. При гомеозисе происходит частичная или полная замена одних структур другими структурами того же организма (Sattler, 1988, 1994; Rutishauser, 1993). Предложены разные классификации гомеозисных структур (см. Нотов, 1996). Особенно широкий спектр вариантов отмечен у растений. Можно найти многочисленные примеры вариантов гомеозиса, при котором замещающая и типичная структуры расположены в пределах разных структурно-функциональных подсистем (например, система побегов и корневая система), в функционально разных частях одной подсистемы (вегетативная и генеративная сферы) и в пределах одной функциональной части подсистемы (вегетативная или генеративная сферы). В связи со

сложной иерархией структурных единиц у высших растений (Гатцук, 2008; Савиных, 2008) можно найти аномалии, при которых в разной степени сочетаются признаки более крупных и мелких структурных единиц (например, пролиферации, при которых в цветке формируются разные элементы соцветий) (Андреева, Нотов, 2008).

Примерами гомеозиса могут служить некоторые описанные у гидроидных полипов типы аномалий. У *Dynamena pumila* L. известны случаи развития гидранта на верхушке побега и гидранта вместо побега (Марфенин, 1975; Марфенин и др., 1995; Нотов, Андреева, 2008). Отмечены случаи образования боковой ветви из верхушки побега, гидротеки на гидротеке, появление дополнительных гидротек в плоскости междоузлия, различные отклонения от нормального расположения боковых ветвей побега (боковой побег, растущий перпендикулярно фронтальной плоскости основного побега, боковой побег, растущий из стенки гидротеки, боковая ветвь из пазухи гидротеки, боковая ветвь вместо гидротеки, боковая ветвь из устья гидротеки и боковая ветвь из гонотеки) (Марфенин, 1972, 1975). Верхушка побега может становиться столоном, столон также может расти от ствола побега (Марфенин, 1975). Хотя каждая из описанных выше аномалий встречается редко, в целом эта группа аномалий отмечается достаточно регулярно.

У грибов отмечали пролиферации плодовых тел. При этом на поверхности сформировавшегося плодового тела развиваются дополнительные плодовые тела (Benedix, 1967). У лишайников описаны пролиферации апотециев (Schade, 1957; Малышева, 2003), случаи образования апотециев на филлокладиях (Иванова, Нотов, 2005). Процессы пролиферации подециев часто происходят у видов, имеющих сцифовидные и цилиндрические оси (Poelt, 1986; Hammer, 2001). У миксомицетов в результате «пролиферации» образуются кустистые плодовые тела (Биология..., 2008).

Широта распространения гомеозисных преобразований в разных таксономических группах модульных организмов обусловлена достаточно высоким уровнем тотипотентности структур и невысокой степенью их интегрированности. Благодаря этому разные варианты гомеозисных структур стали в некоторых таксонах нормой. Особенно

широкое распространений у цветковых растений получили корневые отпрыски, выводковые почки, различные варианты вивипарии, многие из которых также можно считать результатом закрепления в программах развития гомеозисных морфогенезов. Например, у цветковых растений разные варианты вивипарии характерны для 281 вида из 55 семейств и 42 порядков (Батыгина и др., 2006). Среди животных вивипария получила большее распространение у модульных беспозвоночных (Батыгина и др., 2006).

Аномалии, связанные с изменением отношений между элементами, чаще всего представлены у модульных организмов различными типами срастаний. При модульной организации такие варианты широко распространены в связи с наличием меристем и меристематически активных участков. Этот модус играл большое значение и в структурной эволюции модульных живых существ (Тихомиров и др., 1995; Нотов, 1999; Нотов, Андреева, 2007). Склонность к формированию анастомозов очень характерна для различных грибов. Анастомозы придают прочность мицелиальным тяжам и способствуют формированию более крупных осей и ветвей (Белякова и др., 2006). Процессы срастания широко распространены у представителей рода *Cladonia* P. Browne (Иванова, Нотов, 2005). Некоторые типы срастаний отмечены у колониальных гидроидных (например, срастание гидротек) (Нотов, 1996).

Достаточно пластичный морфогенез и относительно слабые коррелятивные связи определяют широкое распространение у модульных организмов комбинированных типов аномалий. Особенно часто они встречаются у сосудистых растений и животных (Марфенин, 1975; Нотов, Глазунова, 1994; Нотов, 1996; Тимонин, 2006), которые обладают более сложным морфологическим строением. Комбинации разных типов аномалий представлены у кустистых лишайников (Иванова, Нотов, 2005).

Таким образом, открытый рост, модульное строение, блочный и относительно простой морфогенез модульных живых существ обуславливают достаточно высокие частоты встречаемости разных аномалий. Широко распространены аномалии связанные с изменением положения элементов, возможно формирование спектра

различных гомеозисных структур, которые у некоторых видов становятся нормой. Разные варианты вивипарии морфогенетически связаны с гомеозисными преобразованиями структур. В спектрах аномальных структур большую роль играют также комбинированные варианты. Детальный анализ частотных спектров аномалий у представителей разных царств живых организмов позволит полнее и глубже охарактеризовать специфику модульной организации.

Наиболее лабильным параметром у модульных организмов является число элементов. В этой связи, количественные характеристики в соцветиях, как правило, не представляют специального интереса (Нотов, Глазунова, 1994). Цветок, по сравнению с соцветием, обладает более высоким уровнем целостности. Однако в спектре аномальных вариантов строения цветка группа вариантов с измененным числом элементов характеризуется высокой частотой встречаемости (Нотов, Андреева, 2007). У растений с невысоким уровнем специализации цветка образуются махровые венчики или околоцветники (Бейкина, 1961; Беляева, 1995). Такие структуры нашли широкое использование в декоративном цветоводстве. У многих культурных растений в результате селекции выведены махровые формы. Мутации, приводящие к появлению махровых цветков, изучены с генетической точки зрения (Беляева, 1995).

Относительно невысокая целостность индивида при модульной организации обуславливает слабую отграниченность отдельных органов и подсистем. В этой связи описание вариантов их строения нередко предполагает анализ структуры целого организма. Например, при изучении полиморфизма соцветий целесообразно использование концепции архитектурных моделей, так как некоторые нетипичные варианты строения цветоносов могут быть поняты только при рассмотрении структуры системы побегов в целом (Кузнецова, 1991). В некоторых группах растений этот подход является основным при описании генеративных структур (Кузнецова, 1987, 1991; Тимонин, 2007). Иногда он необходим при описании отдельных структур, сильно отличающихся от типичных (Фролова, 1958; Гирник, 1960).

Определенные сложности возникают при работе с гомеозисными структурами. Различные варианты полного и неполного гомеозиса широко представлены в генеративной сфере цветковых растений (Sattler, 1988, 1994). Одним из наиболее обычных вариантов неполного гомеозиса можно считать пролиферации в цветке. Разнообразие образующихся при этом структур достаточно сложно классифицировать, что приводит к противоречивости и нечеткости описаний (Гуреева, Карташев, 1982; Андреева, Нотов, 2009). В случаях, когда в пределах генеративной сферы появляются элементы вегетативной сферы, также необходимо использовать классификации, основанные на представлениях о структуре всего организма (Андреева, Нотов, 2009а).

При классификации аномальных вариантов строения цветка нередко возникает необходимость учитывать характер симметрии цветка и порядок расположения нетипичных структур по отношению к оси симметрии. Проявляется свойство изомерии, которое увеличивает уровень структурного разнообразия (Урманцев, 1968, 1983; Каден, Урманцев, 1971). Особое значение имеют эти характеристики для растений с зигоморфными цветками.

На примере видов рода *Delphinium* L. изучен полиморфизм околоцветника, выяснены основные механизмы его полиморфизации (Трусов, 1975, 1977, 1985). Показано, что околоцветник у видов рода *Delphinium* представляет собой единое целое. Выявлено 12 вариантов его структуры. Широкое распространение получили варианты с измененным числом элементов и изомерные варианты с измененным размером элементов. С учетом изомерии теоретически возможны 1080 различных вариантов структуры. Предложенный подход может быть использован при работе с другими таксонами цветковых растений.

1.3. Анализ частотных спектров

Упорядочивание разнообразия аномальных структур генеративной сферы является базой, на основе которой можно решать разные исследовательские задачи. Часть из них связана с изучением

закономерностей морфогенеза и регулирующих его факторов. Нарушение нормального радиационного фона и различные варианты химического загрязнения провоцируют различные нарушения морфогенеза, способствуют увеличению частоты встречаемости аномальных структур. Однако нестабильность морфогенеза может быть обусловлена разными эндогенными причинами. Более четко они выявляются при анализе цветка, являющегося наиболее целостной структурой покрытосеменных растений. Морфогенез цветка более стабилен, чем морфогенез других структур растения. Более высокий уровень пластичности морфогенеза цветка является следствием разных причин. Среди них низкий уровень структурной специализации, широкое распространение апомиксиса. Невысокий уровень специализации цветка у представителей семейств *Ranunculaceae* Adans. и *Rosaceae* Juss. обусловил большую изменчивость числа элементов цветка. У растений с регулярным апомиксисом нестабильность морфогенеза связана с уменьшением давления стабилизирующего отбора в связи с апомиктической репродукцией (Хохлов и др., 1978; Глазунова, 1983; Глазунова, Мятлев, 1990). Большая изменчивость цветка наблюдается в таксонах, на базе которых происходила «перестройка» типичной для более крупной систематической группы структуры цветка. Например, у некоторых розоцветных на основе пятичленного сформировались четырехчленные цветки. В роде *Potentilla* L. наиболее известным представителем, имеющим четырехчленный околоцветник, является *P. erecta*. Другой вид лапчатки, у которого встречаются четырехчленные цветки – *P. × anglica* Laicharding. Этот гибридогенный вид возник в результате скрещивания *P. erecta* и *P. reptans* L. Существенное изменение исходной структуры цветка происходило в пределах семейства *Polygonaceae* Juss. (Ситников, 1991, 2003; Ситников, Смирнов, 1991; Кадырова, Ситников, 2003). Например, в роде *Polygonum* L. s. l. есть представители с нестабильным морфогенезом цветка. Изучение его изменчивости позволяет выявить механизмы структурных преобразований, происходивших при переходе от одной конструкции цветка к другой (Ситников, Смирнов, 1991).

Анализ частот встречаемости разных вариантов нетипичного строения цветка в семействе Polygonaceae позволил выявить основные закономерности изменчивости цветка в родах *Polygonum*, *Fagopyrum* Mill., *Atraphaxis* L. (Ситников, 1985, 1991, 1998а,б, 2003; Ситников и др., 1998). Репродуктивная сфера представителей разных родов семейства Polygonaceae отличается разным уровнем изменчивости. Наибольшей вариабельностью характеризуются цветки *Polygonum minus* L., *P. hydropiper* L. У этих видов также отмечена значительная изменчивость структуры васкулярной системы. Однако эмбриологические процессы у этих видов очень стабильны. У *Atraphaxis frutescens* (L.) K. Koch при высокой стабильности структуры цветка отмечена большая изменчивость эмбриологических признаков. Выяснены основные направления преобразования структуры цветка в семействе Polygonaceae. Исходным, по-видимому, является трехчленный цветок типа цветка в роде *Rheum* L. На основе такого цветка сформировались пентамерные и тетрамерные варианты. Показано, что изменение числа частей могло осуществляться двумя способами – путем слияния смежных элементов и благодаря выпадению отдельных элементов. Сопряженность числовых соотношений достигалось, вероятно, за счет взаимовлияния зачатков на разных стадиях формирования цветка (Ситников, 1991).

Спектры структурных вариантов цветка могут зависеть от особенностей местообитания. Изучена изменчивость цветка в природных популяциях *Trientalis europaea* L. Структура цветка определяется двумя основными параметрами – кратностью исходной закладки элементов и равномерностью развития цветочной меристемы. Частота неравномерно развивающихся цветков в разных местообитаниях различна. По-видимому, изменение обоих параметров зависит от случайных флуктуаций (Тиходеев, Тиходеева, 2001).

Выявление частоты встречаемости разных вариантов строения дает дополнительную информацию для оценки системы корреляций. Анализ корреляций является широко распространенным методом изучения отношений между отдельными элементами сложных систем

(Ростова, 2000, 2002). Изучение характера изменений в системе корреляционных связей имеет большое значение в морфогенетических и эволюционных исследованиях (Северцов, 1939; Берг, 1959; Берг, Колосова, 1975; Ростова, 1997, 2002; Савиных, 2006). Такие исследования базируются на работах, посвященных анализу внутри- и межпопуляционной изменчивости морфологических признаков, и предполагают изучение больших по объему выборок (Колосова, 1975; Ростова, 2000, 2002). Анатомические, биохимические исследования доказали правомерность более широкого использования метода выявления корреляционных связей. При этом используют полные матрицы коэффициентов корреляции Браве-Пирсона. Предложена оригинальная методика количественной оценки сходства корреляционных матриц по структуре и урону связей, определения степени стабильности корреляций конкретных признаков (Ростова, 2002). Предложенная методика базируется на материале о корреляциях в индивидуальной и межгрупповой изменчивости морфологических, биохимических и других групп признаков разных биологических объектов (растения, животные, природные популяции).

1.4. Исследование закономерностей морфогенеза

В настоящее время возрастает интерес к изучению морфогенеза. Выяснение закономерностей морфогенеза предполагает, как правило, трудоемкие экспериментальные исследования. Однако возможно выявления некоторых особенностей формообразовательного процесса анализа существующего в природе разнообразия структур и рядов их изменчивости. В этой связи интересны работы, посвященные спектрам аномальных структур в разных таксономических группах.

Изучение закономерностей морфогенеза можно проводить в разных аспектах. Раньше других выделилось направление, связанное с морфологическим описанием стадий морфогенетического процесса. Оно формировалось в рамках общего динамического подхода к изучению структуры растения (Серебряков, 1952; Имс, 1964; Серебрякова, 1971; Левина, 1981; Шафранова, 1981, 1990; Ростовцева,

1984; Жмылев и др., 2002; Шафранова и др., 2009). Определение емкости почек и характера изменения строения зачатков, скорости роста их частей и фрагментов позволяют моделировать процесс формирования структуры (Серебрякова, 1971). При изучении цветорасположения нередко возникают значительные сложности при классификации типов синфлоресценций и цветоносных осей (Кузнецова, 1985, 1987, 1991), требующие дальнейшего совершенствования теоретической базы (Кузнецова, 1991, 1992; Кузнецова и др., 1992). В некоторых случаях описание генеративной сферы растений должно осуществляться с позиций концепции архитектурных моделей (Серебрякова, 1977, 1987; Hallé et al., 1978; Кузнецова, 1987, 1991, 1992; Тимонин, 2006; Федорова, 2006). Базой для формирования представлений о тератологии цветка являются гипотезы происхождения цветка и основных модусов его эволюции (Тахтаджян, 1948, 1966, 1987; Кречетович, 1950; Левина, 1974). На ней основаны подходы к классификации аномалий цветка (Федоров, 1958а,б; Тутаюк, 1969). Необходимо развитие с позиций современных представлений раздела морфологии, изучающего цветок (Лодкина, 1977; Первухина, 1970, 1979; Соколов, Тимонин, 2007).

Для понимания механизмов образования аномальных структур генеративной сферы определенным интересом представляет явление половой дифференциации у растений (Кордюм, Глущенко, 1976; Демьянова, 1990; Годин, 2000). На примере *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwartz показана его роль в формировании общего спектра вариантов нетипичного строения цветка (Годин, 2007).

По мере увеличения интереса к описанию структуры и процесса ее развития развивалось физиологическое направление, выясняющее внутренние закономерности ростовых процессов (Сабинин, 1963; Ростовцева, 1972; Экспериментальный..., 1972; Чайлахян и др., 1983; Бернье и др., 1985; Чайлахян, 1988; Полевой, Саламатова, 1991). В рамках этого направления стали рассматривать вопросы о соотношении внутренних и внешних факторах, оказывающих влияние на морфогенез (Серебряков, 1951, 1966; Михалевская, Тихонов, 1976; Цельникер, 2000; Михалевская, 2002).

Роль внешних факторов в развитии генеративных структур растений изучена достаточно полно (Кине и др., 1991). При формировании цветков и соцветий значительное воздействие на процессы морфогенеза оказывает понижение температуры воздуха и почвы. Оно может способствовать абортированию генеративных почек. Иногда повышение температуры ускоряет процесс развития цветков, но уменьшает их размеры. У некоторых видов число элементов цветка зависит от температуры. Например, у роз сорта Вассара образование цветков с дополнительными лепестками происходит при резком понижении температуры воздуха. Температура почвы оказывает меньшее влияние на характер морфогенетических процессов, чем температура воздуха (Кине и др., 1991). Выявлена высокая чувствительность меристем к водному стрессу, который снижает скорость морфогенеза цветка и приводит к уменьшению размеров частей цветка.

Значительное воздействие на нормальный ход морфогенеза репродуктивных структур оказывает влияние различных экзогенных веществ (Лейсле, 1962; Орлова, 1963 и др.). Обработка репродуктивных структур ауксином может приводить к слитному развитию различных частей цветка или обособлению частей, для которых характерно сопряженное развитие. Обработка ауксином может приводить к уменьшению или увеличению числа элементов цветка и «позеленению» разных частей цветка. Главным фактором феминизации является этилен. Гиббереллины индуцируют аномалии репродуктивных органов, вызывают ускорение процесса цветения, увеличение окончательных размеров цветка или соцветия. Нередко наблюдается «позеленение» разных структур, разделение лепестков в сростнолепестном околоцветнике, образование пролиферирующих цветков. Цитокинины увеличивают число элементов цветка, способствуют появлению дополнительных вегетативных и генеративных осей в соцветии. Многочисленные аномалии в генеративной сфере, возникающие после обработки регуляторами роста, подтверждают большое значение гормонов в развитии различных аномалий.

Сходное воздействие на морфогенез оказывают вещества, выделяемые галлообразующими насекомыми, паразитическими грибами, стимулирующими рост и ветвление побегов. Закономерности галлообразовательного процесса изучены у представителей разных групп растений (Слепян, 1958, 1960, 1961, 1962).

Достаточно подробно изучен морфогенез плодовых растений (Витковский, 1984). В настоящее время накоплен значительный по объему материал о влиянии фитогормонов на развитие генеративной сферы растений (Полевой, Саламатова, 1991; Бойценюк, 1997; Заякин, 1997).

Применительно к структурам нетипичного строения большой интерес представлял анализ закономерностей вторичного цветения в разных группах растений (Илличевский, 1925; Галахов, 1937; Головкин, Андреев, 1963; Пивоварова, 1964; Игнатьева, 1965; Носульчак, 1969; Хитрово, 1969; Курьянов, 1981; Борисова, Малышева, 1993; Жмылев и др., 2009). При этом неоднократно обращались к материалу, связанному с аномальными структурами, возникающими при вторичном цветении. Некоторые цветки и соцветия нетипичного строения отмечены при вторичном цветении у древесных розоцветных (Туз, 1960).

Вторичное цветение интерпретируют по-разному. Его рассматривают как продолжение исходного непрерывного цветения или как результат различных нарушений нормального сезонного ритма развития (Жмылев и др., 2009). Вторичное цветение проанализировано с позиции современных представлений о разнообразии моделей цветения популяций, механизмов формирования и моделей контроля сроков цветения. Основными вариантами цветения популяции являются ежегодное, не ежегодное, непрерывное и эпизодическое цветение. Сформулировано несколько гипотез, объясняющих механизмы возникновения вторичного цветения: 1) гипотеза адаптации; 2) филогенетического сдерживания; 3) непрямого отбора; 4) гипотеза случайных изменений. Перечисленные гипотезы интерпретируют вторичное цветение как отклонение от нормы или как случайное событие. Многие ботаники

считают, что вторичное цветение индуцируется сочетанием оптимальных погодных условий и связано с возможностью возврата к исходному состоянию непрерывного цветения (Головкин, Андреев, 1963; Жмылев и др., 2009). Механизмы перехода к вторичному цветению следует анализировать на основе модели множественного контроля сроков цветения. Основными факторами перехода являются внешние характеристики среды (температура воздуха, осадки, облачность и т.д.) (Головкин, Андреев, 1963; Антонова, Белова, 2008; Жмылев и др., 2009). Иногда вторичное цветение является результатом асинхронного развития почек и побегов. Следует различать вторичное цветение популяции и особи (Жмылев и др., 2009). Нередко переход к цветению обусловлен одновременным действием нескольких факторов.

Представляет интерес с точки зрения механизмов морфогенеза гомеозисные структуры (Sattler, 1988, 1994). Особенно часто они формируются в цветке в области околоцветника, андроцея и гинецея (Беляева, 1997, 2008; Логачева и др., 2007).

В настоящее время значительно возросли возможности исследований по генетике развития растений (Корочкин, 1999; Лутова и др., 2000; Шестаков, Ежова, 2007; Чуб, 2009). Тераты стали излюбленными объектами генетики развития. Они хорошо моделируют возможные отклонения в ходе морфогенетического процесса. Основным модельным объектом этой области знаний стала *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Детально изучен геном этого вида и механизмы регуляции морфогенеза (Галимзянов, Чураев, 2001; Ежова, Пенин, 2001; Ежова, Склярова, 2001; Ежова и др., 2003; Пенин, 2003; Пенин и др., 2005; Лебедева, 2004; Николаева, 2006; Будаев, 2007 и др.). Выявлен механизм формирования терминального цветка (Пенин и др., 2005). Сформулированы основные гипотезы разметки зачатка цветка, изучены факторы, способствующие изменению позиционного статуса примордиев, механизмы развития открытого соцветия и терминального цветка (Лутова и др., 2000; Галимзянов, Чураев, 2001; Ежова, Пенин, 2001; Пенин и др., 2005; Шестаков и др., 2005).

1.5. Аномалии цветков при регулярном апомиксисе

Регулярный апомиксис отмечен у представителей разных групп цветковых растений. В некоторых семействах он получил широкое распространение. Уже на начальных этапах изучения апомиксиса было обнаружено большое разнообразие аномальных вариантов строения цветка в разных группах и агамно-половых комплексах. На основе анализа частоты встречаемости тератов предложен достаточно эффективный способ выявления групп с апомиктической репродукцией в природе. Этот метод дал хорошие результаты при работе с разными группами цветковых растений (Хохлов и др., 1978; Куприянов, 1989). Однако детальный анализ спектра вариантов аномальных структур с позиций закономерностей морфогенеза не получил должного развития. Значительные частоты встречаемости нетипичных цветков позволяют выявлять важнейшие особенности морфогенеза, анализировать корреляционные связи в структуре цветка.

Специальные исследования полиморфизма генеративных структур при апомиктической репродукции проведены на примере розоцветных. Регулярный апомиксис достаточно широко распространен в семействе Rosaceae. Он представлен как у древесных, так и у травянистых розоцветных. В этой связи многие группы древесных и травянистых розоцветных представляют значительные трудности в таксономических и систематических исследованиях. Среди них рода *Crataegus* L., *Rosa* L., *Alchemilla*.

Специальный анализ тератологического материала по древесным розоцветным с регулярным апомиксисом не проводили. Есть отдельные работы, в которых описывают отмеченные аномалии. В некоторых работах оценивается роль этой информации для исследований по эволюционной морфологии (Федоров, 1958а).

Определена частота встречаемости некоторых типов аномалий. Например, выяснено, что «махровые» цветки встречаются у *Pyrus ussuriensis* Maxim., *Malus domestica* L., *Rosa fedtschenkoana* Regel с частотой от 33 до 44 штук на 100 экземпляров (Федоров, 1958а).

Более детально изучены аномалии у представителей комплекса *Alchemilla vulgaris*. Высокая изменчивость цветка привлекла внимание к этой группе на начальных этапах ее исследования (Нилова, 1994). Описания конкретных вариантов строения цветка и рисунки приведены в некоторых работах XIX в. Например, П. Кнудом (Knuth, 1898) описаны трех- и пятичленные цветки у *Alchemilla alpina* L., *A. fissa* Günther et Schummel. У видов комплекса *A. vulgaris* в единичных цветках отмечено укорочение тычиночных нитей (Knuth, 1898). На территории России Н.Н. Кауфман (1889) отметил возможность образования в цветках манжеток 1–3 тычинок.

Формирование трех-, пятичленных цветков и увеличение числа плодолистиков описано в работе С. Мурбека (Murbeck, 1914). Большинство описанных в работах этого периода вариантов связано с изменением типичного числа элементов. В сводке О. Пенцига (Penzig, 1921) по тератологии цветковых растений для видов рода *Alchemilla* указаны трех-, пятичленные цветки. Отмечено, что в последнем случае возможно образование 2–4 плодолистиков. У *Aphanes arvensis* L. найдены цветки с двумя тычинками. Нормальные цветки *A. arvensis* имеют одну тычинку. Выявлены также аномалии, связанные с изменением типичного положения элементов. У *Alchemilla alpina* найдены цветки с 1–3 тычинками внутри нектарного диска (Penzig, 1921).

Позднее данные о встречаемости цветков аномального строения у манжеток стали приводить даже в некоторых сводках и определителях (Юзепчук, 1941). Опыты по культивированию некоторых манжеток показали, что изменчивость многих признаков значительна (Fröhner, 1975). Высказано предположение о возможности использования некоторых характеристик о частоте встречаемости отдельных типов аномальных цветков в систематике агамно-полового комплекса (Fröhner, 1981, 1983). Например у *Alchemilla polatschenkiana* Fröhner листочки подчашия чаще, чем у других видов бывают зубчатыми. У *A. fulgida* Fröhner нередко выявляются пентамерные цветки и два плодолистика. Встречаемость пентамерных цветков характерно также для *A. subalpina* Fröhner. У *A. hispanica* Fröhner отмечены цветки с 5 тычинками, расположенными у

отверстия диска напротив чашелистиков. У *A. polemochora* Fröhner, описанной из культуры, как правило, терминальные цветки пятичленные и имеют по 2 плодолистика. Возможность включения в диагнозы видов в качестве дополнительного признака частоты встречаемости пятичленных цветков и 2 плодолистиков рассмотрена более подробно З. Френером (Fröhner, 1983). Такой вариант строения цветка выявляется у *A. acrodon* Fröhner, *A. perglabra* Fröhner, *A. longituba* Fröhner, *A. maureri* Fröhner, *A. matreiensis* Fröhner (Fröhner, 1983). Встречаемость пятичленных цветков рассматривается как архаичная особенность (Fröhner, 1986). Однако значимость такой информации для диагностики агамных видов в некоторой мере преувеличена. По многим видам такие данные отсутствуют или получены на основе анализа небольших выборок.

Специальный анализ частоты встречаемости аномальных цветков у видов комплекса *Alchemilla vulgaris* сделан в 90-е гг. XX в (Глазунова, Нилова, 1994; Нилова, 1994; Глазунова, Мажейка, 1996). В этот же период рассмотрены вопросы классификации вариантов нетипичного строения цветка (Нилова, 1994; Нотов, Глазунова, 1994). Исследования выполнены на примере *Alchemilla baltica* G. Sam. ex Juz., *A. gracilis* Opiz и *A. monticola* Opiz. Выявлены основные варианты строения цветка, частота встречаемости каждого варианта. Применены методы статистической обработки данных. Использован критерий Колмогорова-Смирнова и методы многомерной статистики (кластерный, факторный и дискриминантный анализы) (Нилова, 1994).

На примере *Alchemilla baltica*, *A. gracilis* и *A. monticola* показано, что частота встречаемости многих вариантов достаточно высока (Нилова, 1994; Нотов, Глазунова, 1994). При классификации учитывали число членов в кругах цветка и тип измененной структуры (Нилова, 1994), характер преобразования типичного строения цветка (Нотов, Глазунова, 1994). Общее число вариантов во всех изученных выборках было больше 50. Доля цветков нетипичного строения в разных выборках достигала 22%. Причины выявляемых различий в структуре цветков – морфогенетические, а не генетические (Нилова, 1994; Нотов, Глазунова, 1994).

Сравнение изменчивости структуры цветка двух агамных видов (*Alchemilla baltica* и *A. gracilis*) позволило установить, что практически сходный набор вариантов повторяется во всех изученных выборках. При обработке данных разными методами многомерной статистики были получены сходные результаты (Нилова, 1994). Используются методы одномерной и многомерной статистики. В качестве простых статистических показателей рассмотрены общие характеристики изменчивости: 1) общее число цветков в соцветии; 2) число нормальных цветков в соцветии; 3) число аномальных цветков в соцветии; 4) доля нормальных цветков в соцветии; 5) доля аномальных цветков в соцветии (Нилова, 1994). Для этих признаков определены средние значения, лимиты, стандартные ошибки, стандартные (квадратичные) отклонения и асимметрия. Для разных видов манжеток характерно разное среднее число цветков в соцветии и разная доля аномальных цветков. Доля аномальных цветков у *Alchemilla gracilis* варьировала от 8,7 до 8,8%, а у *A. baltica* от 18,4 до 22,1%. Число вариантов аномальных цветков в соцветии изменялось в интервале от 5 до 16 (Нилова, 1994).

Попарное сравнение групп по признаку «доля аномальных цветков в соцветии» произведено с использованием критерия Колмогорова-Смирнова. Из методов многомерной статистики применены кластерный, факторный, дискриминантный анализы. Полученные данные подтвердили значительные частоты встречаемости аномальных цветков. При анализе выборки из 23402 цветков выявлено 140 вариантов строения. Во всех изученных группах отмечена изменчивость по спектру вариантов и частоте встречаемости аномальных цветков. Многомерные методы дали практически одинаковые результаты. Установлена возможность разделения образцов одного агамного вида и одного года наблюдения из разных географических пунктов (Нилова, 1994). Образцы одного агамного вида собранные в одном месте в разные годы разделяются между собой очень слабо. Образцы *Alchemilla baltica* и *A. gracilis* разделяются достаточно четко. Редкие варианты аномалий не оказывают существенного влияния на обособление сравниваемых выборок (Нилова, 1994). Получены данные о наличии слабых и очень

слабых корреляций между частотами вариантов строения цветка. Цветок манжетки является структурой, сформировавшейся в сложных противоречивых условиях среды в результате компромисса по отношению к разнонаправленным воздействиям отбора (Нилова, 1994).

Таким образом, тератология оформилась в качестве самостоятельной области научных исследований. При разработке классификации основных типов аномалий целесообразно учитывать специфику строения модульных объектов, характер симметрии структур. Тераты являются удобной моделью для изучения морфогенеза и используются в исследованиях по генетике развития. Изучение частотных спектров аномалий позволяет получить дополнительную информацию о модусах эволюционного преобразования структур и характере корреляционных связей. При регулярном апомиксисе увеличивается доля генеративных структур нетипичного строения. Актуально выяснение закономерностей изменчивости цветка в разных группах растений с регулярным апомиксисом.

Глава 2. АНОМАЛИИ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ РОЗОЦВЕТНЫХ

2.1. Древесные розоцветные

В связи с широким использованием древесных и кустарниковых розоцветных в качестве декоративных и плодовых растений, данные о генеративных структурах нетипичного строения встречаются в разных работах (Вашкулат, 1959; Козлова, 1960; Лебедева, 1963; Орлова, 1963; Пивоварова, 1964; Слезик, 1964 и др.). Частота встречаемости таких структур увеличивается в связи с широким использованием полиплоидных и гибридогенных видов, наличием регулярного апомиксиса в некоторых группах.

Больше данных накоплено по плодовым косточковым деревьям, меньше материалов по представителям подкласса *Rosoideae*. Широкое распространение в культуре форм с махровыми цветками делает анализ частоты встречаемости цветков с измененным числом элементов менее актуальным (Малютин, 1960). Изучая цветоносные побеги розово-красных махровых садовых роз А. Штекер (1936) обнаружил интересный вариант цветка. Типичные перисто-сложные листья по мере приближения к верхушке цветоносного побега были преобразованы в розово-красные лепестки. Лепестки размещались спирально вдоль оси побега на расстоянии около 0,8 см друг над другом. Листовидные органы образовывали ряд, в котором после зеленых сложных листьев располагались рассеченные, отдельные и лопастные листья, филломы с частично зеленой и розово-красной окраской. На верхушке побега лепестки имели типичное строение и группировались в компактную розетку. В средней части розетки были изогнутые плодолистики, расположенные на оси стебля, а не в гипантии. По мнению А. Штекера выявленные тераты свидетельствуют о листовом происхождении частей цветка.

Анализ тератологического материала должен базироваться на данных о сроках начала дифференциации конусов нарастания и последующего развития элементов цветков в почках. У таких культур, как яблоня, груша, вишня, черешня, слива, абрикос,

боярышник, роза и другие хорошо изучены сроки появления последующего развития элементов цветков (Meyer, 1923; Харитоновна, 1957; Усков, 1961, 1967; Никитская, 1965; Соловьева, 1965; Исаева, 1966, 1972; Чельдинова и др., 1972; Ломакин, 1979; Крамаренко, 1997; Яндовка, 2003).

Формированию аномальных цветков плодовых деревьев способствует изменение типичных сроков цветения. У косточковых пород описаны случаи вторичного (запоздалого) и преждевременного цветения (Туз, 1960; Пивоварова, 1964). Чаще наблюдается вторичное цветение, которое отмечено у яблони, груши, вишни, шелковицы, алычи и абрикоса (Туз, 1960; Филиппов, 1962; Пивоварова, 1964; Тутаюк, Али-Заде, 1965).

Смещение сроков цветения обусловлено резким изменением погодных условий. Сильные морозы и заморозки нередко приводят к гибели нормально развитых генеративных почек, цветков, благодаря чему разворачиваются цветки из недоразвитых почек (вторичное цветение). Обильные осадки после сильной засухи, быстрое уничтожение листового аппарата вредителями, резкое уменьшение объема кроны и ряд других причин приводят к пробуждению еще недостаточно развитых почек (преждевременное цветение). В обоих случаях цветение может иметь массовый характер. Значительная часть цветков при этом может иметь различные аномалии, завязывание плодов ограничено. В этих случаях возможно образование аномальных цветков, которые сильно отличаются от типичных. У *Armeniaca vulgaris* Lam. при вторичном цветении возможно значительное увеличение числа лепестков и уменьшение числа тычинок, формирование структур с элементами тычинок и лепестков, удлинение плодолистиков. У некоторых цветков чашелистики сильно разрастаются, имеют хорошо выраженное жилкование, становятся листовидными. Иногда и лепестки, частично или полностью, также приобретают зеленую окраску и хорошо выраженное жилкование. Отмечен случай трансформации цветка *Armeniaca vulgaris* в листовидную структуру, выявлены плодолистки, похожие на вегетативные листья с развитым жилкованием (Туз, 1960).

У *Persica vulgaris* Mill. вторичное цветение наблюдается гораздо реже, чем у *Armeniaca vulgaris*, но аномальные цветки характеризуются еще большими отклонениями от нормы. Они, как правило, увеличиваются в размерах и имеют разросшиеся чашелистики и удлинённые цветоножки, становятся в разной степени махровыми и почти все бесплодны (Туз, 1960).

В литературе описаны разные варианты аномальных цветков и плодов у отдаленных гибридов косточковых пород (Курсаков, 1965). Эти аномалии различными исследователями трактуются по-разному. Некоторые авторы в ряде случаев рассматривают аномалии цветков как проявление атавизма. Другие приходят к выводу о том, что аномалии связаны с условиями формирования цветков в процессе морфогенеза. Описаны аномалии, возникающие при отдаленной гибридизации косточковых пород. Так, например, М.М. Мирзаев (1962) обнаружил среди потомства сливо-абрикосовых гибридов цветки с различными аномалиями. Описан 14-пестичный гибрид, у которого цветки остаются недоразвитыми, а плоды не образуются. У сливо-абрикосовых гибридов отмечены случаи недоразвитости чашечки и пыльников (Мирзаев, 1962).

У стерильных гибридов бессеи и вишни сорта «Чернофейка» описано увеличение числа лепестков и пестиков (Харитоновна, 1957). Г.В. Еремин (1977) отмечает случай недоразвитости пестика у гибрида, полученного от скрещивания *Prunus cerasifera* Ehrh. с *Persica vulgaris*.

У гибридных растений наблюдали увеличение числа лепестков и чашелистиков, образование махровых цветков, фасциации цветков, структуры с элементами тычинок и лепестков, полимерные гинецеи, цветки без андроцея (Курсаков, 1965). У отдаленного гибрида сливы сорта «Кага» с абрикосом описаны цветки с недоразвитым околоцветником, которые, как правило, не раскрывались. При этом пестики имели достаточно большую длину, а стилодии их выдавались за пределы околоцветника. В некоторых случаях плодолистики были изогнутыми. У некоторых цветков отмечено наличие двух плодолистиков, отсутствие тычинок, наличие листовидных пленчатых структур вокруг плодолистиков. Пыльца была стерильна. У гибридов

Prunus spinosa L. и *Persica vulgaris* также обнаружены различные аномалии, найдены недоразвитые пестики (Курсаков, 1965). У гибридов бессеи и терна отмечено формирование трех плодов на одной плодоножке. Выявлены цветки с 5 нормально развитыми плодолистиками.

Появление аномальных структур можно наблюдать в экспериментальных условиях. Под воздействием различных факторов на начальных стадиях морфогенеза иногда образуются цветки нетипичного строения. Увеличение числа лепестков, тычинок и завязей происходит при изменении температурного и светового режимов на 5 стадии органогенеза (Куперман, 1962). В опытах Я.С. Нестерова (1962) с яблоней показано, что при изменении питательного режима в процессе формирования цветков, в почках могут возникать, различные аномалии, изменяющие строение цветков.

Таким образом, при отдаленных скрещиваниях косточковых образуются гибриды с различными аномалиями цветков; скрещивания могут приводить к стерильности, а в отдельных случаях к образованию сложных плодов. У отдельных гибридов появляются цветки с недоразвитыми венчиками и без андроцея. У махровых цветков образуются структуры с элементами лепестков и тычинок. Анализ образующихся аномальных цветков представляет интерес для оценки урожайности получаемых гибридов (Курсаков, 1963).

Достаточно детально изучен морфогенез некоторых кустарников из семейства Rosaceae. Проанализированы особенности дифференциации системы побегов у представителей рода *Spiraea* L., *Rubus* L., *Prinsepia* Royle (Rheder, 1915; Woeikoff, 1932; Sterling, 1963; Соколова, Мاستинская, 1972; Соколова, 1973; Batta, 1976; Мазуренко, Хохряков, 1977; Костина, 1996, 1997, 2009; Мазуренко, 2008).

Работы, в которых проанализирован материал о соцветиях нетипичного строения, немногочисленны. Варианты преобразования простых соцветий в сложные продемонстрированы на примере материала по изменчивости цветоносных побегов у представителей родов *Prunus* L., *Spiraea*, *Amelanchier* (Антропова, 1987; Костина, Куклина, 2007; Костина, 1996, 1997, 1998, 1999, 2009).

Выявлены основные варианты строения генеративных побегов у некоторых видов рода *Spiraea* (Костина, Куклина, 2007; Костина, 2009). У спирей секций *Spiraea*, *Calospira* соцветия сложные и состоят из флоральной единицы, представляющей собой открытую кисть или кисть, переходящую в нижней части в тирс, и многочисленных паракладиев (Кузнецова и др., 1992). У большинства видов секции *Chamaedryon* генеративные побеги завершаются открытым зонтиком или зонтиковидной кистью с акропетальным распусканием цветков, паракладии отсутствуют или немногочисленные, например *Spiraea nipponica* Maxim.

У спирей секции *Chamaedryon* имеющих простые соцветия, изредка можно наблюдать образование сложных соцветий, которые по степени разветвленности образуют сравнительно-морфологический ряд. В начале этого ряда располагаются простые соцветия, отличающиеся от типичных тем, что у них 1–2 нижних цветка, находящихся в пазухах зеленых листьев, распускаются позже вышерасположенных. Иногда при этих цветках развиваются прицветнички. Далее следуют соцветия, у которых в пазухе верхнего зеленого листа формируется закрытая ось, несущая 2–7 цветков. Если на оси развивается только один боковой цветок, то он всегда находится в пазухе верхнего прицветничка. Следующий вариант соцветий в этом ряду имеет более многоцветковую флоральную единицу. Кроме того, число цветков в соцветии можно сократить до одного – двух (Костина, Куклина, 2007).

Изредка у представителей рода *Spiraea* формируются аномальные сложные соцветия. По степени разветвления и способу появления боковых осей эти соцветия образуют такой же сравнительно-морфологический ряд, как и у спирей. Малоцветковые боковые оси обычно закрытые, многоцветковые – открытые. Увеличение числа цветков на боковой оси приводит к редукции терминального цветка. У черемух такой процесс может предваряться появлением уродливых закрытых боковых цветоносных осей, у которых цветоножки нижележащих цветков прирастают к гипантию терминального цветка (Костина, Куклина, 2007; Костина, 2009).

У видов рода *Amelanchier* соцветие представляет закрытую брактеозную кисть, у некоторых видов она редуцирована до 1–3 цветков. Порядок распускания цветков дивергентный, т.к. первыми распускаются самый нижний и терминальные цветки. Однако у ирги могут формироваться и сложные соцветия, образующие по степени разветвленности ряды, схожие с рассмотренными выше. Отличие заключается в том, что у ирги боковые оси всегда остаются закрытыми и число цветков на них обычно не более четырех.

Таким образом, во всех изученных таксонах наблюдается одинаково упорядоченные множества форм соцветий, в которых переход от простого соцветия к сложному происходит по одним и тем же правилам преобразования. Кроме того, для разных родов характерны одинаковые пути перехода от закрытых осей к открытым (Костина, Куклина, 2007; Костина, 2009).

Если рассмотреть род *Spiraea* в целом, то по строению соцветий секция *Calospira* достаточно отчетливо отличается от других секций рода. В то же время для большинства видов этой секции сложные соцветия, как в роде слива, представляет собой атипичные варианты их строения.

У видов рода *Spiraea* описаны разные варианты конкаулесценции и рекаулесценции. Например, у *Spiraea japonica* паракладии могут прирастать к кроющему листу и к оси материнского побега (Костина, 2009).

Значительным разнообразием характеризуются силлептические генеративные побеги представителей рода *Prunus* s. l. и *Crataegus* L. Выявление частоты встречаемости описанных вариантов позволяет выяснять основные направления структурной эволюции генеративных побегов (Костина, 2009).

Таким образом, у древесных розоцветных описаны разные типы аномалий. Более высокий уровень специализации генеративных побегов по сравнению с травянистыми представителями облегчает анализ полиморфизма соцветий.

2.2. Травянистые розоцветные

Уже в первых работах, посвященных аномалиям цветков, появились сведения о цветках нетипичной структуры у травянистых розоцветных (Бекетов, 1877, 1882; Кауфман, 1898; Knuth, 1898). Описаны аномальные цветки *Geum rivale* L. и *G. intermedium* Ehrh. Отмечены цветки с пролиферациями и махровым околоцветником (Бекетов, 1882). Обнаружены цветки с измененным числом элементов у представителей рода *Alchemilla* (Кауфман, 1898; Knuth, 1898) (см. раздел 1.5).

Изучение аномальных цветков видов рода *Geum* продолжено С. Мальцевым (1905). Отмечено преобразование чашелистиков в листовидные структуры, удлинение гинофора. Выявлены варианты с редуцированными тычинками и плодолистиками и варианты с нормально развитыми генеративными структурами. По мнению автора, отмеченные преобразования могли быть связаны с приспособлением к автогамии и свидетельствуют о расширении адаптивных возможностей (Мальцев, 1905). Появились новые данные о нетипичных цветках манжеток (Murbeck, 1914).

Аномальные цветки представителей родов *Alchemilla* и *Aphanes* L. описаны в обзоре по тератологии цветка О. Пенцига (Penzig, 1921). Однако в этом обзоре приведены только отдельные примеры. В целом, специфика аномальных структур травянистых розоцветных не рассмотрена.

Широкое распространение пролифераций у *Geum rivale* обусловило интерес к роду *Geum* в разных работах, посвященных характеристике этого явления (Коновалов, 1948; Кречетович, 1950). По мнению авторов, при образовании пролифераций развитие побега не заканчивается формированием нормального цветка. Развитие цветка на той или иной стадии задерживается, образуется побег, завершающийся цветком или соцветием. Пролиферация сопряжена с морфологическими изменениями разных элементов цветка (Кречетович, 1950). На основе анализа образующихся структур высказаны предположения о морфологической природе частей цветка. Отмечены анатомические и морфологические признаки,

которые свидетельствуют о разном происхождении чашелистиков и лепестков. Описаны случаи «секториальных химер», которые включают отдельные элементы чашелистиков и лепестков (Кречетович, 1950). Описаны случаи нахождения вегетативных почек в пазухах чашелистиков. Высказано предположение о разной морфологической природе тычинок и плодолистиков.

Нормальные плоды видов рода *Geum*, как и плоды некоторых других представителей семейства розоцветных (*Fragaria* × *ananassa* (Weston) Duch. и *Rubus idaeus* L.), расположены на выпуклом цветоложе (Коновалов, 1948). К моменту созревания плодов ось цветка, представленная в виде выпуклого цветоложа, разрастается и вытягивается, и ее верхушка, окруженная плодиками, выносится вверх, примерно, до уровня верхушек чашелистиков. Однако степень вытягивания цветочной оси часто продолжается еще дальше, и тогда плоды выносятся вверх из цветка на гинофоре.

В работе И.Н. Коновалова (1948) предпринята попытка выявить механизмы пролифераций и факторы, которые способствуют их развитию. Процесс ветвления оси цветка сопоставляется с процессом образования придаточных почек. Предполагается, что увеличение частоты встречаемости пролифераций может быть связано с действием внешних факторов (механическое воздействие, недостаток питательных веществ, действие фитопатогенных вирусов). Разные причины могут способствовать появлению цветков с пролиферациями (Коновалов, 1948). Автор считает, что у *Geum rivale* такие аномалии образуются при повреждении насекомыми и в результате фитопатогенных процессов.

Данные о воздействии гиббереллина на цветение и плодоношение садовой земляники обобщены в работе О.С. Жукова (1961). Возможность применения стимуляторов для ускорения процессов развития растений давно привлекала внимание. Выяснены основные варианты преобразования ростовых процессов у садовой земляники. Специфическая особенность гиббереллина, заключающаяся в определенном воздействии на формирование цветков, была отмечена М.Х. Чайлахяном (1957, 1958), О. Виттером (Wittwer et al., 1957) и другими авторами.

В работе О.С. Жукова (1961) была поставлена цель выявить действие гиббереллина на развитие органов плодоношения садовой крупноплодной земляники (*Fragaria × ananassa*). Уже на 5-й день обработки было отмечено ускорение роста и развития цветоносов под действием раствора гиббереллина. Процесс обособления бутонов на опытных растениях шел гораздо интенсивнее, чем в контроле. Цветоносы на опытных растениях возвышались над поверхностью листьев, что вообще не характерно для данного сорта. Причем наблюдается резкий рост цветоносов. В момент наибольшего цветения, на 10 изучаемых опытных растениях было 509 цветков, а на 10 контрольных 253 цветка. Проведенные исследования свидетельствуют о значительной чувствительности земляники к действию гиббереллина.

Рассмотрена возможность использования данных о встречающихся аномальных вариантах цветков манжеток в систематике и таксономии (Fröhner, 1975, 1981, 1983, 1986). У некоторых редких агамных видов отмечена более высокая частота встречаемости пентамерных цветков и двух плодолистиков (см. раздел 1.5).

Хорошую базу для изучения разнообразия аномальных структур генеративной сферы травянистых розоцветных подготовили детальные биоморфологические и ритмологические исследования представителей родов *Alchemilla*, *Potentilla*, *Sanguisorba* L., *Geum*, *Agrimonia* L. (Шафранова, 1964; Житков, 1972, 1973; Гатцук и др., 1974; Тихонова, 1974; Петухова, 1977, 1978, 1980, 1984, 1994, 2000а,б; Федотова, 1979; Павлова, 1983, 1987; Серебрякова, Павлова, 1986; Румянцев, 1989; Хозяинова, 1989; Борисова, Малышева, 1993; Нотов, 1993а,б; Григорьева, 1995; Тихомиров и др., 1995; Соколенко, 2004). Травянистые розоцветные характеризуются разнообразием структуры системы побегов и разными ритмологическими особенностями. У некоторых представителей разворачивание цветоносов происходит на элементарных побегах прошлого года (Петухова, 1977, 1978, 1980, 2000а,б).

Развитие концепции архитектурных моделей позволило четко определить место аномальных структур в системе побегов растения

(Серебрякова, 1977, 1987; Серебрякова, Петухова, 1978; Нотов, 1993б; Серебрякова и др., 2006). В разных группах травянистых розоцветных широкое распространение получила моноподиально-розеточная архитектурная модель, для которой характерна дифференциация побегов на многолетние скелетные оси и эфемерные пазушные цветоносы (Серебрякова, Петухова, 1978; Нотов, 1993б). Некоторые варианты моноподиально-розеточной модели сформировались благодаря закреплению способности формировать на цветоносах вегетативные почки возобновления (Серебрякова, Павлова, 1986; Павлова, 1987; Серебрякова, 1987). При изучении цветоносов моноподиально-розеточных розоцветных описаны побеги переходного типа, сочетающие в разных комбинациях элементы скелетных осей и цветоносов (Черноброва, Петухова, 1991; Нотов, 1993б). Их изучение имеет особое значение для классификации аномальных вариантов строения генеративной сферы.

В отдельных сообщениях описаны случаи массового появления аномальных цветков у *Geum rivale* (Гуреева, Карташев, 1982). Они зарегистрированы в Кемеровской области в местообитаниях, расположенных под высоковольтной линией электропередач. Описаны случаи массового появления махровых цветков, у которых число лепестков увеличивалось до 25, филлодийных чашечек и подчашия, пролиферированных цветков, «секториальных химер» (Гуреева, Карташев, 1982). Выявлено, что продолжительность процесса развития тератов увеличивается на 10–15 дней. Выяснены частоты встречаемости аномалий на разных участках. Максимальная частота встречаемости отмечена в болотных ассоциациях, расположенных непосредственно под ЛЭП. По мере удаления от ЛЭП, частота встречаемости тератов уменьшалась (Гуреева, Карташев, 1982).

Специальный анализ полиморфизма аномальных цветков видов комплекса *Alchemilla vulgaris* начат в 90-е гг. XX в. (Глазунова, Нилова, 1994; Нилова, 1994; Нотов, Глазунова, 1994; Глазунова, Мажейка, 1996; Солнцева, Глазунова, 2010). Выяснены частоты встречаемости аномальных вариантов у некоторых видов. Предложены подходы к классификации аномальных вариантов

(Нилова, 1994; Нотов, Глазунова, 1994) (см. раздел 1.5). Изучена система корреляционных связей типичного для манжеток цветка (Глазунова, Мятлев, 1990). Подчеркнута необходимость более детального анализа характера расположения основных типов аномальных цветков в пределах цветоноса (Нотов, Андреева, 2007).

Начато изучение изменчивости цветка *Potentilla erecta* (Красильникова, Нотов, 2003). Выявлена высокая частота встречаемости разных вариантов. Большая изменчивость цветка связана с преобразованием типичной для представителей рода пятичленной структуры цветка в четырехчленную.

Изучены механизмы формирования полиморфизма структур генеративной сферы видов рода *Potentilla*, для которых характерна половая дифференциация цветков (Годин, 2000, 2007; Годин, Басаргин, 2007). На примере *Potentilla bifurca* L. показана возможность четкого выделения тычиночных и пестичных цветков, в которых наблюдается редукция генеративных структур противоположного пола. В цветках обоих типов сохраняются рудименты элементов гинецея. Рассмотрены гипотезы формирования полового диморфизма, сопряженного с разным размером околоцветника у функционально мужских и женских цветков. Большой размер венчика тычиночных цветков может быть объяснен с использованием гипотез «коррелятивного развития» и «мужской конкуренции» (Годин, Басаргин, 2007).

Более детально изучен полиморфизм цветков *Pentaphylloides fruticosa*, у которой также проявляется половой диморфизм. Показана роль этого явления в формировании общего спектра вариантов нетипичного строения цветка (Годин, 2000, 2007). Выяснен характер встречаемости цветков разного строения в природных популяциях и условиях культуры.

Продолжен анализ аномалий генеративных структур представителей родов *Alchemilla*, *Geum*. Выявлены закономерности расположения аномальных структур на разных порядках ветвления цветоносов (Нотов, Андреева, 2007; Андреева, Нотов, 2008, 2009а,б; Андреева, 2009, 2010). Разработаны подходы к классификации полиморфизма аномальных структур генеративной сферы

моноподиально-розеточных розоцветных. Подготовлена база для обобщения материалов, связанных с классификацией аномальных структур цветков и цветоносов.

Таким образом, розоцветные характеризуются разнообразием жизненных форм и архитектурных моделей. У древесных форм моноподиальный тип нарастания встречается редко. У травянистых розоцветных широкое распространение получила моноподиально-розеточная модель. Эта группа розоцветных хорошо изучена с биоморфологической и ритмологической точек зрения. Выявлено разнообразие ритмов сезонного развития и вариантов моноподиально-розеточной модели. Анализ аномальных структур генеративной сферы представителей этой модели необходимо проводить с учетом структуры системы побегов в целом. Разнообразие вариантов пролифераций и других комбинированных вариантов тератов с сильно измененной типичной для данных представителей структурой повышает актуальность разработки подходов к их классификации.

Глава 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. *Geum rivale*

Географическое распространение. *Geum rivale* – голарктический вид (Гроссгейм, 1952; Meusel et al., 1965), обладает обширным ареалом, охватывающим почти всю Западную Европу (кроме южной части Средиземноморья), Малую Азию, северо-восточную Америку. На территории бывшего СССР встречается почти по всей европейской части, на Кавказе, Средней Азии, в северо-восточном Казахстане, большинстве районов Западной Сибири, в Восточной Сибири – Байкал, Саяны (Петухова, 2000б).

По сравнению с *Geum urbanum* L. продвигается дальше на север и имеет широкое высотное распределение, встречаясь на Британских островах на высоте 777 м, в Шотландии – 975 м, в южной Норвегии – 1450 м, в Альпах доходит до высоты 2400 м, в Колорадо до 3000 м (Петухова, 2000б).

Морфологическое описание. *Geum rivale* – моноподиально-розеточный короткокорневищный поликарпик с плагиотропным эпигеогенным корневищем (Петухова, 2000б). В отличие от *G. urbanum* междоузлия вегетативного побега *Geum rivale* длиннее (4–5 мм), благодаря чему ежегодный прирост составляет 3–4 см при диаметре 7–8 мм.

Придаточные корни закладываются в узлах и по всей длине междоузлия. Четко выражена анизоризия (Петухова, 2000б). Корни закладываются преимущественно на нижней стороне, диаметр корней колеблется от 0,7 до 2 мм. Корневище располагается горизонтально у поверхности почвы, на глубине 0,5–1,5 см. По внешнему виду корневая система мочковатая равномерно бахромчатая. Границы годовых приростов на корневище определяются по характерным изгибам и различной длине междоузлий. Отмирание корневища идет постепенно с базальных участков, продолжительность жизни его годовых приростов 4–5 лет, а длина, включая отмершие, но еще сохранившиеся приросты, достигает 25 см.

Корневище *Geum rivale* ветвится достаточно интенсивно, и поэтому взрослое растение имеет разветвленную систему корневищ (Петухова, 2000б). На вегетативном побеге *Geum rivale* листья только срединной формации, причем так же, как и у *Geum urbanum*, они различаются в пределах годичного прироста формой и размерами.

Листья прерывисто лировидно-перисто-раздельные или рассеченные, с 1–3 парами боковых и крупным конечным сегментом, длинночерешковые с расширенным основанием (рис. 1). «Весенние» листья мельче остальных (длина от 5 до 15 см), первые из них с одной парой крупных округлых боковых сегментов и несколькими парами более мелких. Зубцы края низкие, неглубокие. Постепенно увеличиваются размеры, верхний сегмент становится раздельно-лопастным. «Летние» листья достигают максимальных размеров (от 20 до 40 см длиной), край листа двояко-тройко зубчатый, зубцы крупные, острые. Верхний сегмент рассеченный, боковые – крупные, неравносторонние, кроме парных есть непарные мелкие сегменты. Постепенно рассеченность уменьшается. Последние листья этой серии имеют крупный цельный или слаболопастный почковидный (иногда широко-обратнойцевидный) верхний сегмент, одну пару боковых и небольшое число преимущественно непарных мелких сегментов. «Зимние» листья с почковидным верхним сегментом и мелкими боковыми. Первые «зимние» листья из них крупные (20–30 см длиной), последующие уменьшаются. От листьев *Geum urbanum* листья *G. rivale* отличаются сильно изрезанным краем, формой верхнего и боковых сегментов, наличием большого числа мелких сегментов. У *Geum rivale* пазушные почки разных серий листьев различаются: генеративные почки закладываются в пазухах «весенних» листьев (зона обогащения), почки «летних» листьев вегетативные, в рост не трогаются (зона торможения). Боковое вегетативное ветвление обеспечивают почки, закладывающиеся в пазухах «зимних» листьев (зона возобновления). Отрезки побега, включающие вегетативные и генеративные почки (зоны торможения, возобновления и обогащения) составляют элементарный побег (Петухова, 1978, 1980, 1994, 2000б).

Терминальная и боковые почки открытые, боковые почки могут быть сериальными, нисходящими (Петухова, 2000б). В этом случае, как правило, их две. Однако вторая почка мелкая, в рост никогда не трогается.

Цветоносные побеги монокарпические, моноциклические, узко специализированные, темно-красного цвета, с 3–5 узлами, не укореняются (Петухова, 2000б). Междоузлия удлиненные, гипоподий часто превышает последующее междоузлие почти в два раза, поэтому изменение длины междоузлий идет по нисходящей кривой. Первый монокарпический побег, как правило, самый сильный, последующие имеют меньшее число узлов при сравнительно длинном гипоподии. Предлистья чаще цельные, округлопочковидные, напоминающие по форме «зимние» листья вегетативного побега, особенно у стареющих растений, или с боковыми долями, которые, как правило, меньше верхней, прилистники небольшие, острые. Следующие один-два листа лировидно-тройчаторассеченные. Нижние листья на длинных черешках, у последующих листьев черешки постепенно уменьшаются, самые верхние – почти сидячие, состоящие из одной продолговато-ромбической доли.

В пазухах большинства листьев цветоносного побега почки не закладываются, только в пазухе одного верхнего (реже двух) развивается боковой побег, несущий верхушечный и один-два боковых цветка. В среднем на цветоносе формируется три-четыре цветка (Goebel, 1931; Петухова, 2000б). Распускание идет по цимозному типу. Соцветие *Geum rivale* монотеническое (Федоров, Артюшенко, 1979; Schroeder, 1987). Его можно считать монодихазием, цимоидом (Петухова, 2000б).

Цветки правильные, чашечка темно-красная, доли ее почти прямостоячие, доли подчашия узкие, гораздо короче чашечки (Goebel, 1928; Петухова, 2000б). Лепестки бледно-розоватые, с темно-красными жилками, обратно-яйцевидные, выемчатые, к основанию суженные в ноготок. Андроей из большого числа тычинок, расположенных по краю гипантия, пыльники качающиеся. Гинецей апокарпный, из большого числа пестиков, плод многоорешек.

У *Geum rivale* часто встречается тераты, отмеченные еще А.Н. Бекетовым (1882). Чашелистики могут разрастаться и приближаются по виду к верхним листьям цветоноса, подчашие иногда имеет вид прилистников, венчик становится махровым, уменьшается число тычинок, становятся листовидными пестики, часто наблюдается пролиферация.



Рис. 1. Средневозрастное генеративное растение *Geum rivale* в начале мая (по: Петухова, 2000б):

а – цветоносный побег; б – боковой вегетативный побег; в – остатки цветоносов прошлых лет; г – придаточные корни; 1 – «зимний» лист; 2 – «весенние» листья; 3 – «летний» лист, не закончивший свой рост

Плод – многоорешек с сохраняющимся стилодием (Голубкова, 1988). Орешки покрыты торчащими волосками, опушена и большая

часть роострума. Последний в 2,5 раза превышает размер орешка, так же, как и верхняя часть завязи, карминово окрашен. Семена слабо сжаты с боков, продолговато-эллиптические или овальнойцевидные с хорошо заметными двумя брюшными и одной спинной бороздками, коричневые или темно-красные.

Фенология. *G. rivale* – летне-зимне-зеленое растение, в ритме их развития много общего. Однако время формирования элементарного побега и сроки цветения другие (Петухова, 2000а,б; Алексеева, 2001).

К концу октября у *Geum rivale* разворачивается больше половины «весенних» по структуре листьев, с пазушными генеративными почками, первые из которых частично трогаются в рост (Петухова, 1978, 1980, 1984, 2000б). Начавшие разворачиваться с осени «весенние» листья почти не подрастают весной (апрель), но продолжается разворачивание следующих «весенних» листьев и одновременно начинается рост генеративных побегов. «Летние» листья появляются из почки также в начале апреля, достигают максимальных размеров уже в конце мая, последние – в конце июня. Соответственно раньше, чем у *Geum urbanum*, начинается постепенное разворачивание «зимних» листьев, первые из которых могут быть полностью сформированы уже в середине июня. В июле на растении имеются самые крупные «летние» и «зимние» листья. Разворачивание новых «зимних» листьев закачивается в середине – конце июля, последние достигают максимальных размеров в середине августа, большая часть их перезимовывает. Таким образом, по сравнению с *Geum urbanum* у *G. rivale* развитие разных групп листьев несколько сдвинуто на более ранние сроки (Петухова, 2000а,б).

Емкость верхушечной почки закономерно изменяется в течение вегетационного сезона, она определяется соотношением скорости заложения новых фитомеров и разворачиванием заложившихся (Петухова, 1978, 1980). В апреле перед активным распусканием листьев емкость равна 6–7 зачаткам, в мае – июне – 4, в июле она увеличивается до 5, а в конце сентября – октября восстанавливается до исходного уровня.

Корнеобразование отстает от разворачивания листьев: листья и придаточные корни формируются постепенно в течение всего вегетационного периода, однако в заложении корней наблюдается «отставание» от разворачивания листьев, у молодых и средневозрастных условно на 3–4, а у стареющих растений – на 5–6 листьев.

И.Г. Серебряков (1952) относит *Geum rivale* по степени сформированности почек ко 2-й группе растений, у которых в почках образована только вегетативная часть. Наши наблюдения показали, что приведенные выводы справедливы только для *Geum urbanum*. У *Geum rivale* генеративные почки сформированы полностью в конце осени, включая бугорки пестиков в верхушечном цветке. В благоприятные годы с влажной и теплой осенью генеративные почки трогаются в рост, обеспечивая осеннее (вторичное) цветение растения (Илличевский, 1925; Игнатьева, 1965).

Если осенью генеративные почки трогаются в рост, то зимой они отмирают, и если весь их резерв, таким образом, расходуется, то весной растение не цветет. Поэтому у *Geum rivale* наблюдаются частые перерывы в цветении. Сохранившиеся зимой генеративные почки начинают разворачиваться с середины апреля, а первые цветки распускаются в мае, начале июня, цветение продолжается до конца июня. В середине июля, как правило, заканчивается созревание плодов. От начала цветения цветка до его плодоношения проходит 20 дней. Таким образом, у *Geum rivale* неблагоприятный зимний период «мешает» нормальному разворачиванию генеративных почек. Это вынужденная задержка в развитии, глубокого органического покоя у *Geum rivale* нет. Иначе говоря, ритм развития элементарного побега *Geum rivale* не соответствует современному климатическому ритму. Учитывая зимнезеленость вида, можно предположить, что ритм развития у предковых форм вырабатывался в условиях другого климата, более мягкого, с менее выраженной сезонностью (Петухова, 1984).

Сравнивая ритм развития элементарных побегов двух видов гравилата, следует отметить, что у обеих видов элементарный побег начинает свое развитие в один вегетационный сезон разворачиванием

летних листьев, а в другой заканчивает образованием весенних с цветоносными побегами в их пазухах (Петухова, 1980, 1984, 2000а,б). У *Geum urbanum*, имеющего глубокий, хотя и кратковременный, покой, зачатки цветков на конусе нарастания генеративных почек формируются только весной, с чем и связано более позднее его цветение.

3.2. *Geum urbanum*

Географическое распространение. *Geum urbanum* – западно-палеарктический вид (Гроссгейм, 1952; Meusel et al., 1965). Встречается в Западной Европе, исключая Исландию, в Северной Африке, Малой Азии, Иране, Гималаях. На территории бывшего СССР распространен во всех районах Европейской части, на Кавказе, Средней Азии, на Алтае, в Западной Сибири (Петухова, 2000а).

Морфологическое описание. *Geum urbanum* – моноподиально-розеточный коротко корневищный поликарпик с ортотропным эпигеогенным корневищем, гемикриптофит (Петухова, 1980, 2000а).

У взрослых особей корневая система кистевая и состоит только из придаточных корней. Корни закладываются по 1–2 почти под каждым узлом, за исключением узлов с соцветиями. Общее число корней на растении зависит от его состояния, при старении число корней уменьшается за счет их более быстрого отмирания и меньшего заложения, максимальная продолжительность функционирования до 5–6 лет. Корни равномерно располагаются по стеблю, поэтому при погружении их в почву корневище сохраняет вертикальное положение, базальные его части находятся на глубине 5–7 см. Первые по времени формирования отрезки корневища, корни которых утратили контракильную способность, под «давлением» новых, втягивающихся участков изгибаются. Междоузлия на корневище укорочены до 0,5–1 мм при диаметре 83–10 мм, поэтому величина ежегодного прироста не превышает 10–12 мм (Петухова, 2000а).

Побеги двух типов: вегетативные – многолетние, розеточные, моноподиально-нарастающие, образующие скелетную ось, благодаря контракильной способности корней постепенно втягиваются в

почву; боковые – генеративные, удлинённые, монокарпические, моноциклические.

На вегетативном побеге формируется только срединная формация листьев. Листья длинночерешковые, без прилистников, с расширенным основанием, края которого заходят друг за друга и полностью объедают верхушечную почку. Листья лишены отделительного слоя, и их остатки сохраняются до отмирания корневища. Формула листорасположения $2/5$. В течение вегетационного сезона образуются листья нескольких поколений, которые различаются размерами и формой строения. Выделяют «летние», «зимние» (Серебряков, 1952) и «весенние» (Петухова, 1978) листья (рис. 2). «Весенние» листья сравнительно некрупные, прерывисто-лировидно-перисто-рассечённые с округлыми цельными верхним и боковыми сегментами, боковые сегменты мельче верхней, зубцы края короткие и широкие. Наряду с основными боковыми сегментами имеются более мелкие. В пазухах этих листьев закладываются генеративные почки. «Летние» листья отличаются большими размерами, постепенным рассечением верхнего сегмента и образованием второй пары боковых при одновременном уменьшении числа мелких сегментов. Зубцы края длинные и заострённые. У последних «летних» листьев рассечение пластинки снова уменьшается, верхний сегмент становится раздельнолопастным при одной паре боковых сегментов. Последний «летний» лист – однопарноперистый (по терминологии В.С. Житкова (1973)), часто лишенный даже мелких сегментов по черешку, доли ромбические. В пазухах «летних» листьев формируются вегетативные почки, в обычных условиях никогда не образующие боковых побегов. «Зимние» листья имеют крупную слабо лопастную, почти почковидную по форме верхний сегмент и несколько боковых сегментов, причём размер листьев постепенно уменьшается при одновременном увеличении числа и размера боковых сегментов (рис. 2). В пазухах «зимних» листьев формируются вегетативные почки, а из них боковые вегетативные побеги. Однако следует отметить, что вегетативное ветвление у *Geum urbanum* наблюдается очень редко, только при отмирании верхушечной почки.

Терминальная и боковые почки открытые. У средневозрастных растений иногда наблюдается групповое (коллатеральное) расположение боковых почек (Петухова, 2000а).

Монокарпические генеративные побеги образуются в пазухах «весенних» листьев. Каждый годичный прирост моноподиального побега способен давать боковые генеративные побеги только один раз. В целом же он является поликарпическим. Генеративные побеги специализированы, никогда не укореняются, не имеют вегетативных пазушных почек, после цветения и плодоношения полностью отмирают. Заканчиваются они верхушечным цветком, распускание цветков идет по цимозному типу. По классификации W. Troll (1964) монокарпические побеги гавилата можно считать монотелическими с фрондулезными соцветиями. Монокарпический побег состоит из 5–7 узлов, листья тройчатые, с крупными травянистыми прилистниками. После отцветания верхушечного цветка в пазухах всех листьев, начиная с третьего, образуются боковые побеги, обогащающие соцветие. В пазухе первого листа (предлиста) почка не закладывается, в пазухе второго, как правило, не трогается в рост. В целом соцветие *Geum urbanum* можно назвать упрощенным тирсом.

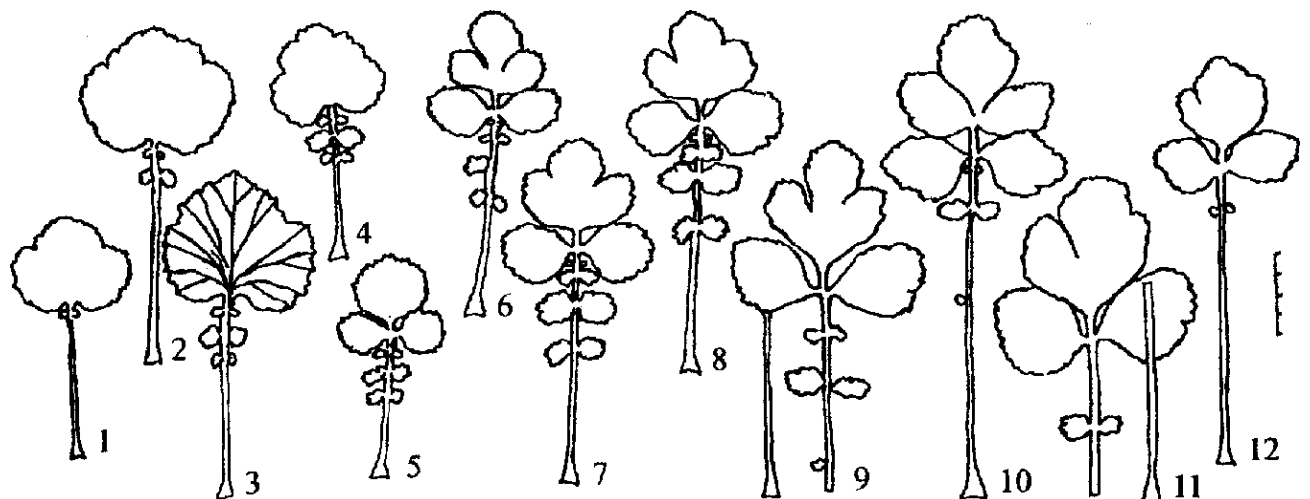


Рис. 2. Изменение формы листьев *Geum urbanum* в течение периода вегетации (по: Петухова, 2000а):

1–4 – «зимние» листья; 5–8 – «весенние» листья; 8–12 – «летние» листья.

Цветки гавилата правильные, чашечка с подчашием, после цветения отгибается вниз, венчик из пяти желтых свободных

лепестков. Андроцей из большого числа тычинок, гинецей – апокарпный, из 200–220 пестиков, завязь верхняя. Столбик (стилодий) состоит из двух частей: гипостиля (или рострума (Gajewski, 1957)) и эпистиля, причем первый из них имеет крючковидный изгиб в верхней части, в котором развивается отделительная ткань. Плод – многоорешек, орешки обратнойцевидные, одеты волосками, при основании прижатыми, кверху отстоящими. Рострум в полтора – два раза превышает орешек, голый. Семена булабовидные, красноватые, блестящие, сжатые с боков, слегка бороздчатые, сужены в носик. Абсолютный вес 1000 семян 2,25–2,70 г, размеры: длина – 3,7–4,0 мм, ширина – 1,2–1,5 мм, толщина 0,7–0,8 мм.

Фенология. *Geum urbanum* – летне-зимнезеленое растение. Из-под снега выходят растения с еще зелеными «зимними» и первыми (1–2) «весенними» листьями, развернувшимися с осени и не совсем закончившими свой рост (Петухова, 2000а). «Зимние» листья к концу апреля завядают, а «весенние» – заканчивают свое формирование и отмирают к середине мая. Следующие «весенние» листья нового годовичного прироста начинают развертываться с начала апреля, в начале-середине мая достигают полного развития и постепенно завядают к началу июня. «Летние» по структуре листья развертываются с середины апреля до начала июня. Продолжительность развития листа от развертывания до достижения максимального размера составляет 1,5 месяца, а еще через 15 дней эти листья отмирают. Развертывание «зимних» листьев идет с начала июня и продолжается до августа, последние из них идут под зиму зелеными и сохраняются до весны. В начале – середине августа начинают развертываться «весенние» по структуре листья, которые также перезимовывают. В пазухах этих листьев закладываются генеративные почки, в которых к концу сентября – началу октября сформирована вся вегетативная часть побега. Для формирования цветков необходимо воздействие холодом, непродолжительное по времени. В нашем опыте растения, принесенные в комнату в ноябре после нахождения под снегом в течение 20 дней, образовали нормальные соцветия.

В природе монокарпические побеги *Geum urbanum* трогаются в рост в начале мая, а в конце июня начинается цветение. Плодоношение заканчивается в середине – конце сентября (ритм развития надземных частей показан на рис. 3). Первыми в цветке созревают пестики, протерогиния исключает самоопыление в начале цветения, однако, если перекрестное опыление не удастся, возможно, самоопыление.

Состояние верхушечной почки связано с ритмом листообразования (Петухова, 2000а). В апреле, когда разворачивание листьев только начинается, емкость почки у средневозрастных генеративных растений равна 7–8 зачаткам. В связи с интенсивным распусканием листьев емкость почки уменьшается до 5–6 зачатков в мае и до 4-х в июне. На деятельность меристемы конуса нарастания оказывает тормозящее влияние развитие в это время цветоносных побегов. В июле идет постепенное накопление листовых зачатков до 5, скорость заложения и разворачивания листьев выравнивается. Этот период соответствует появлению «зимних» листьев. С ослаблением скорости разворачивания листьев и уменьшением их размера емкость почки увеличивается в конце сентября до исходной величины (7–8 зачатков) и в таком состоянии верхушечная почка зимует.

Таким образом, с осени в почке заложены «весенние» и «летние» листья, «зимние» закладываются на конусе нарастания в июне и распускаются по мере их заложения. Емкость почки изменяется в течение года. Она определяется соотношением скорости заложения новых фитомеров и разворачивания уже заложившихся (Петухова, 2000а).

В образовании придаточных корней также проявляется определенная ритмичность: корни закладываются под узлами, их заложение отстает от формирования листьев. На новом годичном приросте моноподиального побега, приподнятого над землей, заложение придаточных корней начинается в июле и продолжается до октября, прерываясь зимой. За это время успевают заложиться корни под всеми «летними» листьями. Сокращение корней втягивает побег в почву, и он становится корневищем. В конце апреля – мае формируются корни под «зимними» листьями. Однако их

контрактильная способность в это время имеет меньшее значение. Под «весенними» листьями корни закладываются в июне.

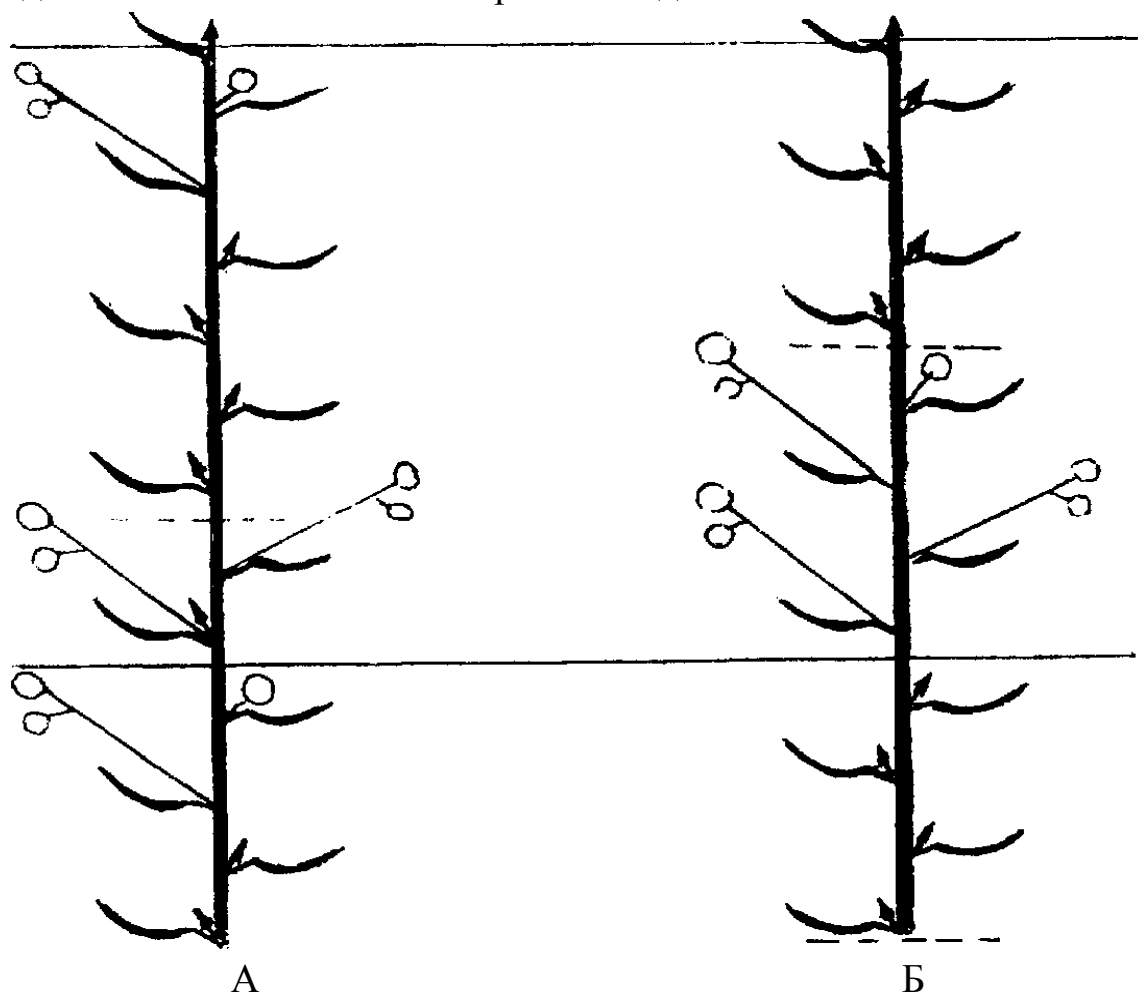


Рис. 3. Ритм развития элементарных побегов *Geum rivale* (А) и *G. urbanum* (Б) (по: Петухова, 2000б): сплошной линией показаны границы годичных побегов, пунктирной – элементарных; стрелки – почки возобновления; оси с кружками – цветоносы

Ритм развития моноподиального вегетативного побега (Петухова, 1978, 1984, 2000а) отражается в развитии элементарных побегов, составляющих вегетативный многолетний побег. Начинается элементарный побег с метамеров, несущих «летние» листья, и заканчивается условно «весенними», которые частично разворачиваются с осени, а заканчивают свое развитие во второй вегетационный сезон. Каждый элементарный побег включает в себя вегетативную и генеративную зоны ветвления. Как уже было показано, генеративные почки полностью формируются весной, поэтому образование из них цветоносов на предыдущем

элементарном побеге идет одновременно с развитием нового. Ясно выраженный перерыв в распускании листьев, заложении придаточных корней на заканчивающем свой рост элементарном побеге и новом, развивающемся, отсутствует.

Следует отметить, что вегетативные почки элементарного побега не равноценны. По способности образовывать боковые побеги участок с «летними» листьями будет соответствовать нижней зоне торможения, с «зимними» – зоне возобновления, причем даже в пределах каждой из этих зон почки отличаются. Самые первые почки нижней зоны торможения (1–3) мельче по размеру (0,7–2,0 мм) и незначительны по емкости (3–4 зачатка). Такие почки получили название «неполноценных» (Мусина, 1976). Последующие соответственно увеличиваются до 3–5 мм при емкости 5–6 зачатков. В обычных условиях они также не трогаются в рост. В зоне возобновления все почки могут трогаться в рост, однако нормальные побеги дают самые последние 1–2 почки – это зона активного возобновления. Как уже отмечалось, у *Geum urbanum* вегетативное ветвление наблюдается редко, развитие пазушных почек, по-видимому, подавляется сильными цветоносными побегами.

3.3. Комплекс *Alchemilla vulgaris*

Географическое распространение. Комплекс *Alchemilla vulgaris*. распространен в пределах Европы, некоторые представители встречаются в Западной Сибири. В качестве заносных растений манжетки этого комплекса встречаются в Северной Америке, Австралии. Многие виды широко распространены на лугах разной степени увлажнения, полянах, опушках, в зарослях кустарников, по обочинам дорог, в канавах, на склонах оврагов, холмов, насыпей, по окраинам полей (Юзепчук, 1941; Тихомиров и др., 1995). Для всех видов комплекса *Alchemilla vulgaris* характерен регулярный апомиксис, который определяет значительную изменчивость морфологических признаков (Тихомиров, 1967, 1968; Глазунова, 1977, 1983; Тихомиров и др., 1995; Жукова, 2008). Широта распространения разных видов различна. В Средней России наиболее

обычны *Alchemilla monticola*, *A. gracilis*, *A. acutiloba* Opiz, *A. hirsuticaulis* Lindb. fil., *A. baltica*, *A. sarmatica* Juz. (Тихомиров и др., 1995). На различного рода нарушенных местообитаниях – обочинах грунтовых и шоссейных дорог, по олуговевшим склонам ж.-д. насыпей, окраинам полей, вырубкам, пустошам, гарям в большом количестве встречаются *Alchemilla monticola*, *A. gracilis*. На некоторых типах лугов они играют значительную фитоценотическую роль.

Морфологическое описание. Жизненная форма, структура многолетних органов и цветоносов у всех апогамных видов комплекса *Alchemilla vulgaris* одинакова (Петухова, 1977; Тихомиров и др., 1995). Манжетки – моноподиально-розеточные, короткокорневищные травянистые поликарпики с плагиотропным эпигеогенным корневищем, гемикриптофиты (Петухова, 1977, 1980).

Во взрослом состоянии функционирует только система придаточных корней, сравнительно тонких, от 1 до 2 мм в диаметре. Придаточные корни подузловые, расположены более или менее равномерно по всей длине корневища по 1–2 под узлом, образуя бахромчатую корневую систему. Придаточные корни нередко имеют разный диаметр. Наблюдается слабо выраженная анизоризия. Продолжительность функционирования корней зависит от возрастного состояния растения (Тихомиров и др., 1995).

Побеги манжетки дифференцированы на два типа (рис. 4). Многолетние вегетативные побеги розеточные, они длительно нарастают моноподиально за счет верхушечной почки и представлены эпигеогенным корневищем. Цветоносные побеги, развивающиеся на корневище, пазушные, моноциклические, удлиненные.

Корневище горизонтально распростертое, располагается в горизонте А на глубине 0,5–1 см, редко – немного глубже (Петухова, 1977). Его терминальная часть, несущая листья, приподнята над землей. По мере отмирания листьев благодаря контрактильной способности корней, надземная часть побега слегка углубляется в почву.

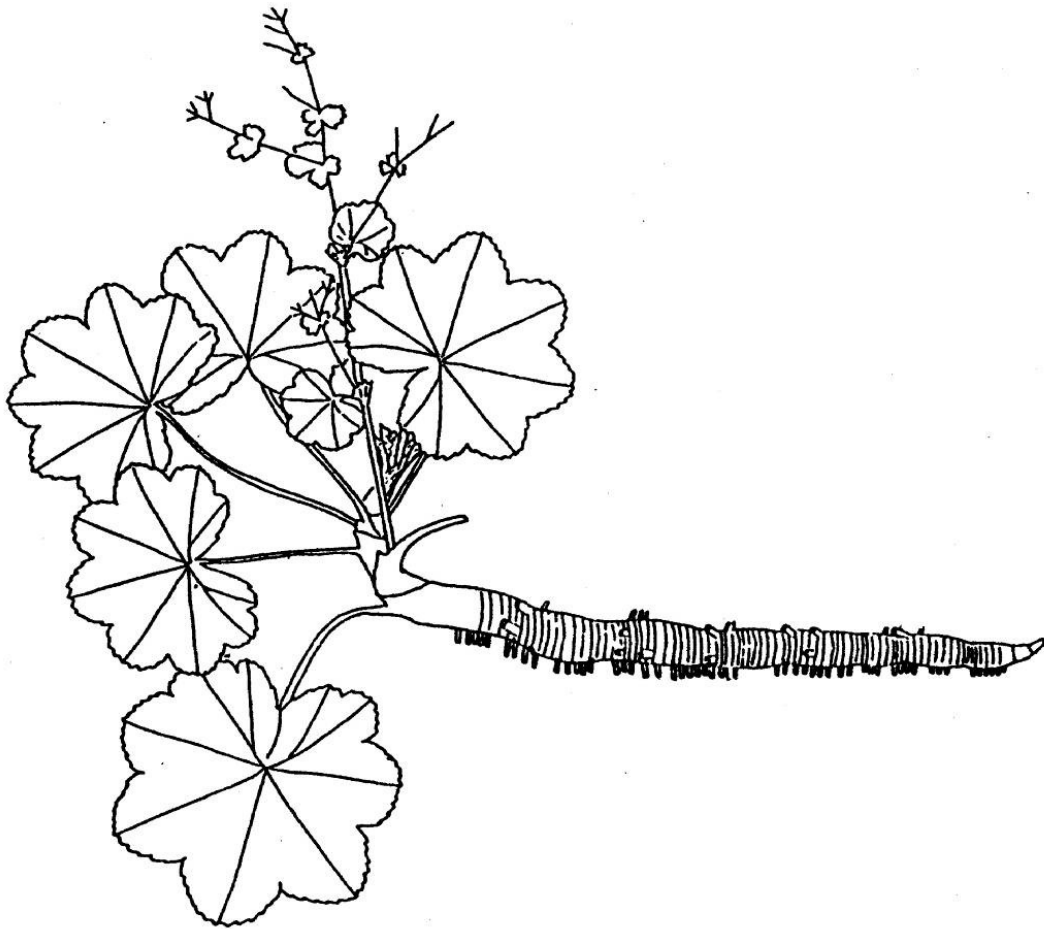


Рис. 4. Средневозрастное генеративное растение *Alchemilla monticola*
(по: Тихомиров и др., 1995)

На корневище хорошо заметны перехваты, соответствующие границам годичных приростов. Вследствие незначительной длины междоузлий (в среднем 1,2 мм) величина приростов невелика, максимально до 2 см. С базального конца корневище постепенно отмирает. Число сохранившихся годичных приростов зависит от возрастного состояния. Максимально отмечали до 13 годичных побегов, из них 6–8 с деятельными придаточными корнями (Петухова, 1977; Тихомиров и др., 1995).

На корневище формируются только листья срединной формации, благодаря чему почки – открытые (по терминологии И.Г. Серебрякова). Листья располагаются спирально, по формуле $2/5$. Они лишены отделительного слоя, и после их отмирания на корневище долго сохраняются остатки черешков и прилистников. Узел закрытого

типа, благодаря чему листовые рубцы имеют вид кольца, что облегчает подсчет листьев в пределах годичного прироста.

Розеточные листья длинночерешковые, с вытянутым (до 3 см длиной), замкнутым в виде влагалища основанием, охватывающим верхушечную почку. Apex побега достаточно хорошо защищен влагалищами листьев. Влагалище разрывается лишь у листьев, закончивших свой рост, в результате увеличения диаметра стебля.

Листовые пластинки розеточных листьев в очертании почковидные, округло-почковидные или округлые, пальчато-лопастные, с 7–9–11 лопастями. Лопасты по краю зубчатые. Жилкование пальчато-краевое.

Из пазушных почек, формирующихся на корневище, образуются боковые побеги различных типов – вегетативные, повторяющие в своем развитии главный побег, и монокарпические генеративные побеги (Петухова, 1977; Тихомиров и др., 1995). Первый лист пазушных почек (и вегетативных, и генеративных) представлен только влагалищной частью. В начале формирования почки он значительно обгоняет в росте последующие зачатки. Таким образом, пазушные почки манжеток мы можем считать закрытыми. Следует отметить, что большая часть пазушных почек не реализуется. Вегетативные почки остаются жизнеспособными в течение нескольких лет, переходя в разряд спящих и постепенно отмирая вместе с корневищем. Боковое вегетативное ветвление происходит редко. Как правило, трогаются в рост верхние почки в пределах вегетативной зоны (акротония).

Пазушные генеративные побеги удлиненные, олиственные, представлены фрондулезным закрытым тирсом. Длина междоузлий изменяется, подчиняясь правилу одновершинной кривой. Гипоподий отчетливо выражен, максимальной длиной отличается эпиподий.

Нижний лист цветоносного побега представлен только влагалищной частью. Остальные листья короткочерешковые, с крупными зелеными прилистниками и слабо развитым влагалищем, с 3–5-лопастной пластинкой. Верхние листья имеют вид крупнозубчатых по краю прицветников (с небольшой пластинкой или без нее).

В пазухах первых одного-двух листьев почки не закладываются, в пазухах следующих листьев формируются генеративные почки, причем нижние из них обычно не трогаются в рост.

Цветоносы манжеток представляют фрондулезные закрытые тирсы (Нотов, Глазунова, 1994). Они удлиненные, олиственные, с 8–10(13) узлами до терминального цветка. Оси I и II порядков цветоносов заканчиваются терминальными цветками (рис. 5). Под терминальными цветками оказываются сближенными два узла. Листья, расположенные на этих узлах, развиваются слитно, образуя чашевидную структуру, имеющую вид зубчатого по краю воротничка (рис. 5). Под терминальными цветками, завершающими оси I и II порядков цветоносного побега, обычно развиваются по две ветви, которые представляют дихазии с резко неравными по силе и дальнейшему характеру ветвления веточками. В каждом порядке ветвления такого дихазия под терминальным цветком образуются две веточки (рис. 5). Одна из них – компактный монохазий, а другая, более мощная, ветвится по принципу дихазия (Нотов, 1993б). Общее число порядков ветвления у наиболее широко распространенных видов варьирует от 8 до 14. У особей высокого уровня жизненности иногда можно наблюдать до 20 порядков ветвления.

Строение цветка одинаково у всех агамных видов комплекса *A. vulgaris* (Тихомиров и др., 1995). Цветок четырехчленный, четырехкруговой. Чашечка с подчашием. Венчик не развит. Характерно наличие колокольчатого или обратнойцевидного гипантия. В верхней части гипантия формируется плоский широкий железистый диск. Диск в очертании квадратный с небольшим отверстием в центре. Из отверстия выдается стилодий зрелого плодолистика. По краям диска развиваются 4 чашелистика и 4 листочка подчашия. Чашелистики яйцевидные или треугольные. Листочки подчашия ланцетные или яйцевидно-ланцетные, расположены между чашелистиками, чуть ниже последних. Тычинок 4. Они прикрепляются к наружной части диска и расположены между чашелистиками напротив листочков подчашия (Murbeck, 1941).

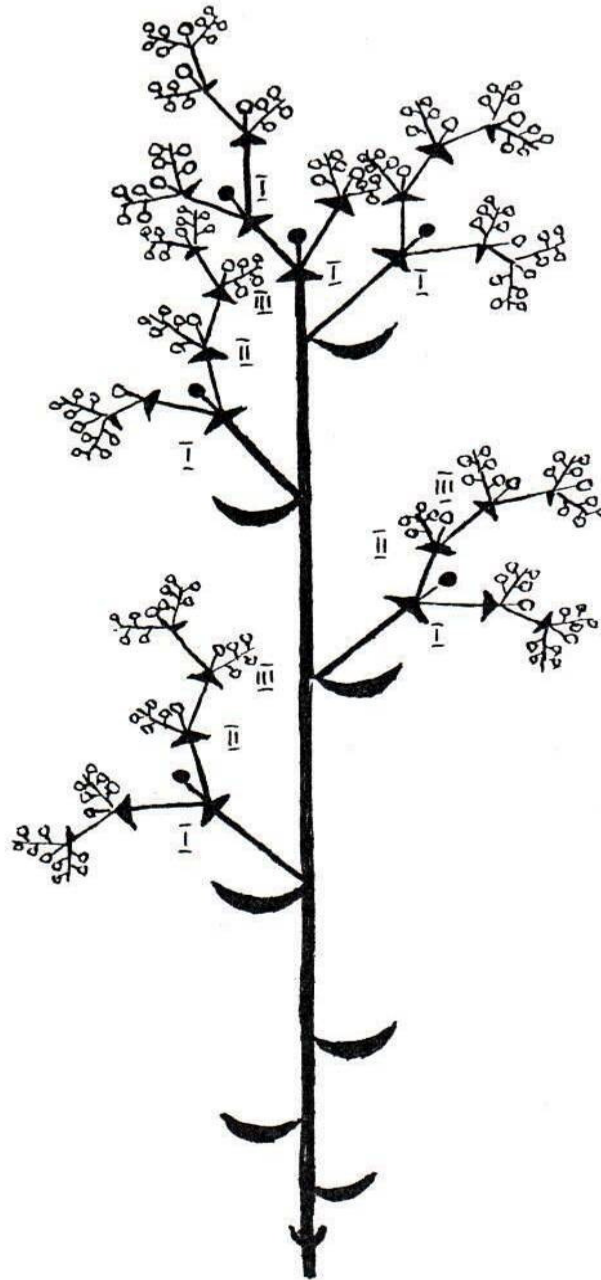


Рис. 5. Схема строения цветоноса манжеток
комплекса *Alchemilla vulgaris*
(по: Нотов, Андреева, 2007)

Пыльники почковидные, интрорзные, вскрываются поперечной щелью. Иногда встречаются недоразвитые тычинки с короткой тычиночной нитью и сморщенным черным или серым пыльником. Гинецей апокарпный, обычно мономерный. Плодолистик развивается внутри гипантия и занимает центральное положение на цветоложе. Он имеет короткую ножку. Завязь яйцевидной формы, стилодий гинобазический. Рыльце шаровидное. В нижней части плодолистика

заметен короткий брюшной шов. В полости завязи расположен один крупный, почти ортотропный семезачаток (Каден, 1968; Глазунова, 1986).

Ритм сезонного развития. Представители комплекса *Alchemilla vulgaris* – летне-зимнезеленые растения. Они выходят из-под снега с почти полностью развернувшимися одним – двумя листьями и с несколькими прошлогодними, сохранившимися в отмершем состоянии. Развертывание следующих листьев идет плавно в течение всего вегетационного сезона с начала апреля до конца августа.

В начале вегетативной зоны междоузлия короткие, корневище имеет характерный изгиб, несколько меньший диаметр, листья сравнительно небольшие. Дальше идет постепенное увеличение этих показателей до максимума в начале генеративной зоны. К концу генеративной зоны размеры листьев, длина междоузлий и диаметр корневища снова уменьшаются. В отдельных случаях плавный ход одновершинной кривой, характеризующей эти показатели, может нарушаться, однако общая тенденция изменений выдерживается довольно четко.

Участки побега, включающие вегетативные и генеративные почки, отражают ритм его развития и являются структурными единицами этого побега. К ним можно применить термин «элементарный побег» (Петухова, 1977). Интересно отметить, что у манжетки каждый элементарный побег заканчивает свое развитие уже во второй период вегетации. Неблагоприятный зимний период мешает нормальному развертыванию сформированных генеративных почек и, по-видимому, не обязателен для развития растений, о чем можно судить по плавному ходу одновершинной кривой, характеризующей различные количественные показатели. Так как каждый элементарный побег заканчивает развитие в следующем году, то участок корневища, соответствующий годичному побегу, включает часть предыдущего элементарного побега и часть элементарного побега, развитие которого начинается в этом сезоне. Следовательно, у манжеток также, как и у *Geum rivale*, наблюдается несоответствие между годичным и элементарным побегом.

3.4. *Alchemilla alpina*

Географическое распространение. Амфиатлантический арктоальпийский вид. Распространен в арктической Европе, в горных системах Южной Европы, в Гренландии, на востоке Северной Америки. Произрастает в альпийском поясе гор на скалистых уступах, каменистых россыпях и альпийских лужайках (Похилько, 1985).

Морфологическое описание. Система побегов *Alchemilla alpina* имеет такое же строение, как у представителей комплекса *Alchemilla vulgaris*. Длина междоузлий на скелетных побегах больше, чем у видов группы *A. vulgaris*. Особенно длинные междоузлия можно наблюдать на первых элементарных побегах при боковом ветвлении (рис. 6) (Нотов, 1993а). Розеточные листья пальчаторассеченные.

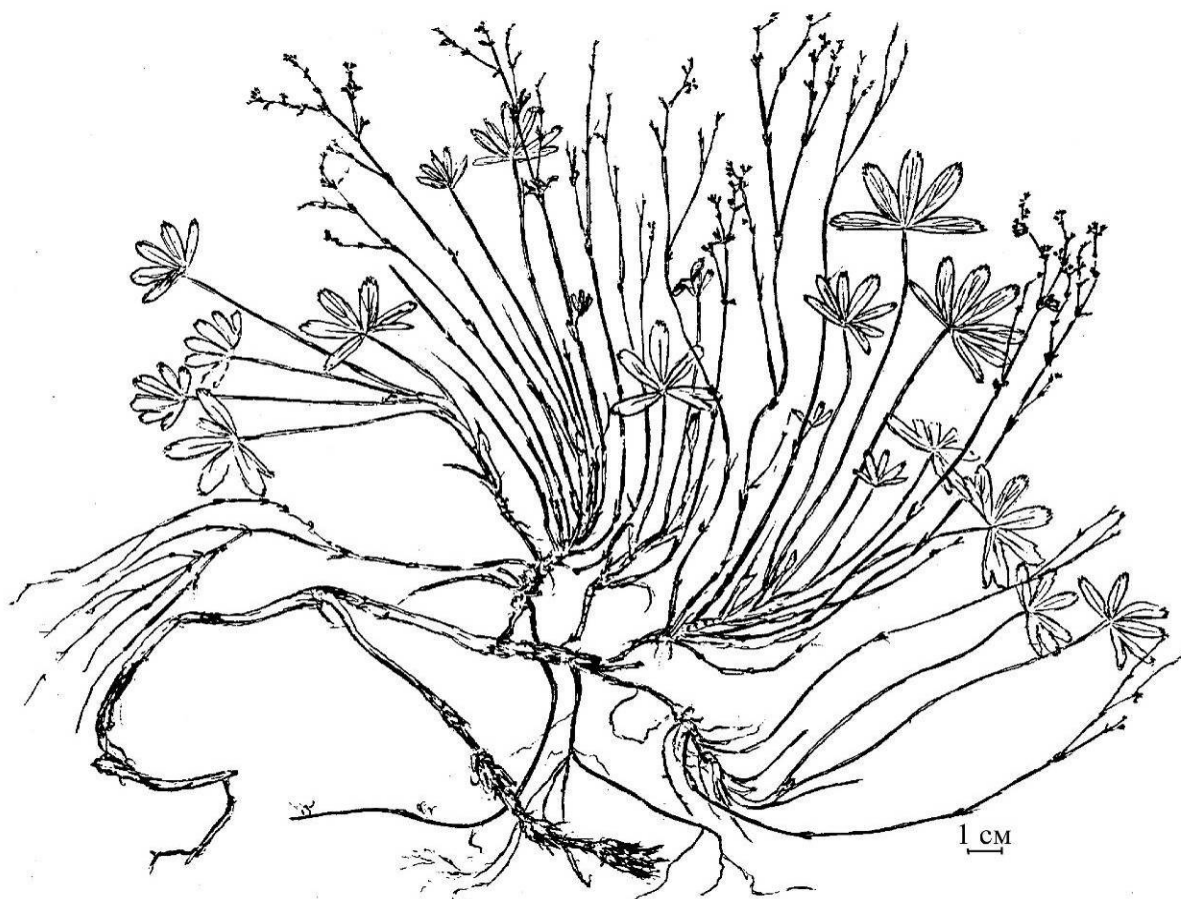


Рис. 6. Структура системы побегов *Alchemilla alpina*
(по: Нотов, 1993б)

В отношении жизненной формы *A. alpina* можно встретить разные точки зрения. В ряде случаев ее считают травянистым поликарпиком (Rothmaler, 1935; Похилько, 1985). Некоторые исследователи относят ее к кустарничкам и полукустарничкам (Oberdorfer, 1962; Fröhner, 1986). По отдельным признакам, которые разделяют травы и кустарнички, *A. alpina* существенно отличается от *A. vulgaris* (Нотов, 1993а).

У *A. alpina* долго функционирует главный корень, который вместе с 2–4 крупными придаточными корнями сохраняет свою активность до фазы клона. Для *A. alpina* характерна дифференциация придаточных корней. Ближайшие к растущим частям скелетных осей придаточные корни тонкие, короткие и не ветвятся. Они быстро погибают и не обладают выраженной контрактильной способностью. Крупные придаточные корни глубоко уходят в почву, обильно ветвятся и формируются позднее. В результате этого 3–5(7)-летние участки скелетных осей могут свободно лежать на поверхности субстрата. Постоянного «следования» придаточных корней за растущими частями побегов не наблюдается.

Интенсивное ветвление скелетных осей и описанный выше характер укоренения приводят к тому, что они располагаются в разных плоскостях и оказываются приподнятыми над поверхностью субстрата, что не свойственно травянистым растениям. Значительная активность камбия обеспечивает большую, чем у *A. vulgaris*, продолжительность жизни скелетных осей (Нотов, 1993а,б).

В отличие от *A. alpina* у манжеток комплекса *A. vulgaris* главный корень отмирает на ранних этапах онтогенеза. Наблюдается интенсивное образование придаточных корней (по 3–5 в каждом узле), что обеспечивает эффективное втягивание корневища в субстрат. Значительно быстрее происходит отмирание корневища в базальной части.

Наличие у *A. alpina* комплекса взаимосвязанных признаков (активный камбий, значительная продолжительность жизни скелетных осей, корневая система, не обеспечивающая эффективного прижатия скелетных осей к субстрату) сближает этот вид с кустарничковыми формами (Нотов, 1993а).

Пазушные цветоносы *A. alpina* имеют меньшее число узлов до терминального цветка (5–7), а в пределах группировок цветков, завершающих верхушки цветоносов и боковых осей второго порядка, только одна из веточек представляет дихазий. Вторая веточка является компактным монохазием.

Онтогенез. Главный корень сохраняется на протяжении всего виргинильного периода и функционирует у молодых и средневозрастных генеративных растений. Ветвление главного побега начинается у взрослых вегетативных или молодых генеративных растений. На протяжении почти всего большого жизненного цикла *Alchemilla alpina* имеет разветвленную систему побегов. Образование новых скелетных побегов у нее не связано с перевершиниванием материнской оси.

В онтогенезе *Alchemilla alpina* можно выделить следующие фазы морфогенеза: одноостное растение, фаза разветвленного первичного побега и фаза клона (Нотов, 1993а). В связи с интенсивным функционированием камбия в корневище формируется сплошное кольцо одревеснения. Первичный рост усиления незначителен. Большое количество одревесневших элементов приводит к тому, что у стареющих генеративных и сенильных растений сохраняется значительная часть корневища. Фаза клона может быть не выражена.

Фенология. Динамика цветения сходна с *A. vulgaris*. Цветоносы развиваются на элементарных побегах прошлого года. Только в условиях культуры или при продолжительной теплой осени возможно формирование цветоносов из почек, заложившихся на элементарном побеге этого года (Нотов, 1993б).

3.5. *Potentilla erecta*

Географическое распространение. Область распространения охватывает большую часть Европы, Западную Сибирь, Кавказ и Малую Азию (Тихонова, 1974). Растёт в светлых смешанных и лиственных лесах, в борах и на верещатниковых пустошах, на лесных полянах и опушках, по окраинам болот, вдоль канав мелиорации и дорог, на суходольных лугах, в горах поднимается до субальпийского пояса. Отличается от других европейских лапчаток четырехчленными цветками.

Морфологическое описание. Многолетнее травянистое короткокорневищное растение. Корневище эпигеогенное, сильно и неравномерно утолщенное, клубнеобразное, деревянистое. Генеративные побеги 10–20 см высотой, прямостоящие или приподнимающиеся, тонкие, стройные, хорошо облиственные, в верхней части 2–3- или многократно-вильчатые, вместе с черешками и цветоножками большей частью слабо коротко-волосистые. Розеточные листья большей частью тройчатые, на длинных черешках, ко времени цветения отмирающие. Листья на цветоносах большей частью сидячие, всегда тройчатые, с крупными листообразными глубоко-надрезанными прилистниками. Листочки сидячие или на очень коротких черешочках, продолговато обратнояйцевидные или ланцетные, с клиновидным основанием, начиная от середины крупно надрезанно-пильчатые, с отстоящими зубцами, с обеих сторон, в особенности же снизу по жилкам прижато-волосистые, реже сверху, а иногда и снизу почти голые.

Цветоносы пазушные, монотелические (Troll, 1954, 1957, 1969), представляют собой закрытые многоцветковые тирсы (рис. 7).

Цветки на длинных тонких цветоножках, одиночные, около 1 см в диаметре, тетрамерные. Чашечки волосистые, наружные чашелистики уже яйцевидно-ланцетных внутренних, те и другие островатые. Лепестки несколько длиннее чашелистиков, обратосердцевидные, выемчатые. Тычинки в числе 15–20 (Eichler, 1878) с длинными нитями и мелкими округлыми пыльниками. Цветоложе маленькое, волосистое. Орешки яйцевидные,

морщинистые, неясно килеватые. Столбик верхушечный, более-менее одной длины со зрелой семянкой, тонкий, почти одинаковой толщины по всей длине. Цветение с июня до августа.



Рис. 7. Структура системы побегов *Potentilla erecta*
(по: Серебрякова, 1981):

1, 2, 3 – терминальные цветки; α, β – прицветнички;
× – отмирающие и недоразвитые точки роста

В культуре изменяется время первого цветения, динамика формирования цветоносов (Тихонова, 1974). В условиях питомника виргинильный период длится 40–50 дней. Через 55–60 дней после появления всходов растения зацветают. Имматурный период в питомнике выделить не удастся (Тихонова, 1974).

Фенология. *Potentilla erecta* – летне-зимнезеленый гемикриптофит. В Московской области побеги трогаются в рост 15 апреля – 5 мая. Бутизация начинается 20–24 мая. Цветение происходит с 20–30 мая по сентябрь. Цветение полихронное (Тихонова, 1969, 1974). В августе – сентябре большая часть побегов отмирает.

При неблагоприятных погодных условиях образуется одна генерация розеточных листьев (осенне-зимняя). У некоторых экземпляров она представлена чешуевидными листьями, в пазухах которых закладываются почки, дающие весной начало генеративным побегам. Продолжительность жизни зимующих листьев 10–11 месяцев, весенних – 2 месяца. В условиях более интенсивного освещения возрастает число розеточных листьев. Осенне-зимняя генерация листьев четко выражена во всех случаях. У части растений наблюдаются весенняя и летняя генерации листьев. Особенно четко все три генерации розеточных листьев наблюдаются у растений, выращиваемых в питомнике (Тихонова, 1969, 1974).

Ритмы развития генеративного побега одинаковы в природе и культуре. Развертывание генеративных побегов продолжается в течение всего вегетационного сезона. Зачатки соцветий в пазушных почках формируются в течение всего вегетационного периода. Процесс этот замедляется зимой. Эндогенного периода покоя у лапчатки нет. Терминальная вегетативная почка раскрывается пролептически (Серебряков, 1951, 1952, 1966). Продолжительность внепочечной фазы генеративного побега составляет 2,5–4 месяца. Префлоральная вегетация длится в течение месяца. Цветение одного цветка происходит в течение 1–2 дней. Через 20 дней после завершения цветения семена полностью сформированы и спустя 3–5 дней начинают осыпаться.

При скашивании наземной массы ритм сезонного развития изменяется. После сенокоса начинается массовое образование розеточных листьев и новых генеративных побегов. В связи с этим удлиняется период цветения. При раннем наступлении зимы растения уходят под снег с еще не отмершими, но обычно желтеющими побегами (Тихонова, 1974).

Таким образом, все модельные объекты представляют моноподиально-розеточную архитектурную модель, имеют монотелические цветоносы, являются короткокорневищными поликарпиками, образующими эпигеогенное корневище. Они отличаются деталями строения скелетных осей (структура листьев срединной формации, возможность формирования чешуевидных листьев), генеративных побегов (малоцветковые цветоносы, тирсы разной сложности строения). Все описанные выше виды являются типичными травянистыми растениями. Только *Alchemilla alpina* обладает некоторыми чертами сходства с кустарничковыми формами. Модельные объекты имеют разные ритмы сезонного развития. Для некоторых представителей (*Geum rivale*, *Alchemilla vulgaris*) характерно несоответствие элементарного и годичного побегов. Анализ вариантов строения цветоносов целесообразно проводить на базе представлений об особенностях архитектурной модели и структуры системы побегов в целом.

Глава 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основными модельными объектами были виды комплекса *Alchemilla vulgaris* (*A. monticola*, *A. gracilis*), *Alchemilla alpina*, *Geum rivale*, *G. urbanum*, *Potentilla erecta*.

При разработке классификации аномальных вариантов цветоносов моноподиально-розеточных розоцветных дополнительно изучен материал по другим таксонам (виды родов *Alchemilla*, *Lachemilla* Rydb., *Potentilla*, *Sanguisorba*, *Waldsteinia* Willd.). Использованы наблюдения и материалы гербарных коллекций (гербарии им. Д.П. Сырейщикова Московского государственного университета (MW), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), Санкт-Петербургского государственного университета (LECB)).

Для выяснения основных вариантов строения аномальных цветоносов в роде *Geum* собран материал по *G. rivale* в окрестностях дер. Ферязкино Калининского района Тверской области в 1995–1997 гг. В конце июня – начале июля 1995 г. изучена популяция *G. rivale*, в которой у некоторых особей были повреждены верхушечные почки. Проанализировано 207 растений, которые произрастали на сыром разнотравно-злаковом низинном лугу. 10 образцов имели повреждения верхушечных почек, которые были связаны с погрызами, по-видимому, мышевидных грызунов. Эти повреждения спровоцировали развертывание боковых побегов. Тронулись в рост почки, расположенные на границе вегетативной и генеративной зон, что обусловило широкое распространение побегов промежуточного строения. Эти побеги не только в разной степени совмещали признаки скелетных осей и цветоносов, но и имели многочисленные пролиферации в цветках, различные аномалии, представляющие комбинации разных элементов цветка. В 2008–2009 гг. собран дополнительный материал по *G. rivale*, исследованы аномальные структуры генеративной сферы у *G. urbanum*. Изучено по 800 образцов каждого вида.

Материал по цветоносам *Alchemilla alpina* собран в Ботаническом саду Московского государственного университета в 1988–1990 гг. Проанализирован фрагмент клона из 4 партикул. В общей сложности изучено более 150 цветоносов. Выявлены основные варианты цветоносов нетипичного строения. Описаны цветоносы, развивающиеся по озимому моноциклическому типу.

Частота встречаемости и закономерности распространения аномальных вариантов цветков у видов комплекса *Alchemilla vulgaris* изучены на материале по *Alchemilla monticola* и *A. gracilis*, собранном в Калининском районе Тверской области. На базе этого материала выяснен характер распределения разных типов аномальных цветков на цветоносах.

Цветоносы *Alchemilla monticola* собраны в окрестностях поселка Бурашево на манжетково-злаковом лугу, расположенном недалеко от поля. В ближайших окрестностях явных источников химического и радиационного загрязнения не обнаружено. Материал взят из одной популяции. Первая выборка собрана 27–29 июня 1998 г., вторая – 26–30 июня 1999 г. Отмеченные годы наблюдений существенно отличались по погодным условиям. В 1999 г. была сильная и продолжительная засуха, оказавшая существенное влияние на нормальное развитие растений. Первая выборка включала 20, а вторая – 25 экземпляров средневозрастных генеративных растений *A. monticola* одинакового уровня жизненности. Так как среднее число цветков на цветоносах растений первой и второй выборки сильно различалось, мы проанализировали разное число образцов, приведя в соответствие общее число изученных цветков в каждой выборке. Камеральная обработка проведена в 1999 г. У каждого образца изучен один, самый нижний по положению на годичном побеге, цветонос. Цветоносы размягчали на паровой бане и анализировали строение цветков. Для каждого цветоноса составлена подробная схема ветвления с точным указанием положения всех обнаруженных аномальных цветков (см. приложение). Каждый цветок изучен под бинокулярной лупой МБС-9 при увеличении 18 и 63. Особенности строения аномальных цветков отмечали на рисунках (см. табл. 19 в приложении). Из первой выборки проанализировано 20 цветоносов и

5073 цветка, из второй – 25 цветоносов и 5144 цветка. В общей сложности изучено 10217 цветков. Данные оформлены в виде сводной таблицы (см. приложение).

Материал по *Alchemilla gracilis* собран в окрестностях деревни Фефелово Калининского района Тверской области на манжетково-злаковом лугу. В ближайших окрестностях явных источников химического и радиационного загрязнения не обнаружено. Собрано 2 выборки во второй половине июля. Первая выборка взята 17 июля 2008 г., вторая – 20 июля 2009 г. Камеральная обработка проведена в 2008–2009 гг. по описанной выше схеме. Из первой выборки проанализировано 20 цветоносов и 5167 цветка, из второй – 25 цветоносов и 10214 цветка. В общей сложности изучено 15381 цветков. Данные оформлены в виде сводной таблицы (см. табл. 20, приложение).

При выяснении частот встречаемости аномальных цветков у представителей комплекса *Alchemilla vulgaris* на материале, собранном в Калининском районе Тверской области, изучено 25598 цветков.

Для выяснения частоты встречаемости цветков нетипичного строения у *Potentilla erecta* в июне – июле 1997 г. собран материал в окрестностях дер. Ферязкино Калининского района в естественных местообитаниях с разной степенью увлажнения (выборки 2 и 3). Растения выборки 2 произрастали на злаково-разнотравном лугу, а выборки 3 – в злаково-разнотравной ассоциации по краю низинного болота. Выборка 2 содержала 2723 цветка, выборка 3 – 2250 цветков.

Степень увлажнения местообитаний растений 2 и 3 выборок оценивали по шкалам Элленберга (Ellenberg et al., 1992). Средний балл степени увлажнения местообитаний определяли по формуле:

$$X = \frac{K_1 X_1 + K_2 X_2 + \dots + K_n X_n}{K_1 + K_2 + K_3 + \dots + K_n} = \frac{\sum K_i X_i}{\sum K_i},$$

где X – средний балл выраженности фактора; K_1 – K_n – баллы проективного покрытия видов по шкале Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1952); X_1 – X_n – баллы по шкале влажности (по шкалам Элленберга).

Для местообитания растений выборки 2 средний балл по шкале влажности составил 5,5. Условия увлажнения близки к средним. Для местообитания растений выборки 3 этот показатель достиг 6,4 балла, что характерно для влажных не просыхающих экотопов.

Для выяснения закономерностей изменчивости цветка дополнительно проанализирована выборка 1, собранная в июле 1995 г. в окрестностях дер. Ферязкино на сыром разнотравно-злаковом лугу. Общий объем выборки – 2750 цветков.

Всего проанализировано 7714 цветков *Potentilla erecta*. В связи с полихронным цветением в соцветиях представлены цветки на разных стадиях развития. У отцветающих цветков и цветков, находящихся в стадии плодоношения, венчик отсутствует. Для 1340 цветков проанализирована структура околоцветника в целом, а для 6374 цветков – структура чашечки и подчашия.

Созданы базы данных, в которых зафиксированы особенности строения и характер расположения аномальных цветков на цветоносах у изученных образцов *Alchemilla monticola*, *A. gracilis*, *Potentilla erecta*.

При биометрической обработке данных использованы общие руководства (Голикова и др., 1981; Глотов и др., 1982; Громько, 2003; Ефимова, 2004; Кремер, 2006 и др.). Для выяснения степени сходства выборок сопоставлены выборочные средние величины (Громько, 2003) по показателю среднее число аномальных цветков (см. раздел 6.1).

При оценке взаимозависимости между частотой встречаемости аномалий и частями цветка, в которых они обнаружены (подчашие, чашечка, андроей, гинецей), и расчете силы связи построены таблицы сопряженности, в которых конкретная часть цветка рассмотрена как причина, частота встречаемости аномалий – как следствие. Определен коэффициент взаимной сопряженности Пирсона (по: Ефимова, 2004) (см. раздел 7.1).

Глава 5. КЛАССИФИКАЦИЯ АНОМАЛИЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ МОДЕЛЬНЫХ ОБЪЕКТОВ

5.1. Варианты строения цветоносов

Строение аномальных цветоносов моноподиально-розеточных розоцветных определяется особенностями архитектурной модели (Андреева, Нотов, 2008, 2009а). Их необходимо учитывать в случаях с глубоким преобразованием структуры типичного цветоноса. У растений, представляющих эту модель, побеги четко дифференцированы на два типа. Вегетативные побеги розеточные, многолетние, нарастают моноподиально, генеративные – удлинённые, моноциклические, представлены пазушными цветоносами (Серебрякова, Петухова, 1978). Вегетативные побеги образуют короткое корневище или звенья каудекса. Встречаются различные варианты модели (Серебрякова, 1987). Спектр аномальных структур генеративной сферы моноподиально-розеточных растений характеризуется спецификой, которая связана с особенностями архитектурной модели (Андреева, Нотов, 2008, 2009). Наличие морфогенетических программ, которые определяют формирование разных типов побегов моноподиально-розеточных растений, обуславливает широкое распространение аномальных структур, образующихся в результате «наложения» (комбинации) двух алгоритмов развития. При этом формируются побеги, сочетающие в разной степени признаки вегетативных и генеративных (рис. 8–11). Их иногда называют побегами переходного типа (Черноброва, Петухова, 1991). На побегах, выполняющих генеративную функцию, появляются листья, похожие на листья вегетативных розеточных побегов. В основании цветоносов могут формироваться придаточные корни. Отмечены случаи образования вегетативной почки в области цветоноса, из которой может разворачиваться розеточный побег. Вегетативные побеги в целом или их основания могут стать удлинёнными.

Генеративные побеги с некоторыми признаками вегетативных встречаются у представителей разных групп розоцветных (Нотов,

Глазунова, 1994; Тихомиров и др., 1995; Андреева, Нотов, 2009а,б). Розеточные и похожие на них листья отмечены на таких побегах у видов родов *Alchemilla*, *Geum*. Формирование придаточных корней в основании аномальных цветоносов мы наблюдали у представителей родов *Alchemilla*, *Geum*, *Potentilla*, *Sanguisorba*, *Waldsteinia*.

Цветоносы видов рода *Geum*

При разработке классификации цветоносов нетипичного строения моноподиально-розеточных растений особый интерес представляет материал по видам рода *Geum*. На примере розоцветных с многоцветковыми сложноразветвленными цветоносами возможна детализация общей классификации (Нотов, Андреева, 2007).

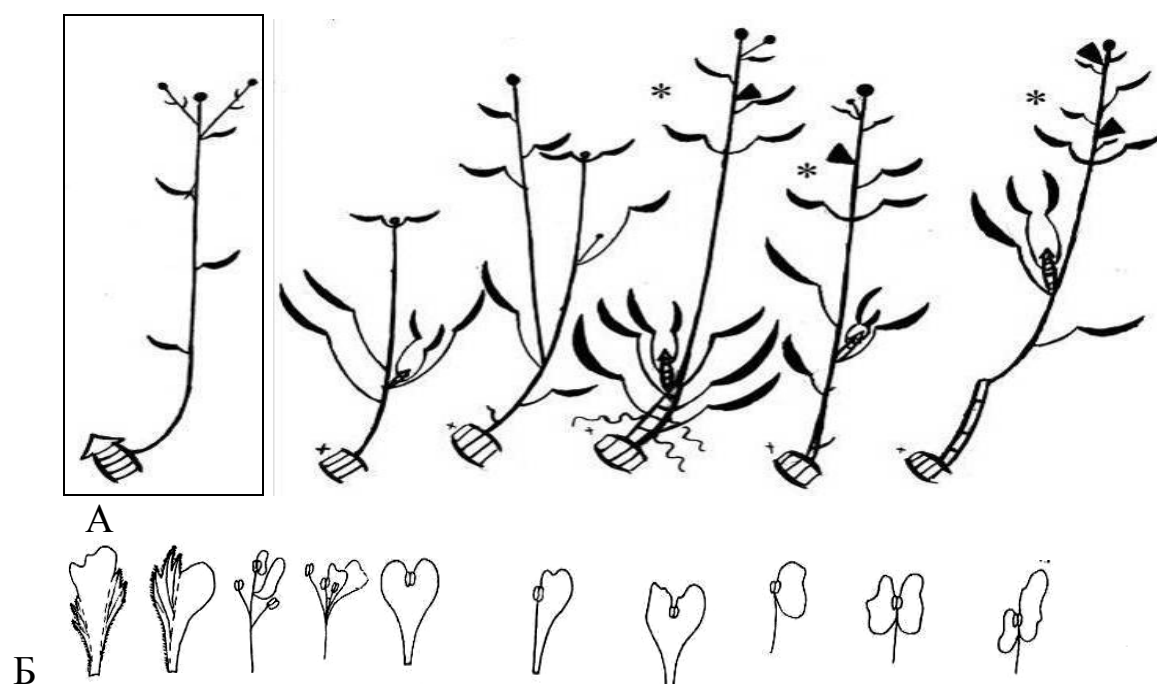


Рис. 8. Некоторые варианты аномалий генеративной сферы *Geum rivale*:

- А – цветонос нормального строения; * – пролиферирующие цветки;
- ▼ – гомеозисные структуры, сочетающие разные элементы цветка (Б);
- × – погибающая верхушечная почка;
- скобкой с заливкой обозначены листовые пластинки листьев и листовидных структур, тонкой скобкой – черешки; кружочки – цветки;
- заливкой показаны эфемерные органы и структуры;
- двойной линией отмечены многолетние и многолетние в будущем оси

Geum rivale – один из представителей розоцветных, у которого аномальные структуры генеративной сферы были выявлены очень давно (Бекетов, 1882). Однако классификация аномальных структур генеративной сферы *Geum rivale* до сих пор является дискуссионной.

Сложно классифицировать многочисленные варианты пролифераций (пролификаций), которые очень часто встречаются у этого вида (Бекетов, 1882; Мальцев, 1905; Кречетович, 1926; Коновалов, 1948). Наличие гинофора при зрелых плодах способствует продолжению морфогенетической активности на стадии формирования плодов. На побегах, которые в большей степени сходны с цветоносами, могут образовываться листья срединной формации, участки с укороченными междоузлиями. В некоторых случаях в основании таких побегов формируются эфемерные придаточные корни. У скелетных побегов могут быть удлиненные междоузлия. Нередко такие побеги быстро погибают.

Многие варианты пролифераций у *Geum rivale* и *G. urbanum* сопряжены также с образованием побегов промежуточного строения. Как правило, они формируются на границе вегетативной и генеративной зон материнской скелетной оси (Нотов, Андреева, 2008).

Различные варианты повреждения верхушечной почки могут способствовать увеличению частоты встречаемости разных аномалий. Уже в ранних работах появление некоторых аномалий у *Geum rivale* связывали с повреждениями почек насекомыми, воздействием высокого напряжения под линиями электропередач, фитопатогенными влияниями (Мальцев, 1905; Коновалов, 1948; Гуреева, Карташев, 1982).

Некоторые варианты гомеозисных структур у *Geum rivale* и *G. urbanum* Таблица 1

Типичная структура	Замещающая структура или ее элементы, развивающиеся в пределах анализируемой типичной структуры									
	скелетный моноподиальный побег	цветонос	цветок	цвето-ложе	листочек подчашия	чашелистик	лепесток	тычинка	пл.	
Скелетный моноподиальный побег (скелет. поб.)		цвtn. в ветет. зоне (на границе зон) (ветег. поб. промежуточного строения)	-	-	-	-	-	-	-	-
Цветонос (цвtn.)	скелет. поб. в генератив. зоне (ген. поб. промежуточного строения)		-	(л. верховой формации в виде лч. гчш.)	(л. верховой формации в виде чшл.)	л. верховой формации в виде чшл.	? лп. в пазухе л. верховой формации (л. верховой формации в виде лп.)	тч. в пазухе л. верховой формации (тч. на цвtn.)	-	-
Цветок (пв.)	-	цвtn. на месте пв. (пв. с элементами цвtn.)		-	-	-	-	-	-	-
Цветоложе (цвгл.)	-	цвtn. на месте цвгл. (с элементами цвtn.)	(цвгл. с пв.)	-	-	?	-	-	-	-
Листочек подчашия (лч. гчш.)	(лч. гчш. в виде л. средин. формации)	(лч. гчш. в виде л. верховой формации)	-			чшл. на месте лч. гчш. с фрагментами чшл.)	лп. на месте лч. гчш. (лч. гчш. с фрагментами лп.)	?	?	?
Чашелистик (чшл.)	(чшл. в виде л. средин. формации)	(чшл. в виде л. верховой формации)	-	лч. гчш. вместо чшл. (чшл. с элементами лч. гчш.)			лп. на месте чшл. (чшл. с фрагментами лп.)	тч. на месте чшл. (чшл. с пtn.)	?	?
Лепесток (лп.)	-	?	-	(лп. с фрагментами лч. гчш.)	(лп. с фрагментами чшл.)	(лп. с фрагментами чшл.)		тч. на месте лп. (лп. с пtn.)	?	?
Тычинка (тч.)	-	?	-	-	чшл. на месте тч. (тч. с лп.-видными фрагментами.)	чшл. на месте тч.	(тч. с лп.-видными фрагментами.)		?	?
Плодолистик(пл.)	(листовидный пл.)	(листовидный пл.)	?	-	чшл.-видные пл	чшл.-видные пл	лп. на месте пл.	?	?	?

Примечание. – логические запреты; ? – теоретически возможные; пtn. – пыльник, поб. – побег; в скобках варианты неполного гомеозиса.

Систематизацию образующихся у *Geum rivale* и *G. urbanum* вариантов аномальных структур может облегчить подход, базирующийся на представлениях о гомеозисе и гомеозисных структурах (Sattler, 1988, 1994). Применительно к видам рода *Geum* такие структуры затрагивают разные уровни и элементы системы побегов (табл. 1) (Андреева, Нотов, 2008). Более подробно изучены гомеозисные структуры в цветке. Специальный анализ побегов промежуточного строения, которые в разной степени сочетают признаки вегетативных и генеративных побегов, проводят очень редко. В таких побегах преобразованиями могут быть затронуты элементы и более низкого уровня (цветки, отдельные элементы цветка).

При анализе разнообразия гомеозисных вариантов аномальных структур мы учитывали тип замещающей структуры и оценивали степень соответствия ее типичному для данного объекта строению (Андреева, Нотов, 2008). Нередко в цветке появляются «химеры» в разной степени совмещающие элементы разных структур (например, лепестков и чашелистиков, лепестков и тычинок) (Кречетович, 1926, 1950). В этом случае говорят о неполном гомеозисе (Sattler, 1988, 1994).

В выборке по *Geum rivale*, собранной в конце июня – начале июля 1995 г., у 10 из 207 растений были повреждены верхушечные почки в результате погрызов, сделанных, по-видимому, мышевидными грызунами. Эти повреждения спровоцировали развертывание боковых побегов. Тронулись в рост почки, расположенные на границе вегетативной и генеративной зон, что обусловило широкое распространение побегов промежуточного строения. Эти побеги не только в разной степени совмещали признаки скелетных осей и цветоносов, но и имели многочисленные пролиферации в цветках, различные аномалии, представляющие комбинации разных элементов цветка (рис. 21–27, см. приложение).

Дополнительные материалы по *Geum rivale* и *G. urbanum*, собранные в 2008 и 2009 гг. позволили расширить имеющиеся данные. Найдены некоторые новые варианты гомеозисных структур.

Мы систематизировали выявленные аномалии с позиций представлений о гомеозисе и гомеозисных структурах. Спектр морфологических вариантов получился очень широкий (см. табл. 1).

Варианты строения боковых побегов моноподиально-розеточных растений

1. Типичные вегетативные розеточные побеги
2. Типичные генеративные побеги (цветоносы)
3. Боковые побеги с признаками побегов первого и второго типов:

а. вегетативные:

удлиненные с типичными для побегов 1 типа листьями
удлиненные с нетипичной структурой листовых пластинок

б. генеративные:

с придаточными корнями

– с пазушными вегетативными розеточными побегами

- с пролиферирующими цветками

- без пролиферирующих цветков

– без пазушных вегетативных розеточных побегов

- с пролиферирующими цветками

- без пролиферирующих цветков

без придаточных корней

– с пазушными вегетативными розеточными побегами

- с пролиферирующими цветками

- без пролиферирующих цветков

– без пазушных вегетативных розеточных побегов:

- с пролиферирующими цветками

- без пролиферирующих цветков

Кроме разных случаев полного гомеозиса (плодолистики, лепестки, тычинки на оси цветоноса, образующегося в результате пролиферации цветка, плодолистики в области венчика), обнаружены различные варианты неполного гомеозиса (структуры в разной степени сочетающие признаки листьев срединной формации,

листочков подчашия и чашелистиков, лепестков и чашелистиков, тычинок и лепестков). На разных уровнях в боковых побегах в разной степени проявлялись признаки, характерные для элементов цветоноса и скелетного побега.

Большая часть вариантов представляла случаи неполного гомеозиса. В табл. 1 мы попытались также отметить теоретически возможные варианты и основные логические запреты. Предложенная схема может быть использована для поиска новых аномалий у *Geum rivale* и у других моноподиально-розеточных розоцветных.

В разработанную нами классификацию включены цветоносы нетипичного строения. Она базируется на представлениях о структуре основных типов побегов моноподиально-розеточных растений, степени и характере преобразования их строения. В общем виде классификация включает приведенные ниже группы.

Классификация детализирована посредством указания на наличие или отсутствие гомеозисных структур, их типа (полный и неполный гомеозис), срастаний элементов цветоносов.

Цветоносы представителей рода Alchemilla

Материалы по аномалиям генеративной сферы видов рода *Alchemilla* позволяют дополнить предложенную выше классификацию пазушных боковых побегов моноподиально-розеточных растений. В группах 3а и 3б кроме моноциклических возможны варианты с озимым моноциклическим и дициклическим развитием. При этом преобразуется, как правило, и структура побегов. На цветоносах увеличивается число узлов до терминального цветка, число паракладиев, число узлов в пределах паракладиев. Возможно разворачивание почек в зоне торможения. Случаи появления озимых моноциклических генеративных побегов отмечены только для представителей розоцветных с многоцветковыми фрондулезными тирсами.

В условиях культуры в Ботаническом саду МГУ в 1988–1989 гг. выявлены цветоносы *Alchemilla alpina*, развивающиеся по озимому моноциклическому типу (Андреева, Нотов, 2009а). Их разворачивание начиналось в сентябре. На оси первого порядка растущих цветоносов

можно было наблюдать от 5 до 7 листьев. Главные оси и паракладии завершались зачатками дихазиев и монохазиев. В начале ноября первого сезона вегетации растущие генеративные побеги полегли. На нижних узлах некоторых цветоносов формировались эфемерные придаточные корни (рис. 9). Зачатки дихазиев и монохазиев на осях первого – второго порядков разворачивались весной следующего года.

Озимые моноциклические генеративные побеги в отличие от типичных моноциклических цветоносов имели 12–15 узлов до терминального цветка (при норме 5–6). Отмечено несколько генеративных побегов, у которых на оси первого порядка цветки и верхние паракладии не заложились и главная ось соцветия осталась открытой. Только на некоторых самых нижних паракладиях весной следующего сезона развернулись цветки (рис. 9Б). По-видимому, описанные структурно-ритмологические преобразования были обусловлены продолжительной теплой осенью.

У *Alchemilla alpina* отмечены разные варианты боковых побегов, сочетающих признаки вегетативных и генеративных (рис. 9, 28–31). При образовании нетипичных вегетативных побегов первый, реже следующие элементарные побеги имеют удлиненные междоузлия. Придаточные корни иногда эфемерны. У *Alchemilla alpina* обнаружены вегетативные побеги с 2–3 удлиненными элементарными. Описаны случаи образования на них нормальных пазушных цветоносов и развития боковых полурозеточных вегетативных побегов.

Пролонгация процесса разворачивания пазушных цветоносов является нормой у некоторых представителей рода *Lachemilla* (Focke) Rydb. (Нотов, 1993б). Например, у *Lachemilla tripartita* (Ruiz et Pav.) Rydb. главная ось цветоноса имеет 18–20 узлов до терминального цветка. В начале процесса цветения разворачивается терминальный дихазий и группа из 8 верхних паракладиев. Эта эфемерная часть цветоноса быстро разрушается. Позднее разворачиваются 7–8 нижних паракладиев. Самые нижние паракладии имеют 10–15 узлов до терминального цветка. Зачатки осей в пазухах нижних 3–5 листьев оснований этих паракладиев не разворачиваются.

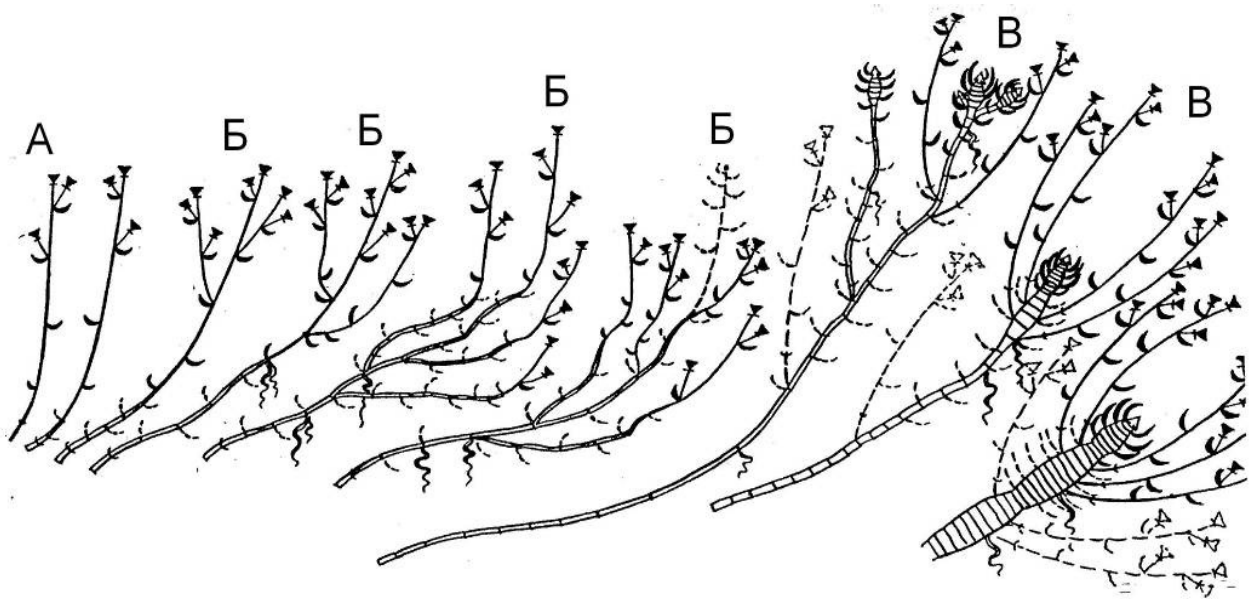


Рис. 9. Варианты боковых побегов *Alchemilla alpina*:

А – моноциклический цветенос; Б – озимые моноциклические генеративные побеги;
 В – полициклические вегетативные побеги с пазушными цветеносами;
 заливкой показаны эфемерные органы и структуры;
 двойной линией отмечены многолетние и многолетние в будущем оси,
 пунктиром – структуры, разрушенные к моменту наблюдения



Рис. 10. Некоторые варианты строения боковых побегов манжеток комплекса *Alchemilla vulgaris*

У представителей комплекса *Alchemilla vulgaris* возможно вторичное цветение в конце лета – начале осени. Однако цветоносы либо разворачиваются полностью, либо погибают на разных стадиях развития в результате вынужденного прекращения вегетации в связи с наступлением морозов. Формирование озимых моноциклических цветоносов у видов этой группы мы не наблюдали ни разу.

Анализ разнообразия боковых генеративных побегов нетипичного строения у *Alchemilla alpina* и видов комплекса *A. vulgaris* позволил выявить варианты с придаточными корнями и пазушными вегетативными розеточными побегами (рис. 9).

Розеточные вегетативные побеги из пазушных вегетативных почек, появляющихся в области цветоноса, развиваются очень редко. Мы наблюдали всего 3 таких цветоноса у среднерусских видов рода *Alchemilla* (*A. breviloba* Lindb. fil., *A. monticola*), и 4 цветоноса у *Geum rivale* (Андреева, Нотов, 2009а). Во всех случаях вегетативный розеточный побег формировался на месте паракладия (рис. 11), что позволяет рассматривать подобные варианты преобразований как гомеозисные. Розеточные листья таких побегов, как правило, имеют более мелкие размеры, чем листья на скелетных осях.

На основе цветоносов с вегетативными почками, которые стали почками возобновления, у некоторых розоцветных образовались оригинальные варианты моноподиально-розеточной модели. Метаморфизированными цветоносами являются ползучие столоны *Potentilla anserina* L., *P. reptans* (Серебрякова, 1987). У *Alchemilla pentaphyllea* L. на ортотропных цветоносах вместо одного – двух верхних паракладиев регулярно образуются почки возобновления. После цветения цветоносы полегают. Из этих почек формируются скелетные розеточные побеги (Нотов, 1993б).

Анализ цветоносов видов комплекса *Alchemilla vulgaris* позволил выявить основные варианты генеративных побегов нетипичного строения. Нормальные цветоносы являются фрондулезными закрытыми тирсами. Они удлиненные, олиственные с 8–10 (13) узлами до терминального цветка (Нотов, Глазунова, 1994; Тихомиров и др., 1995). Под терминальными цветками оказываются сближенными два узла. Расположенные на этих узлах листья

развиваются слитно, образуя чашевидную структуру, имеющую вид зубчатого по краю воротничка. Под терминальными цветками, завершающими оси 1–2-го порядков обычно развиваются две ветви, которые являются дихазиями с неравными по силе и дальнейшему характеру ветвления веточками. В каждом порядке ветвления такого дихазия под терминальным цветком обычно образуются две веточки. Одна из них – монохазий, а другая, более мощная, ветвится по принципу дихазия). Наиболее распространены варианты нетипичного строения с измененным числом (более двух веточек под терминальным цветком) и положением (разные варианты прирастания веточек к оси цветоноса, срастания цветков) элементов. Отмечены также цветоносы с измененной структурой. Возможна трансформация чашевидной структуры в спиралевидную. Найдено несколько цветков, у которых спирально расположенные элементы чашевидной структуры развивались на гипантии (табл. 19, варианты 183, 184). На побегах переходного типа чашевидные структуры могут иметь хорошо развитую листовую пластинку. Обычно они формируются под терминальными цветками на осях первого – второго порядков.

При формировании аномальных генеративных побегов, по-видимому, возможно нарушение гормональных градиентов, которое обуславливает образование на цветоносах различных структур с признаками вегетативных побегов и их элементов. В окрестностях дер. Пашино (Мордовия) 11.VI 1989 г. собран экземпляр *Alchemilla breviloba* с сильно измененной структурой цветоноса и разными комбинированными вариантами аномалий (рис. 11) (Андреева, Нотов, 2009а). На разных уровнях в цветоносе были сформированы структуры с признаками вегетативных побегов и их элементов. Листья с пластинками отмечены на осях первого – пятого порядков. Существенные изменения структуры произошли в области терминального плеихазия и самого верхнего паракладия. На месте последнего сформировался вегетативный розеточный побег с длинночерешковыми листьями (рис. 11А). Терминальный цветок, завершающий ось первого порядка преобразовался в листовидную структуру, имеющую вместо гипантия влагалищную часть с

прилистниками. Листовидная структура была с трехлопастной листовой пластинкой, расположенной на длинном черешке (рис. 11Б). Дихазий, завершающий ось 2-го порядка, содержал цветок с ярусной пролиферацией (рис. 11В). Чашелистики этого цветка имели форму крупнозубчатых зеленых пластинок, одна из которых была трехлопастной (рис. 11В). На дне гипантия располагался трехлопастной плодолистик с несросшимися краями. На его внутренней поверхности обнаружены два плодолистика с несросшимися краями. В базальной части трехлопастного плодолистика были две оси. Одна из них завершалась плодолистиком типичного строения с замкнутыми краями, другая – трехчленным цветком (рис. 11В). На одной из осей 3-го порядка в терминальной части тирса обнаружен цветок с чашелистиками, имеющими форму зеленых крупных зубчатых пластинок, одна из которых была трехлопастной (рис. 11Г). На описываемом цветоносе отмечены две листовые структуры с асцидиатными пластинками. В более высоких порядках ветвления цветки имели типичное строение.

Классификация аномальных вариантов цветоносов была детализирована благодаря учету возможных вариантов преобразования типичной структуры. Концептуальной основой использованного подхода стали представления Ю.А. Урманцева (1974, 1980, 1983) об общих закономерностях организации и преобразования разнообразия. Варианты цветоносов нетипичного строения объединены в шесть групп: 1) аномалии, связанные с изменением числа элементов; 2) аномалии, связанные с изменением структуры элементов; 3) аномалии, связанные с изменением положения элементов; 4) срастания (изменение отношений между элементами); 5) появление новой структуры; 6) комбинации разных типов (Андреева, 1995, 2009; Нотов, Андреева, 2007; Андреева, Нотов, 2010б).

Цветонос по сравнению с цветком – структура менее интегрированная. Он состоит из элементов разных уровней, образующих иерархически соподчиненную систему. Наряду с такими элементами как цветок, прицветник, узел, междоузлие, в качестве элементов цветоноса можно рассматривать отдельные группировки

цветков: веточки-мнохазии; дихазии, завершающие оси первого и второго порядков с веточками, отличающимися по степени развития и характеру ветвления. В этой связи при классификации цветоносов нетипичного строения следует учитывать структуру элементов разного уровня. В пределах основных групп аномалий выявлены описанные ниже варианты строения.

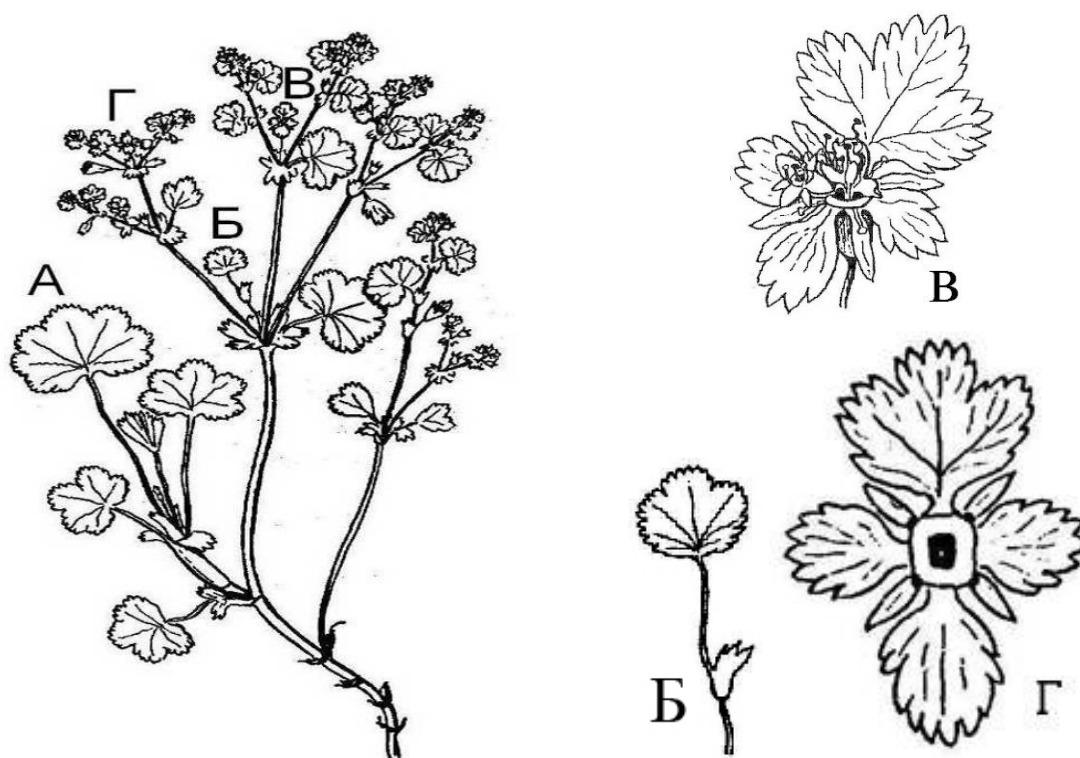


Рис. 11. Некоторые варианты аномалий генеративной сферы представителей комплекса *Alchemilla vulgaris*:

А – вегетативный розеточный побег на месте паракладия; Б – цветок в виде листовидной структуры; В – пролиферирующий цветок; Г – цветок с листочковидными чашелистиками

I варианты, связанные с изменением числа элементов. Детальный анализ вариантов с измененным числом элементов для цветоносов не представляет большого интереса. Число элементов цветоноса фиксировано не так строго, как в цветке. Более константным признаком можно считать только число сближенных веточек, формирующихся под терминальными цветками, которые завершают оси первого и второго порядков и число узлов на осях второго порядка. В просмотренном материале обнаружены варианты с увеличенным числом веточек под терминальным цветком.

Встречаются 3 и даже 4 веточки у разных видов комплекса *Alchemilla vulgaris*. При этом нередко увеличивается число узлов и прицветников под терминальными цветками.

II варианты, связанные с изменением структуры элементов. Наиболее обычны варианты, сопряженные с изменением структуры цветка. Они рассмотрены ниже при анализе аномалий цветка. В соцветиях манжеток нередко происходит разрыв чашевидной структуры, образуемой под терминальным цветком. Достаточно обычна также трансформация чашевидной структуры в спиралевидную.

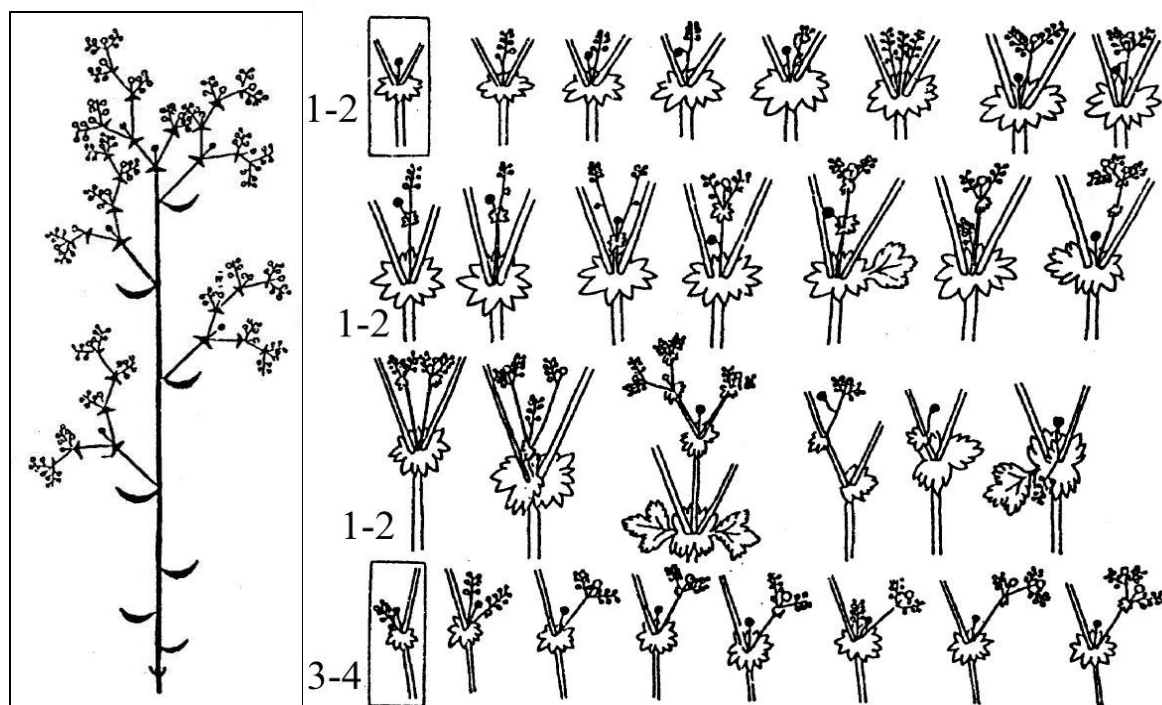


Рис. 12. Структура цветоноса *Alchemilla monticola* и некоторые варианты нетипичного ветвления в области терминальных цветков:

! – терминальный цветок; ☼ – монохазий; — — — лист с листовой пластинкой; — — — брактя; рамкой обведена норма; 1-4 – порядки ветвления

В первом случае прицветники, развивающиеся слитно, оказываются обособленными (рис. 12). При образовании спиралевидной структуры число прицветников увеличивается, а их основания образуют спираль (рис. 12). Иногда формируется чашевидная структура с хорошо развитой листовой пластинкой. Как правило, такие структуры образуются под терминальными цветками

на осях первого и второго порядков. Однако в единичных случаях мы наблюдали значительное число чашевидных структур с листовыми пластинками на осях третьего – четвертого и более высокого порядков (рис. 12). Отмечены случаи образования асцидиатных пластинок. При этом края нижних лопастей развиваются слитно (рис. 11). Иногда на веточках-монохазиях, которые в норме лишены прицветников, можно обнаружить мелкие прицветнички (рис. 12).

III варианты, связанные с изменением положения элементов. Анализ этой группы изменений не представляет большого интереса. Стабильным вариантом взаимного расположения является вариант, предполагающий пазушное положение оси по отношению к кроющему филлому. Оно сохраняется во всех случаях. Косвенным образом взаимное расположение элементов цветоноса изменяется при некоторых типах сростаний.

IV сростания (изменение отношений между элементами). Наличие в пределах цветоноса элементов разных уровней позволяет различать сростания между элементами одного и разных уровней. У манжеток отмечены многочисленные случаи сростания цветков (рис. 13). Как правило, сростаются два, реже три цветка. Нами отмечен единственный случай сростания четырех цветков. Цветоножки терминальных цветков, завершающих оси первого и второго порядков могут прирастать к одной из веточек, развивающихся под терминальными цветками.

В просмотренном нами материале обнаружены разные варианты конкаулесценций. Чаще сростаются веточки, развивающиеся под терминальными цветками, завершающими оси первого и второго порядков. Реже наблюдается слитное развитие трех таких веточек. Нами отмечены также случаи прирастания осей второго порядка к оси первого порядка. При этом веточки с цветками могут оказаться напротив кроющего листа расположенной выше оси второго порядка.

V появление новой структуры (элемента). Среди них варианты цветоносов с пазушным вегетативным розеточным побегом (рис. 11). У манжеток комплекса *A. vulgaris* отмечено только три таких случая. Появление розеточных вегетативных побегов в области соцветия можно рассматривать как образование новой, не характерной для

цветоноса структуры. К этой же группе аномалий можно отнести и случаи образования придаточных корней на цветоносах (рис. 10). Аномалии этой группы связаны с гомеозисными преобразованиями (Андреева, Нотов, 2008, 2009а).

VI комбинации разных типов. Возможны комбинации многих из рассмотренных выше вариантов строения цветоноса и его элементов. Чаще других встречаются варианты, в которых изменение числа сближенных под терминальным цветком ветвей сопряжены с образованием спиралевидной структуры (рис. 12). Отмечены единичные случаи формирования цветоносов, сочетающих все описанные варианты изменений.

Таким образом, при классификации нетипичных вариантов строения цветоносов моноподиально-розеточных растений целесообразно использование представлений о специфике моноподиально-розеточной модели. Общая классификация боковых побегов включает 4 уровня. Возможна детализация предложенной общей схемы с учетом ритма развития цветоносов на третьем уровне и вариантов преобразования типичной схемы строения на более низких уровнях.

5.2. Варианты строения цветков представителей рода *Alchemilla*

При классификации аномальных вариантов строения цветка выделены группы, которые использованы при детализации классификации цветоносов нетипичного строения (см. раздел 5.1).

Строение цветка одинаково у всех агамных видов комплекса *A. vulgaris* (Глазунова, Мятлев, 1990; Тихомиров и др., 1995). Цветок четырехчленный, четырехкруговой. Чашечка с подчашием. Венчик не развит. Характерно наличие колокольчатого или обратнойцевидного гипантия. В верхней части гипантия формируется плоский широкий железистый диск. Диск в очертании квадратный с небольшим отверстием в центре. Из отверстия выдается стилодий зрелого плодолистика. По краям диска развиваются 4 чашелистика и 4 листочка подчашия. Чашелистики яйцевидные или треугольные. Листочки подчашия ланцетные или яйцевидно-ланцетные, расположены между чашелистиками, чуть ниже последних. Тычинок

4, они прикрепляются к наружной части диска и расположены между чашелистиками напротив листочков подчашья. Пыльники почковидные, интрорзные, вскрываются поперечной щелью. Иногда встречаются недоразвитые тычинки с короткой тычиночной нитью и сморщенным черным или серым пыльником. Гинецей апокарпный, обычно мономерный. Плодолистик развивается внутри гипантия и занимает центральное положение на цветоложе. Он имеет короткую ножку. Завязь яйцевидной формы, стилодий гинобазический. Рыльце шаровидное. В нижней части плодолистика заметен короткий брюшной шов. В полости завязи расположен один крупный, почти ортотропный семязчаток (Глазунова, 1986).

Аномальные варианты строения цветков характеризуются значительным разнообразием (рис. 13). При систематизации цветков нетипичного строения выделены основные группы, которые использованы для детализации классификации аномальных цветоносов (Нотов, Андреева, 2007).

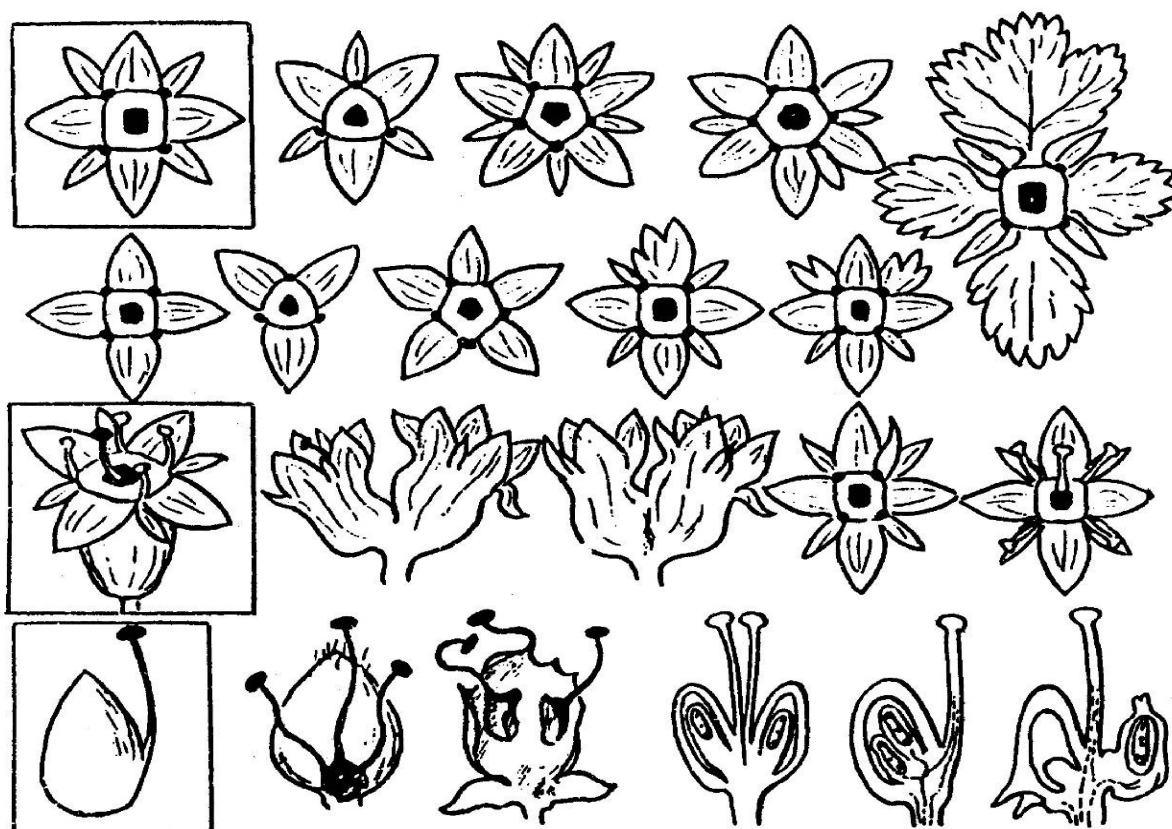


Рис. 13. Некоторые варианты строения цветков у манжеток: нормальный вариант дан в прямоугольной рамке

I – аномалии, связанные с изменением числа элементов цветка (N). Описаны аномалии с измененным числом кругов (Nк) (рис. 14) и аномалии с измененным числом элементов в кругах или в каком-либо одном круге (Nэ) (рис. 14). Возможны также комбинированные варианты рассмотренных подтипов (Nэк) (рис. 14). Число кругов в цветке – признак достаточно стабильный. Однако отмечены случаи уменьшения или увеличения числа кругов (как правило, можно наблюдать исчезновение листочков подчашия) или появление элементов нового круга (развитие чашелистиков или листочков подчашия, представляющих отсутствующие в типе круги, реже – появление тычинок внутреннего круга) (рис. 14). Число листочков подчашия, чашелистиков и тычинок может изменяться от 0 до 6. Отмечены цветки, в которых эти элементы отсутствуют, и цветки, в которых их число варьирует от 1 до 6. Число плодолистиков изменяется от 0 до 2.

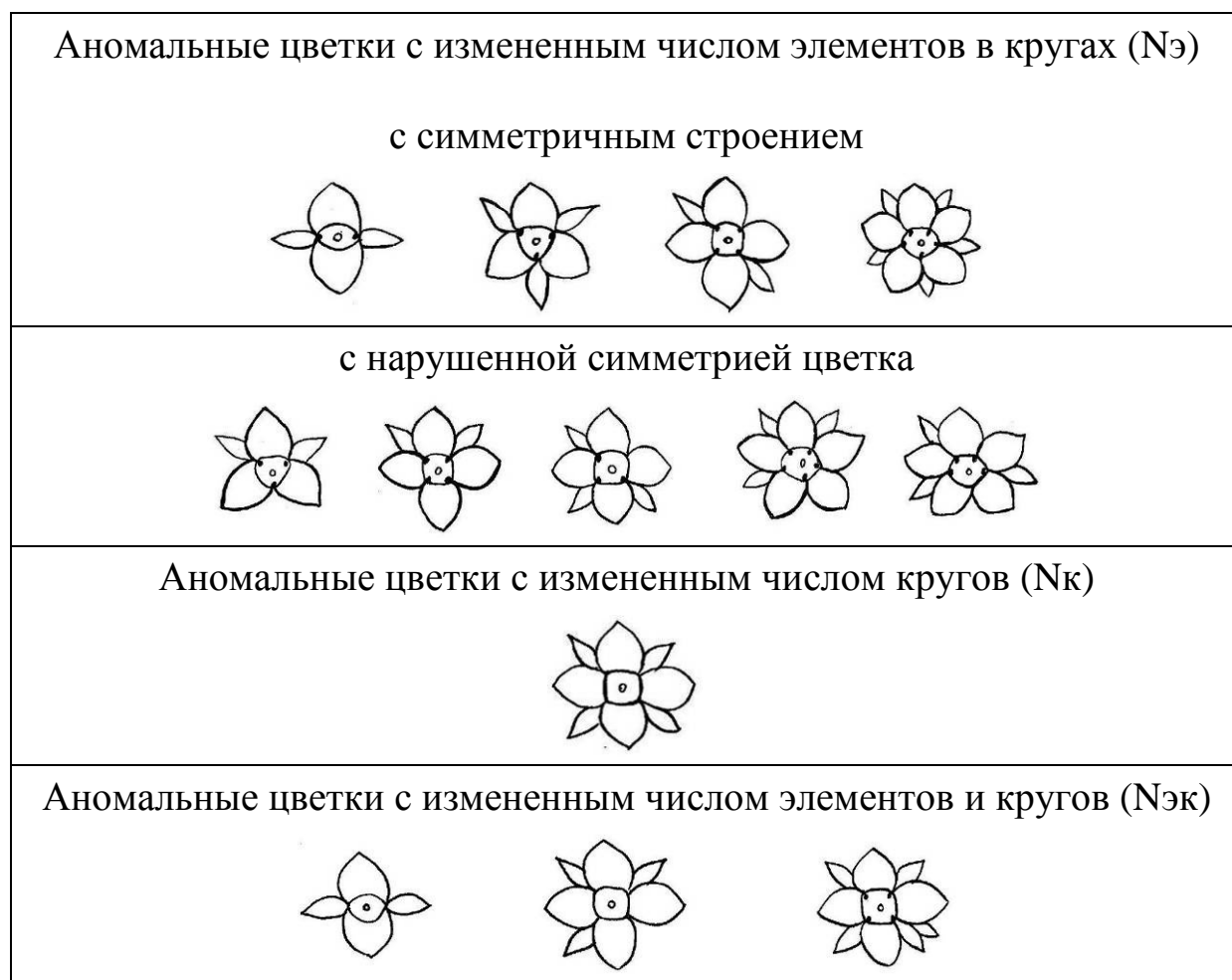


Рис. 14. Некоторые варианты аномальных цветков
Alchemilla monticola
с измененным числом элементов

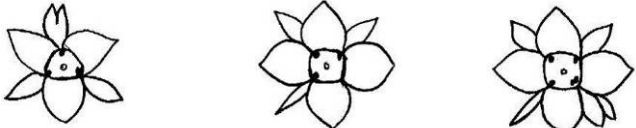
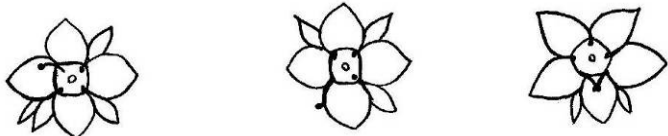
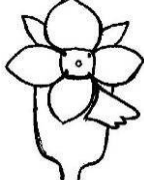



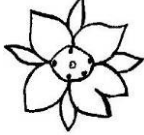
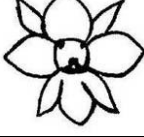
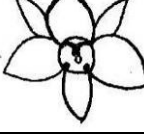
NэS	
NэFэ	
ST	
SFэ	
NэкS	
NэSFэ	
NэST	
STFэ	
NэTFэ	

Рис. 15. Некоторые варианты строения цветка *Alchemilla monticola* с комбинированными типами аномалий

II – аномалии, связанные с изменением структуры элементов (S). Отмечено изменение формы чашелистиков и листочков подчашья. Иногда образуются двузубчатые и трехзубчатые или двураздельные и трехраздельные листочки подчашья. Встречаются двузубчатые чашелистики. Крайне редко встречаются трехлопастные

чашелистики с зубчатыми по краю лопастями. Нередко чашелистики и листочки подчашия имеют нетипичные размеры. При этом, как правило, изменяется форма. Чашелистики и листочки подчашия становятся узколанцетными, линейными или широкояйцевидными. Отмечены случаи появления тычинок с плоской тычиночной нитью.

III – аномалии, связанные с изменением положения элементов (Т). Встречаются очень редко, как правило, в сочетании с другими типами аномалий. Например, отмечен трехчленный цветок, развивающийся на стенках незамкнутого плодолистика, плодолистика на внутренней поверхности стенки завязи, семязачаток на наружной поверхности стенки завязи, чашелистики и листочки подчашия в нижней и средней частях гипантия. В просмотренной выборке тип III обнаружен только в сочетании с другими отклонениями (ST, NэST, STFэ, NэTFэ) (рис. 15).

IV – срастания (изменение отношений между элементами) (Fэ). Встречаются часто, но в сочетании с другими нарушениями (рис. 15). Могут срастаться элементы одного круга и элементы разных кругов. Отмечены случаи срастания тычинок, плодолистиков. Найдены цветки, у которых изменение числа элементов сочеталось одновременно с двумя рассмотренными выше вариантами срастания (срастание элементов одного круга и срастание элементов разных кругов).

V появление новой структуры (элемента). При анализе аномалий цветков к этой группе отнесены только случаи формирования на гипантии элементов чашевидной структуры. Такие цветки встречаются очень редко. Подобные преобразования мы наблюдали только у 5 цветков (табл. 19, вариант 183, 184).

VI – комбинации рассмотренных типов. Встречаются довольно часто. Могут сочетаться два, три и даже все четыре типа. На нашем материале представлены следующие комбинированные варианты: а) с измененным числом и структурой элементов (NэS); б) с измененным числом элементов и срастанием элементов (NэFэ); в) с измененной структурой и нетипичным положением элементов (ST); г) с измененной структурой и срастанием элементов (SFэ); д) с измененным числом элементов, кругов и нетипичной структурой

элементов ($N\acute{e}kS$); е) с измененным числом, структурой элементов и срастанием элементов ($N\acute{e}SF\acute{e}$); ж) с измененным числом, структурой и положением элементов ($N\acute{e}ST$) (рис. 15).

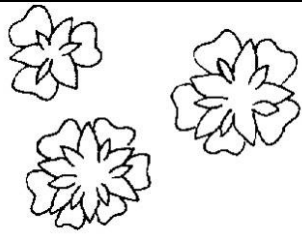
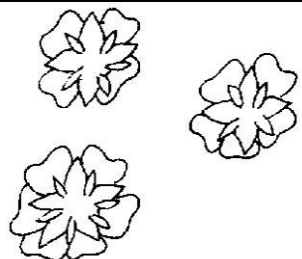
5.3. Варианты строения цветков *Potentilla erecta*

При наличии апокарпного гинецея, состоящего из большого нефиксированного числа плодолистиков и большого числа тычинок целесообразен анализ вариантов строения околоцветника. В данном случае при достаточно пластичной структуре листочков подчашия, чашелистиков и лепестков возможна детализация предложенной в разделе 5.2 схемы классификации цветков нетипичного строения с учетом возможных вариантов формы элементов каждой части цветка.

















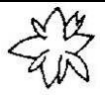
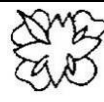

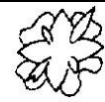
В материале, собранном в Калининском районе Тверской области, не обнаружены варианты строения, связанные со срастанием и изменением положения элементов. Такие варианты встречаются очень редко и в других семействах цветковых.

I Варианты околоцветника с измененным числом элементов (N). Эта группа объединяет околоцветники с измененным числом элементов в кругах или в каком-либо одном круге. Анализ материала показал, что число кругов в околоцветнике является стабильным признаком. Чаще других встречаются пятичленные цветки. Среди околоцветников с измененным числом элементов можно отметить варианты с равным числом элементов в разных кругах, симметрия околоцветника при этом не нарушается и асимметричные околоцветники с разным числом элементов в разных кругах. Встречаются трех-, пяти- и шестичленные околоцветники. Среди асимметричных околоцветников обнаружены следующие варианты: а) в околоцветнике изменяется число элементов подчашия; б) в околоцветнике изменяется число лепестков; в) число элементов околоцветника изменяется во всех кругах.

I. Околоцветники с измененным числом элементов (N)

<p>Ia</p> 	<p>Iб</p> <p>Iб₁</p> <p>Iб₂</p> <p>Iб₃</p> 
---	--

II. Околоцветники с измененной структурой элементов (S)

Па размер			Пб форма элемента				
	К'	К	С		К'	К	С
Па ₁				Пб ₁ двузубчатый			
				Пб ₂ двулопастной			
				Пб ₃ трехлопастной			
Па ₂				Пб ₄ с цельной верхушкой			
				Пб ₅ с сильно выемчатой верхушкой			
				Пб ₆ сложен вдоль продольной оси			
				Пб ₇ листовидный			
Па ₁	Па ₂	Пб _{1,2}	Паб _{1,4}	Паб _{1,2}	Паб _{1,5}		
							

VI. Околоцветники с измененным числом и структурой элементов



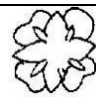
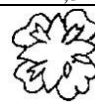


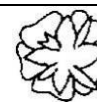
I a II		I б II				
Па II б	Ia II аIб ₂	Iб ₁ II а ₂	Iб ₁ II а ₂	Iб ₃ Пб _{1,6}	Iб ₃ II б	Iб ₂ II а ₁
1,4		б ₄	б _{1,3}		2,4,5	б ₁
						

Рис. 16. Некоторые варианты строения нетипичных околоцветников *Potentilla erecta*:

К' – листочек подчашия, К – чашелистик, С – лепесток

- I. Околоцветники с измененным числом элементов.*
- а. Без нарушения симметрии (Ia):
 - трехчленные
 - пятичленные
 - шестичленные.
 - б. С нарушением симметрии (Iб):
 - изменено число листочков подчашия (Iб₁)
 - изменено число лепестков (Iб₂)
 - изменено число элементов чашечки и венчика (Iб₃).
- II. Околоцветник с измененной структурой элементов.*
- а. Изменен размер элементов (IIa):
 - увеличен (IIa₁)
 - листочек подчашия
 - чашелистик
 - лепесток
 - уменьшен (IIa₂):
 - листочек подчашия
 - чашелистик
 - лепесток
 - б. Изменена форма элементов (IIб):
 - двузубчатый (IIб₁):
 - листочек подчашия
 - чашелистик
 - лепесток
 - двулопастной и двураздельный (IIб₂)
 - листочек подчашия
 - чашелистик
 - лепесток
 - трехлопастной и трехраздельный (IIб₃)
 - листочек подчашия
 - чашелистик
 - лепесток
 - с цельной округлой верхушкой (IIб₄)
 - листочек подчашия
 - чашелистик
 - лепесток
 - с сердцевидной двураздельной верхушкой (IIб₅)
 - листочек подчашия
 - чашелистик
 - лепесток
 - сложен вдоль продольной оси (IIб₆)
 - листочек подчашия
 - чашелистик
 - лепесток
 - листовидный (IIб₇)
 - листочек подчашия
 - чашелистик
 - лепесток

VI. Околоцветник с измененным числом и структурой элементов

- $Ia_1\Pi b_{1,4}$
- $Ia_1\Pi a_1 b_2$
- $Ib_1\Pi a_2 b_4$
- $Ib_1\Pi a_2 b_{1,3}$
- $Ib_3\Pi b_{1,6}$
- $Ib_3\Pi b_{2,4,5}$
- $Ib_2\Pi a_1 b_1$ и т.д.

II Варианты околоцветника с измененной структурой элементов (S). Подобные отклонения встречаются довольно часто. Для всех элементов околоцветника отмечены сходные группы вариантов: а) варианты с нетипичными размерами элементов; б) варианты с нетипичной формой элементов. Элементы подчашия и чашечки могут быть как увеличенных так и уменьшенных размеров. Более стабильны размеры лепестков. Форма элементов нетипичного строения крайне разнообразна. Встречаются варианты с элементами разного строения в пределах одного или нескольких кругов.

VI Варианты околоцветника с измененным числом и структурой элементов (NS). Околоцветники такого типа образуются довольно часто.

Описывая отмеченные варианты строения околоцветника в пределах выделенных групп мы учитывали глубину наблюдаемых отклонений от нормы, характер преобразования структуры и влияние произошедших изменений на симметрию околоцветника. С учетом отмеченных выше признаков классификация вариантов строения околоцветника *Potentilla erecta* будет включать три основных типа вариантов, каждый из которых подразделяется на несколько групп.

Схема упорядочивания выявляемых вариантов строения околоцветника представлена на рис. 16. В просмотренной выборке отмечены не все теоретически возможные варианты. Например, не выявлены лепестки с увеличенными размерами. Не обнаружены чашелистики и листочки подчашия с трехлопастными, цельными округлыми, сердцевидными раздельными верхушками. Листовидная форма элемента околоцветника отмечена только для листочков подчашия, а сложенные вдоль продольной оси структуры найдены только для лепестков (рис. 16). Комбинированные варианты строения околоцветника весьма разнообразны. В группе *VI* отмечены лишь некоторые варианты с разными комбинациями изменений.

Таким образом, многие аномальные варианты генеративной сферы моноподиально-розеточных розоцветных связаны с «наложением» алгоритмов морфогенеза двух основных типов побегов, характерных для этой архитектурной модели. В этой связи увеличивается частота встречаемости гомеозисных структур.

Классификация цветоносов нетипичного строения моноподиально-розеточных растений должна базироваться на представлениях о структуре основных типов побегов, характерных для этой архитектурной модели, степени и характере преобразования их структуры. Возможно формирование генеративных побегов с придаточными корнями, вегетативными розеточными побегами, пролиферирующими цветками, содержащими фрагменты цветоносов. Классификация может быть детализирована посредством указания на наличие или отсутствие гомеозисных структур, их типа (полный и неполный гомеозис), срастаний элементов цветоносов. В результате структурно-ритмологических преобразований возможно формирование озимых моноциклических генеративных побегов.

При классификации аномальных вариантов строения цветка целесообразно использование представлений об общих закономерностях организации и преобразования разнообразия. При таком подходе возможно выделение пяти основных типов аномалий, которые связаны с изменением: 1) числа элементов; 2) структуры элементов; 3) положения элементов; 4) отношений между элементами (срастания); 5) появление нового элемента (гомеозисные преобразования). Широко распространены разные комбинации этих типов. Использование этого подхода позволяет детализировать общую классификацию типов боковых побегов, основанную на представлениях о структуре побегов моноподиально-розеточной архитектурной модели.

Детализацию классификации цветков нетипичного строения необходимо проводить с учетом характера распространения общих вариантов и степени изменчивости структуры элементов отдельных частей цветка.

Глава 6. ЧАСТОТА ВСТРЕЧАЕМОСТИ ЦВЕТКОВ НЕТИПИЧНОГО СТРОЕНИЯ

6.1. Виды комплекса *Alchemilla vulgaris*

6.1.1. *Alchemilla monticola*

Материал по *A. monticola* взят в окрестностях пос. Бурашево Калининского р-на Тверской обл. на манжетково-злаковом лугу. В ближайших окрестностях явных источников химического и радиационного загрязнения не обнаружено. Собраны две выборки: первая – 27–29 июня 1998 г., вторая – 26–30 июня 1999 г. Годы наблюдений отличались по погодным условиям. В 1999 г. отмечена очень сильная и продолжительная засуха. Проанализированы средневозрастные генеративные растения одинакового уровня жизненности. Так как среднее число цветков на цветоносах в этих выборках отличалось, мы посмотрели во втором случае большее число цветоносов, сделав сопоставимым общее число цветков в выборках. В первой изучено 20 образцов, во второй – 25. У каждого образца исследовали один, самый нижний по положению на годичном побеге цветонос. В первой выборке проанализировано 20 цветоносов и 5073 цветка, во второй – 25 цветоносов и 5144 цветка. Фиксировали положение каждого цветка на цветоносе и определяли порядок ветвления. В общей сложности изучено 10217 цветков (табл. 2).

На каждом изученном цветоносе обнаружены аномальные цветки. В пределах первой выборки их доля варьировала от 13,5 до 44,9% и составила в среднем 27,8% (табл. 2). Во второй выборке частота изменялась от 2,4 до 49,6%.

Выборки, собранные в 1998 и 1999 гг., сопоставлены по выборочным средним показателям (частота встречаемости аномальных цветков). Среднее число аномальных цветков для первой выборки \tilde{x}_1 составило 70,6, а для второй \tilde{x}_2 – 51,0. Дисперсия по первой выборке 958, по второй – 1175. Абсолютная разность показателей средних $|\tilde{x}_1 - \tilde{x}_2|$ равна 19,6.

Среднюю ошибку разности $\mu_{разн}$ рассчитывали по формуле

$$\mu_{разн} = \sqrt{\mu_1 + \mu_2} = \sqrt{\frac{D_1}{n_1} + \frac{D_2}{n_2}}, \text{ где } n_1 \text{ и } n_2 \text{ – объемы выборок, } D \text{ – дисперсия.}$$

В нашем случае $\mu_{разн} = \sqrt{\frac{958}{20} + \frac{1175}{25}} = 9,7$. Так как n_1 и n_2 больше 20, сопоставляем абсолютную разность показателей с найденной по результатам соотношения величин $\mu_{разн}$: $t = \frac{|\tilde{x}_1 - \tilde{x}_2|}{\mu_{разн}} = \frac{19,6}{9,7} \approx 2$.

Сравниваем ее с константной величиной равной 3. Так как $t < 3$, можно сделать вывод о случайности расхождений этих выборок.

Сравниваем эти же выборки с помощью сопоставления долей признака. Доля аномальных цветков первой выборки w_1 составила 27,8%, второй w_2 – 24,8%. Исходя из этого средняя ошибка выборки (μ) будет рассчитываться по формуле: $\mu = \sqrt{\frac{w(1-w)}{n}}$, где w – выборочная доля единиц, обладающих изучаемыми признаками, $w(1-w)$ – дисперсия доли.

Находим
$$\mu_1 = \sqrt{\frac{27,8(100-27,8)}{20}} = 10,0; \quad \mu_2 = 8,6.$$

$\mu_{разн} = \sqrt{\mu_1 + \mu_2} = 4,3$. Абсолютная разность показателей находится по формуле $|w_1 - w_2| = |27,8 - 24,8| = 3,0$. Сопоставим эту величину с $\mu_{разн}$: $t = \frac{|w_1 - w_2|}{\mu_{разн}} = \frac{3,0}{4,3} = 0,7$. Сравниваем ее с константной величиной равной

3. Так как $t < 3$, можно сделать вывод о случайности расхождений этих выборок.

Следовательно частоты встречаемости аномальных цветков в разные годы наблюдений сопоставимы. Возможно выяснение закономерности изменчивости на материале совокупной выборки. Данные литературы по другим апогамным видам манжеток также свидетельствуют об этом (Нилова, 1994).

Таблица 1

Частота встречаемости аномальных цветков и число отмеченных вариантов у исследованных образцов *Alchemilla monticola*

Выборка	Образец	Число цветков	Число вариантов	Частота встречаемости аномальных цветков	
				шт.	%
I	1	428	20	79	18,5
	2	403	33	127	31,5
	3	252	16	34	13,5
	4	180	18	54	30,0
	5	140	11	31	22,1
	6	69	12	40	58,0
	7	157	14	51	32,5
	8	253	20	70	27,7
	9	206	11	35	17,0
	10	265	14	67	25,3
	11	230	11	80	34,8
	12	205	12	38	18,5
	13	263	24	87	33,1
	14	240	19	62	25,8
	15	224	18	88	39,3
	16	275	19	87	31,6
	17	438	35	147	33,6
	18	334	14	69	20,7
	19	234	22	105	44,9
	20	277	14	61	22,0
	ИТОГО	5073	107	1412	27,8

Выборка	Образец	Число цветков	Число вариантов	Частота встречаемости аномальных цветков	
				шт.	%
II	21	174	16	63	36,2
	22	78	3	6	7,7
	23	82	2	3	3,7
	24	294	25	91	31,0
	25	179	16	54	30,2
	26	83	1	2	2,4
	27	162	5	8	4,9
	28	148	16	50	33,8
	29	124	14	30	24,2
	30	381	19	71	18,6
	31	313	23	55	17,6
	32	180	14	43	23,9
	33	216	7	11	5,1
	34	292	35	108	37,0
	35	383	19	71	18,5
	36	58	6	17	29,3
	37	251	11	18	7,2
	38	308	17	85	27,6
	39	217	20	54	24,9
	40	133	25	66	49,6
	41	236	21	93	39,4
	42	221	17	80	36,2
	43	273	23	91	33,3
	44	58	4	9	15,5
	45	300	18	97	32,3
	ИТОГО	5144	132	1276	24,8
Всего		10217	184	2688	26,3

Примечание. Доля аномальных цветков определена от общего числа изученных цветков цветоноса; в графах «итого» – от общего числа цветков выборки, в графе «всего» – от общего числа цветков совокупной выборки.

Таким образом, выявлена высокая изменчивость цветка *Alchemilla monticola*. Средние показатели числа аномальных цветков для других изученных видов при достаточных размерах выборки не менее 20% (Нилова, 1994; Нотов, Андреева, 2007).

В общей сложности нами обнаружено 2688 аномальных цветков. Морфологический анализ позволил выделить в пределах этого разнообразия 184 варианта (табл. 2). На цветоносах растений в первой выборке число вариантов варьировало от 11 до 35, во второй – от 2 до 39 (табл. 2). Меньшая нижняя граница во втором случае, по-видимому, определяется более низким средним значением числа цветков на цветоносах во второй выборке, которое обусловлено, по-видимому, сильной продолжительной засухой. Однако среднее число вариантов аномальных цветков на цветоносах сопоставимо.

Высокая лабильность структуры цветка, независимость частоты встречаемости аномальных вариантов от погодных условий свидетельствуют о том, что изменчивость не является модификационной. Аномальные цветки – результат локальных нарушений морфогенеза и его значительной нестабильности, которая связана во многом с наличием регулярного апомиксиса, ослабившего отбор по признакам цветка.

Используя предложенный выше подход (см. раздел 5.2), мы отнесли каждый из обнаруженных вариантов к одному из описанных типов. В изученной нами совокупной выборке по *Alchemilla monticola* представлено 7 групп комбинированных типов аномалий: а) с измененным числом и структурой элементов (NэS); б) с измененным числом элементов и срастанием элементов (NэFэ); в) с измененной структурой и нетипичным положением элементов (ST); г) с измененной структурой и срастанием элементов (SFэ); д) с измененным числом элементов, кругов и нетипичной структурой элементов (NэкS); е) с измененным числом, структурой элементов и срастанием элементов (NэSFэ); ж) с измененным числом, структурой и положением элементов (NэST) (табл. 3).

Таблица 2

Частота встречаемости основных типов аномальных цветков
Alchemilla monticola

Типы аномалий	Частота встречаемости					
	шт.			%		
	I	II	всего	I	II	всего
Nэ	618	621	1239	43,8	48,7	46,1
Nк	3	–	3	0,1	–	0,1
Nэк	4	1	5	0,3	0,1	0,2
S	483	350	833	34,2	27,4	31,0
NэS	273	243	516	19,3	19,0	19,2
NэкS	1	2	3	0,1	0,2	0,1
NэFэ	4	1	5	0,3	0,1	0,2
ST	–	1	1	–	0,1	0,04
SFэ	24	16	40	1,7	1,3	1,5
NэSFэ	17	11	28	1,2	0,9	1,0
NэTS	–	1	1	–	0,1	0,04
STFэ	1	–	1	0,1	–	0,04
NэTFэ	–	1	1	–	0,1	0,04
NэSTFэ	–	2	2	–	0,2	0,1
F	1	9	10	0,1	0,7	0,4

Примечание. I – первая выборка; II – вторая выборка; частота встречаемости в % определена от общего числа изученных аномальных цветков в выборке; в столбце «всего» – от общего числа аномальных цветков; условные обозначения типов аномалий раскрыты в тексте.

С учетом представленных комбинированных вариантов у *Alchemilla monticola* проанализировано 17 типов (табл. 3). Частота встречаемости их варьирует от 0,1 до 48,7%. Наиболее распространены аномальные цветки с измененным числом элементов (Nэ) (в среднем 46,1%) (табл. 3). В общей сложности группа аномалий с измененным числом элементов объединяет 46,4% всех аномальных цветков. Часто образуются цветки с измененной структурой элементов (S) (31,0%). Группа цветков с измененным числом и структурой элементов (NэS) включает 19,3%.

Таблица 3

Частота встречаемости вариантов аномальных
цветков *Alchemilla monticola*
с сохраненной и нарушенной симметрией

Группы аномалий		Частота встречаемости	
		шт.	%
Nэ	*	436	16,2
	↑	803	29,9
Nк	*	3	0,1
	↑	—	—
Nэк	*	1	0,04
	↑	4	0,2
S	*	14	0,5
	↑	819	30,5
T	*	—	—
	↑	—	—
Fэ	*	—	—
	↑	—	—
NэS	*	—	—
	↑	516	19,2
NэкS	*	—	—
	↑	3	0,1
NэFэ	*	1	0,04
	↑	4	0,2
ST	*	—	—
	↑	1	0,04
SFэ	*	—	—
	↑	40	1,5
NэSFэ	*	—	—
	↑	28	1,0
NэTS	*	—	—
	↑	1	0,04
STFэ	*	—	—
	↑	1	0,04
NэTFэ	*	—	—
	↑	1	0,04
NэSTFэ	*	—	—
	↑	2	0,1
F	*	—	—
	↑	10	0,4
Всего	*	455	16,9
	↑	2233	83,1

Примечание. * – симметричные цветки; ↑ – цветки с нарушенной симметрией; частота встречаемости в % определена от общего числа аномальных цветков.

Прочие типы аномалий встречаются значительно реже (от 0,04 до 1,5%). Комбинированные типы аномалий, при которых наряду с другими преобразованиями изменяется число и структура элементов, в совокупности объединяют 3,3%. Доля фасцированных цветков составляет 0,4%.

Наиболее лабильно число элементов цветка, особенно число листочков подчашья. Достаточно изменчива структура элементов цветка. Отмечена значительная стабильность положения (Т) и отношения элементов (Fэ) (табл. 3). Изменения этих признаков выявлены только в сочетании с другими отклонениями.

Для каждого из рассмотренных типов отмечены сопоставимые частоты встречаемости в разные годы наблюдений (табл. 3). Сходство этих характеристик при наличии контраста погодных условий, определивших существенное уменьшение среднего числа цветков на цветоносе, позволяет исключить модификационный характер изменчивости, которая связана с наличием регулярного апомиксиса. Возможно выявление общих закономерностей изменчивости на материале совокупной выборки.

Во всех группах аномальных цветков преобладают варианты с нарушенной симметрией цветка (табл. 4). В группах с измененной структурой и числом элементов (NS) у всех цветков нарушена симметрия (табл. 4). В группе сложных комбинированных вариантов (NF, ST, SF, NSF, NTS, NTF) отмечены только асимметричные цветки. Вероятность сохранения симметрии несколько выше в группе цветков с измененным числом элементов, в которой доля симметричных цветков достигает 16,2%, а асимметричных – 29,9%. Во всех остальных группах наблюдается явное преобладание асимметричных цветков. Подобный характер распределения свидетельствует об относительно невысоком уровне корреляционных связей в структуре цветка.

6.1.2. *Alchemilla gracilis*

Материал по *Alchemilla gracilis* собран в окрестностях деревни Фефелово на манжетково-злаковом лугу в условиях отсутствия химического и радиационного загрязнения.

Таблица 4

Частота встречаемости аномальных цветков у исследованных образцов *Alchemilla gracilis*

№ выборки	№ образца	Число изученных цветков	Число отмеченных вариантов	Частота встречаемости аномальных цветков	
				шт.	%
I	1	139	–	–	–
	2	36	1	1	2,8
	3	463	3	15	3,3
	4	33	–	–	–
	5	115	1	1	0,1
	6	66	1	8	12,1
	7	489	2	3	0,6
	8	285	2	2	0,4
	9	305	1	4	1,3
	10	496	1	3	0,6
	11	201	–	3	1,5
	12	332	3	3	0,9
	13	493	–	–	–
	14	186	1	1	0,5
	15	116	–	–	–
	16	616	3	3	0,5
	17	142	3	6	4,2
	18	192	–	–	–
	19	202	–	–	–
	20	260	–	–	–
	ИТОГО	5167	24	57	1,1
II	21	138	1	1	0,7
	22	87	1	3	3,4
	23	165	2	2	1,2
	24	262	1	2	0,8
	25	281	1	1	0,4
	26	484	2	2	0,4
	27	518	3	7	1,4
	28	223	1	3	1,3
	29	605	2	12	2,0
	30	558	–	–	–
	31	189	1	1	0,5
	32	227	2	3	1,3
	33	226	2	3	1,3
	34	527	2	5	0,9
	35	216	2	2	0,5
	36	158	1	1	0,6
	37	205	1	3	1,5

№ выборки	№ образца	Число изученных цветков	Число отмеченных вариантов	Частота встречаемости аномальных цветков	
				шт.	%
II	38	735	1	7	1,0
	39	722	1	1	0,1
	40	383	–	–	–
	41	515	2	2	0,4
	42	725	1	3	0,4
	43	906	3	6	0,7
	44	740	2	4	0,5
	45	419	1	1	0,2
	итого	10214	36	75	0,7
Всего		15381	60	132	0,9

Примечания: доля аномальных цветков определена от общего числа изученных цветков образца; в графах «итого» – от общего числа цветков выборки, в графе «всего» – от общего числа цветков совокупной выборки.

Аномальные цветки обнаружены на 13 из 20 цветоносов первой выборки и на 20 из 25 цветоносов второй выборки (табл. 5). В пределах первой выборки доля аномальных цветков варьировала от 0 до 12,1% и составила в среднем 1,1% (табл. 5). Во второй выборке частота изменялась от 0 до 3,4%. Средняя частота – 0,7% (табл. 5).

Выборки, собранные в разные годы, сопоставлены по выборочным средним показателям (частота встречаемости аномальных цветков). Выполнена статистическая обработка сравниваемых выборок (см. раздел 6.1.1). При сопоставлении чисел аномальных цветков, относительных долей аномальных цветков получены следующие значения величины t – 0,16 и 0,2 соответственно. Так как $t < 3$, можно сделать вывод о случайности расхождений этих выборок. Следовательно частота встречаемости аномальных цветков у *A. gracilis* в разные годы наблюдений сопоставима и существенно отличается от средних показателей числа аномальных цветков для других изученных видов (Нилова, 1994; Нотов, Андреева, 2007).

Собрано 2 выборки во второй половине июля. Первая выборка взята 17 июля 2008 г., вторая – 20 июля 2009 г. Годы наблюдений были сходны по погодным условиям. Из первой выборки проанализировано 20 цветоносов и 5167 цветка, из второй – 25 цветоносов и 10214 цветка. В общей сложности изучено 15381 цветков (табл. 5). Данные оформлены в виде сводной таблицы (см. приложение).

Проведен анализ вариантов строения аномальных цветков *A. gracilis*. В общей сложности у *A. gracilis* обнаружено 132 аномальных цветка. Выявлено 60 вариантов (табл. 5). На цветоносах растений первой и второй выборок число вариантов варьировало от 0 до 3 (табл. 5). Среднее число вариантов аномальных цветков на цветоносах сопоставимо (1,2 и 1,4).

Таблица 5

Частота встречаемости основных типов аномальных цветков
Alchemilla gracilis

Типы аномалий	Частота встречаемости					
	шт.			%		
	I	II	всего	I	II	всего
№э	–	5	5	–	6,7	3,8
№эк	3	–	3	5,3	–	2,3
S	37	55	92	64,9	73,3	69,7
Фэ	–	1	1	–	1,3	0,8
№эS	18	7	25	31,6	9,3	18,9
№экS	3	4	7	5,3	5,3	5,3
ST	1	–	1	1,8	–	0,8

Примечания: I – первая выборка; II – вторая выборка; частота встречаемости в % определена от общего числа аномальных цветков в выборке; в графе «всего» – от общего числа аномальных цветков; условные обозначения типов аномалий раскрыты в тексте.

В пределах совокупной выборки у *A. gracilis* в общей сложности нами обнаружено 132 аномальных цветка. Морфологический анализ позволил выделить 60 варианта. Мы отнесли каждый из обнаруженных вариантов к одной из описанных групп. С учетом

представленных комбинированных вариантов проанализировано 7 типов (табл. 6).

Наиболее распространены аномальные цветки с измененной структурой элементов (S) (в среднем 69,7%) (табл. 6). Часто образуются цветки с измененным числом и структурой элементов (NэS) (18,9%). Группа с измененным числом элементов (Nэ) и сопряженным изменением числа элементов и структуры (NэкS) объединяет в общей сложности 7,6% аномальных цветков (табл. 6). С учетом того, что в группе с измененным числом и структурой элементов доля аномальных цветков достигает 24,2%, общая доля цветков с измененным числом элементов составляет 30,3%. Прочие типы аномалий встречаются значительно реже (от 0,8 до 2,3%). Доля фасцированных цветков – 0,8%.

Таблица 6

Частота встречаемости вариантов
аномальных цветков *Alchemilla gracilis*
с сохраненной и нарушенной симметрией

Типы аномалий		Частота встречаемости	
		шт.	%
Nэ	*	2	1,5
	↑	15	11,4
Nэк	*	–	–
	↑	3	2,3
S	*	–	–
	↑	93	70,5
F	*	–	–
	↑	1	0,8
NэS	*	2	1,5
	↑	9	6,8
NэкS	*	–	–
	↑	7	5,3
Всего	*	4	3,1
	↑	128	97,0

Примечание. * – симметричные цветки; ↑ – цветки с нарушенной симметрией; частота встречаемости в % определена от общего числа аномальных цветков.

Во всех группах аномальных цветков преобладают варианты с нарушенной симметрией цветка (табл. 7). В группах с измененной структурой (S), фасцированными цветками (F) и среди комбинированных вариантов (Nэкс) отмечены только асимметричные цветки. Вероятность сохранения симметрии также, как и у *Alchemilla monticola*, выше в группе цветков с измененным числом элементов, в которой доля симметричных цветков достигает 1,5%, а асимметричных – 11,4%.

6.1.3. Сравнительная характеристика двух видов

Совокупные выборки цветков *A. monticola* и *A. gracilis* сопоставимы между собой по объему. Однако абсолютное число аномальных цветков и их доля существенно отличаются. Совокупные выборки по *A. monticola* и *A. gracilis* сопоставлены по выборочным средним показателям (частота встречаемости аномальных цветков)

Таблица 7

Частота встречаемости аномальных цветков и основных групп их вариантов у *Alchemilla monticola* и *A. gracilis*

Характеристики	<i>Alchemilla monticola</i>	<i>Alchemilla gracilis</i>
Число аномальных цветков, шт.	2688	132
Число вариантов, шт.	184	60
Частота встречаемости аномальных цветков, %	26,3	0,9
N, %	46,4	6,1
S, %	31,0	69,7
NS, %	19,3	25,0
Комбинированные с измененными N, S, %	3,3	–
Прочие, %	0,4	0,8
*, %	16,9	3,1
↑, %	83,1	97,0

При сопоставлении чисел аномальных цветков, относительных долей аномальных цветков получены следующие значения величины t – 11 и 3,8. Так как $t > 3$, изученные агамные виды существенно отличаются по основным параметрам, характеризующим частоту встречаемости аномальных цветков.

Таким образом, изменчивость цветка *A. gracilis* значительно ниже, чем у *A. monticola*. По материалам работы М.В. Ниловой (1994) у *A. gracilis* отмечена более низкая частота аномальных вариантов по сравнению с *A. baltica*. Среднее число цветков в цветоносе у *A. gracilis* выше, чем у *A. monticola* (341,8 и 227,0 соответственно). По имеющимся в настоящее время материалам (Нилова, 1994; Нотов, Глазунова, 1994; Нотов, Андреева, 2007; Андреева, 2010) более высокая частота встречаемости появляется у видов с более компактными монохазиями. Она возрастает в ряду *A. monticola* – *A. baltica* – *A. gracilis*. У *A. gracilis* формируются наиболее рыхлые расставленные многоцветковые тирсы с удлинёнными монохазиями. По-видимому, характерная для *A. gracilis* динамика изменения темпов морфогенетической активности на разных этапах формирования тирса способствует уменьшению числа отклонений от типичного хода морфогенеза.

Относительное участие основных групп аномалий у изученных видов сопоставимо (табл. 8). Преобладают аномальные цветки с изменённым числом и структурой элементов. Прочие варианты встречаются редко.

Большинство аномальных цветков характеризуется нарушенной симметрией. Доля нетипичных цветков с сохранённой симметрией варьирует в интервале от 3,1 до 16,9%.

Таким образом, частота встречаемости аномальных цветков у разных видов комплекса *Alchemilla vulgaris* может быть различной и варьирует в интервале от 0,9 до 26,3%. У одного агамного вида в разные годы, отличающиеся по погодным условиям, частоты встречаемости аномальных цветков и основных групп вариантов сопоставимы. Аномальные цветки манжеток являются результатом локальных нарушений морфогенеза и его значительной

нестабильности, которая связана во многом с наличием регулярного апомиксиса, ослабившего отбор по признакам цветка.

6.2. *Potentilla erecta*

Для выяснения зависимости частот встречаемости нетипичных вариантов околоцветника от характеристик экотопа собраны выборки из двух типов местообитаний, отличающихся уровнем увлажнения (выборки 2, 3). В общей сложности проанализировано 4973 цветка.

В условиях повышенного увлажнения (показатель $F=6,4$ балла) доля околоцветников нетипичного строения достигала 36,4%. В экотопах со средней степенью увлажнения ($F=5,5$ балла) доля нетипичных цветков не превышала 27,3%. По-видимому, более значительный уровень изменчивости цветка в условиях более высокой влажности субстрата и воздуха связан с более продолжительным периодом нахождения примордиев в состоянии морфогенетической активности. Повышение частоты встречаемости аномальных структур в условиях изменяющегося водного режима отмечено у некоторых розоцветных (Яндовка, 2003). Однако в целом различия в частоте встречаемости околоцветников нетипичного строения у *Potentilla erecta* при разной степени увлажнения экотопа сопоставимы. Выборки, собранные в условиях разного увлажнения экотопа, сопоставлены по выборочным средним показателям (частота встречаемости аномальных цветков). Выполнена аналогичная статистическая обработка сравниваемых выборок (см. раздел 6.1.1). При сопоставлении чисел аномальных цветков, относительных долей аномальных цветков получены следующие значения величины t – 2,1 и 1,3 соответственно. Так как $t < 3$, можно сделать вывод о случайности расхождений этих выборок.

При анализе дополнительного материала (выборка 1) и совокупной выборки 2–3 средняя частота встречаемости цветков нетипичного строения составила 31,5%. Полученные данные свидетельствуют о высокой степени полиморфизма околоцветника *Potentilla erecta*, которая обусловлена, по-видимому, относительно низким уровнем специализации цветка и менее типичной для рода

Potentilla структурой цветка. *P. erecta* является одним из немногих видов рода с четырехчленными цветками. Большинство представителей этого рода, объединяющего более 300 видов, имеют пятичленные цветки.

При оценке частоты встречаемости основных типов вариантов и выяснении степени стабильности или лабильности отдельных структур околоцветника возможна работа с объединенной общей выборкой, содержащей 7714 цветков.

Анализируя частоты встречаемости разных типов строения околоцветника, было установлено, что наиболее распространены околоцветники с нетипичной структурой элементов (табл. 9). Околоцветники этого типа с нарушенной и ненарушенной симметрией цветка в общей сложности объединяют около 55,8% цветков нетипичного строения. Околоцветники с измененным числом и структурой элементов занимают второе место по частоте встречаемости (табл. 9). На их долю приходится около 32,7% нетипичных цветков. Третье место принадлежит группе с измененным числом элементов околоцветника (11,6%).

Таблица 8

Доля симметричных и асимметричных околоцветников в разных группах вариантов нетипичного строения у *Potentilla erecta*

Характеристики	Группы вариантов						Всего	
	N		S		NS		*	↑
Тип симметрии	*	↑	*	↑	*	↑	*	↑
Доля околоцветников нетипичного строения	$\frac{92}{3,8}$	$\frac{190}{7,8}$	$\frac{350}{14,4}$	$\frac{1006}{41,4}$	$\frac{23}{1,0}$	$\frac{769}{31,7}$	$\frac{465}{19,1}$	$\frac{1965}{80,9}$

Примечание. Группы: N – с нетипичным числом элементов, S – с измененной структурой элементов, NS – с измененным числом и структурой элементов; * – актиноморфные, ↑ – асимметричные. В числителе указано абсолютное число, в знаменателе – доля от общего числа околоцветников нетипичного строения (в %).

Изменение структуры околоцветника нередко сопряжено с нарушением симметрии цветка (табл. 9). При отклонениях, связанных с изменением числа элементов, симметрия сохраняется в 3,8%

случаев (от общего числа околоцветников нетипичного строения). При изменении структуры элементов симметрия сохраняется в 14,4%, а нарушается в 41,4% случаев. При комбинации двух типов отклонений доля симметричных цветков уменьшается до 1%, а нарушении симметрии происходит у 31,6% цветков.

Как и у манжеток преобразуются, как правило, лишь отдельные элементы и части цветка, что приводит к нарушению его симметрии (Нотов, Андреева, 2007). Среди околоцветников нетипичного строения преобладают асимметричные варианты (табл. 9), что свидетельствует об относительно невысокой силе корреляционных связей. При комбинированных преобразованиях доля симметричных околоцветников еще меньше (табл. 9). Полученные данные свидетельствуют об относительной слабой скоррелированности отдельных частей околоцветника *P. erecta*, что связано с относительно низкой степенью специализации цветка и таксона в целом. Однако у представителей комплекса *Alchemilla vulgaris* низкий уровень корреляционных связей, по-видимому, обусловлен в большей степени регулярным апомиксисом, способствовавшим уменьшению давления отбора в отношении признаков цветка.

Анализ частоты встречаемости околоцветников с разным числом элементов позволил установить явное преобладание среди околоцветников с измененным числом элементов пятичленных вариантов. Они отмечены у 246 цветков (3,2%) (табл. 10). Другие варианты объединяют не более 1% цветков. Шестичленные околоцветники встречаются чаще, чем трехчленные (1% и 0,3% соответственно) (табл. 10). Долевое участие групп по сравнению с общим числом цветков нетипичного строения распределяется следующим образом: пятичленные цветки – 69,7%, шестичленные – 22,7%, трехчленные – 7,6%. Достаточно широкое распространение пятичленных вариантов у *Potentilla erecta*, имеющей четырехчленные цветки, обусловлено преобладанием у представителей рода *Potentilla* пятичленных цветков. Преобразование пятичленной структуры в четырехчленную отмечено только у некоторых видов лапчаток.

Таблица 9

Частота встречаемости околоцветников с разным числом элементов
у *Potentilla erecta*

Трехчленные	Четырехчленные	Пятичленные	Шестичленные
$\frac{27}{0,4}$	$\frac{7361}{95,4}$	$\frac{246}{3,2}$	$\frac{80}{1,0}$

Примечание. В числителе указано абсолютное число, в знаменателе – доля от общего числа проанализированных околоцветников (в %).

Наличие апокарпного гинецея, объединяющего большое нефиксированное число плодолистиков, и полимерного андроцея из многочисленных тычинок определяет целесообразность специального анализа околоцветника, характеризующегося более стабильной структурой. Представляет специальный интерес оценка уровня изменчивости подчашия и чашечки. В пределах цветоноса встречаются цветки на разных стадиях развития. На полностью сформированных цветоносах лепестки сохраняются только у цветков, расположенных на осях высоких порядков. Терминальные цветки, завершающие оси первого – третьего порядков, находятся в стадии плодоношения. К этому времени лепестки опадают. В этой связи при анализе чашечки и подчашия объем выборок может быть больше, чем при анализе полных околоцветников.


Обработка данных показала, что структура подчашия изменяется преимущественно с нарушением симметрии – 74,3% от общего числа околоцветников нетипичного строения. Чашечка в меньшей степени подвержена изменениям, но ее преобразование также происходит, как правило, с нарушением симметрии. Она сохраняется только в 4,3% случаев. Анализируя частоту встречаемости основных типов изменений (N, S, NS) в пределах каждого круга можно отметить более широкое распространение вариантов с нарушенной симметрией (табл. 9).

Проанализирован характер изменения структуры разных элементов околоцветника (табл. 11). Чаще происходит увеличение размеров, реже – их уменьшение. В пределах чашечки и подчашия нередко встречаются элементы с измененными размерами. Более

обычны они в области подчашия. У 18,8% цветков отмечены листочки подчашия с увеличенными размерами. У 10,7% – выявлены более крупные по сравнению с нормой лепестки (табл. 11). Варианты с уменьшенными размерами элементов цветка встречаются реже. В пределах венчика они не отмечены (табл. 11).

Таблица 10

Частота встречаемости основных вариантов с измененной структурой элементов в разных частях цветка *Potentilla erecta*

Части цветка	Варианты строения								
	изменение размеров		изменение формы						
	Па ₁	Па ₂	Пб ₁		Пб ₂		Пб ₇		
Подчашие	$\frac{1802}{18,8}$	$\frac{580}{6,0}$					$\frac{7}{0,1}$		
			$\frac{250}{2,6}$	$\frac{2865}{29,9}$	$\frac{1860}{19,4}$	$\frac{2217}{23,1}$			
Чашечка	$\frac{585}{10,7}$	$\frac{413}{7,5}$							
			$\frac{1997}{36,5}$	$\frac{2479}{45,3}$					
Венчик	Па ₁		Пб ₂		Пб ₃		Пб ₄	Пб ₅	Пб ₆
	$\frac{150}{9,6}$						$\frac{336}{21,5}$	$\frac{72}{4,6}$	$\frac{1}{0,1}$
			$\frac{205}{13,1}$	$\frac{368}{23,5}$	$\frac{209}{13,4}$	$\frac{224}{14,3}$			

Примечание. В числителе указано абсолютное число, в знаменателе – доля от общего числа нетипичных цветков анализируемой группы (в %).

При изменении формы листочков подчашия и чашелистиков чаще образуются структуры с двузубчатой верхушкой (табл. 11). У листочков подчашия широкое распространение получили двулопастные варианты (частота встречаемости до 23,1%). Структура лепестка также изменчива с достаточно большими частотами встречаются разные варианты (табл. 11). Формируются, как правило, асимметричные лепестки с выростами и зубцами разной формы.

Частота встречаемости аномальных цветков у разных видов комплекса *Alchemilla vulgaris* с регулярным апомиксисом может быть различной и варьирует в интервале от 0,9 до 26,3%. У одного агамного вида в разные годы частоты встречаемости сопоставимы. На примере *Alchemilla monticola* отмечены сходные частоты даже в годы, сильно отличающиеся по погодным условиям.

На примере *Alchemilla monticola* и *A. gracilis* выявлены характерные черты спектра аномальных вариантов строения цветка. Очень широко распространены варианты с измененным числом элементов, с нетипичной структурой элементов и варианты, сочетающие эти типы. Прочие типы аномалии встречаются редко. Наиболее лабильно число листочков подчашья.

Таким образом, проведенный анализ показал, что околоцветники *R. erecta* характеризуются значительным полиморфизмом. Частота встречаемости околоцветников нетипичного строения достаточно велика. Во всех группах нетипичных околоцветников преобладают асимметричные варианты. Разные элементы околоцветника изменчивы в разной степени. Как и у манжеток более лабильна структура подчашья, более стабильно строение чашечки. Элементы венчика характеризуются средним уровнем вариабельности.

Среди околоцветников с нетипичным числом элементов преобладают пятичленные варианты. Полученные частотные характеристики свидетельствуют об относительно высокой пластичности цветка, слабых корреляционных связях, что обусловлено, по-видимому, невысоким уровнем специализации цветка и нестабильностью морфогенеза околоцветника, связанной с преобразованием в пределах данного таксона пятичленного цветка в четырехчленный.

Глава 7. ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗНЫХ ЧАСТЕЙ ЦВЕТКА

7.1. Виды комплекса *Alchemilla vulgaris*

Для выяснения степени лабильности разных частей цветка *A. monticola* изучен характер распределения частоты встречаемости вариантов, в которых изменены определенные части цветка (табл. 12).

Оценена сила взаимозависимости между частотой встречаемости аномалий и частями цветка (подчашие, чашечка, андроцей, гинецей), в которых они обнаружены. Для подтверждения взаимозависимости между этими признаками и расчета силы связи построена таблица сопряженности, в которой конкретная часть цветка рассмотрена как причина, а частота встречаемости аномалий – как следствие (табл. 13).

Таблица 11

Частота встречаемости аномалий в разных частях цветка *Alchemilla monticola*

Части цветка	Типы аномалий	Частота встречаемости аномалий	
		шт.	%
Подчашие	N	1167	43,4
	S	829	30,8
	всего	2600	96,7
Чашечка	N	496	18,5
	S	22	0,8
	всего	851	31,7
Андроцей	N	518	19,3
	S	7	0,3
	всего	908	33,8
Гинецей	N	17	0,6
	S	–	–
	всего	20	0,7

Примечание. Частота встречаемости в % определена от общего числа аномальных цветков; графа «N» включает в себя группы Nэ, Nк и Nэк; графа «всего» – все рассмотренные типы.

Доля аномалий, связанных с изменением числа элементов (N), от общего числа цветков у *A. monticola* составляет 72%. Доля аномалий, связанная с изменением структуры элементов (S) – 28% (табл. 13).

Рассчитываем теоретические частоты встречаемости аномалий (m') в различных частях цветка исходя из полученных данных долевого участия следующим образом:

теоретические частоты встречаемости для группы подчашия
1996 – 100%

$m' - 72\%$ откуда $m' = 1437$

1996 – 100%

$m' - 28\%$ откуда $m' = 559$

теоретические частоты встречаемости для группы чашечки

518 – 100%

$m' - 72\%$ откуда $m' = 373$

518 – 100 %

$m' - 28\%$ откуда $m' = 145$

Для групп андроцея и гинецея теоретические частоты встречаемости рассчитываются аналогичным образом.

Таблица 12

Фактическая и теоретическая частоты встречаемости аномалий в разных частях цветка *Alchemilla monticola*

Группы аномалий	N		S		Всего цветков
	m	m'	m	m'	
Подчашие	1167	1437	829	559	1996
Чашечка	496	373	22	145	518
Андроцей	518	378	7	147	525
Гинецей	17	12	0	5	17
Итого	2198 (72%)		858 (28%)		3056

Примечание. m – фактическая, m' – теоретическая частоты встречаемости аномалий. N – варианты с измененным числом элементов, S – структурой элементов.

После этого определяем случайно или неслучайно распределение частот в таблице с помощью критерия Пирсона:

$$x^2_{\text{факт}} = \sum \frac{(m - m')^2}{m'} = 50,7 + 130,4 + 24,7 + 104,3 + 51,9 + 133,7 + 2,08 + 5 = 502,4$$

Определяем число степеней свободы по формуле:

$$v = (k_1 - 1)(k_2 - 1) = (4 - 1)(2 - 1) = 3$$

где k_1 – число строк таблицы, содержащих значимые показатели,

k_2 – число столбцов в таблице.

Сравниваем полученную величину с табличными значениями χ^2 -критерия Пирсона на уровне значимости $\alpha = 0,05$ и числом степеней свободы 3 $\chi^2_{\text{табл}} = 7,81$ (Громыко, 2003: 154). α – процент допустимой ошибки, который составляет 5%. Так как $\chi^2_{\text{факт}}$ больше $\chi^2_{\text{табл}}$ ($502,4 > 7,81$) можно сделать вывод, что распределение частоты аномалий в пределах каждой части цветка не случайно. Существует связь между частями цветка *Alchemilla monticola* и вероятностью появления аномалий.

Таблица 13

Частота встречаемости аномалий
в разных частях цветка *Alchemilla gracilis*

Части цветка	Типы аномалий	Частота встречаемости аномалий	
		шт.	%
Подчашие	N	12	9,1
	S	94	71,2
	всего	106	80,3
Чашечка	N	23	17,4
	S	29	21,9
	всего	52	39,4
Андроцей	N	1	0,8
	S	–	–
	всего	1	0,8
Гинецей	N	–	–
	S	–	–
	всего	–	–

Примечание. Частота встречаемости в % определена от общего числа аномальных цветков; графа «N» включает в себя группы Nэ, Nк и Nэк; графа «всего» – все рассмотренные типы.

Рассчитаем силу этой связи с помощью коэффициента взаимной сопряженности Пирсона:

$$C = \sqrt{\frac{x_{\text{факт}}^2}{x_{\text{факт}}^2 + n}} = \sqrt{\frac{502,4}{502,4 + 3056}} \approx 0,4$$

Величина 0,4 свидетельствует о средней силе связи.

Частоты встречаемости аномалий, связанных с изменением разных частей цветка *Alchemilla gracilis*, приведены в табл. 14.

Построена таблица сопряженности с фактическими и теоретическими частотами встречаемости аномалий в разных частях цветка *A. gracilis* (табл. 15).

Таблица 14

Фактическая и теоретическая частоты встречаемости аномалий в разных частях цветка *Alchemilla gracilis*

Группы аномалий	N		S		Всего цветков
	<i>m</i>	<i>m'</i>	<i>m</i>	<i>m'</i>	
Подчашие	12	24	94	82	106
Чашечка	23	12	29	40	52
Андроцей	1	0,2	0	0,8	1
Гинецей	0	0	0	0	0
Итого	36 (23%)		123 (77%)		159

Примечание. *m* – фактическая, *m'* – теоретическая частоты встречаемости аномалий. N – варианты с измененным числом элементов, S – структурой элементов.

$$x_{\text{факт}}^2 = 24,86.$$

При $\alpha = 0,05$ и $\nu = (3-1)(2-1) = 2$ $x_{\text{табл}}^2$ равно 5,99.

Так как $x_{\text{факт}}^2$ больше $x_{\text{табл}}^2$ ($24,86 > 5,99$) можно сделать вывод, что распределение частоты аномалий в пределах каждой части цветка не случайно. Существует связь между частями цветка *Alchemilla gracilis* и вероятностью появления аномалий. Коэффициент взаимной сопряженности Пирсона $C = 0,36$. Выявлена связь средней силы.

При меньшей частоте встречаемости аномальных цветков у *A. gracilis* по сравнению с *A. monticola* обнаружен сходный характер распределения выявленных вариантов по группам. Цветки с

измененной симметрией преобладают в группе с измененным числом элементов. Более лабильными оказываются чашечка и подчашие.

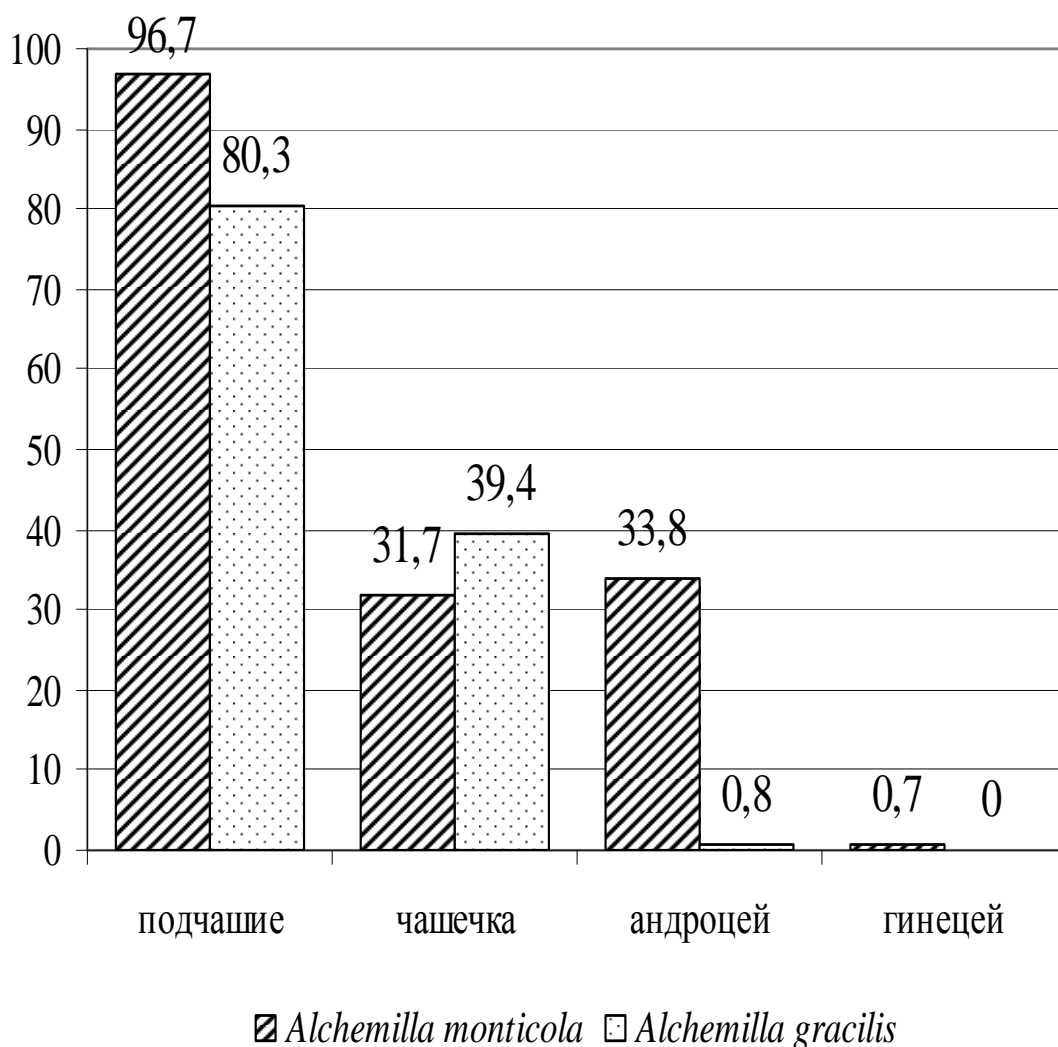


Рис. 17. Степень variability разных частей цветка видов комплекса *Alchemilla vulgaris*

Полученные данные о частотах встречаемости разных типов аномалий и аномальных цветков *Alchemilla monticola* и *A. gracilis* с измененным числом и структурой элементов свидетельствуют о разном уровне стабильности морфогенеза разных частей цветка (рис. 17). Значительная лабильность строения подчашия и его элементов согласуется с полученными данными о корреляционной структуре цветка манжетки (Глазунова, Мятлев, 1990).

Таким образом, на примере *Alchemilla monticola* и *A. gracilis* выявлены наиболее характерные черты спектра аномальных

вариантов строения цветка. Наиболее широко распространены варианты с измененным числом элементов, с нетипичной структурой элементов и варианты, сочетающие эти типы. Прочие типы аномалии встречаются редко. Наиболее лабильны подчашие и чашечка. Особенно часто изменяется число листочков подчашия. Наиболее стабильна структура гинецея. Частота встречаемости разных типов аномалий отражает специфику корреляционных связей в структуре цветка.

7.2. *Potentilla erecta*

По материалам совокупной выборки оценена степень variability разных частей околоцветника *Potentilla erecta*. Разные элементы околоцветника изменчивы в разной степени (рис. 18).

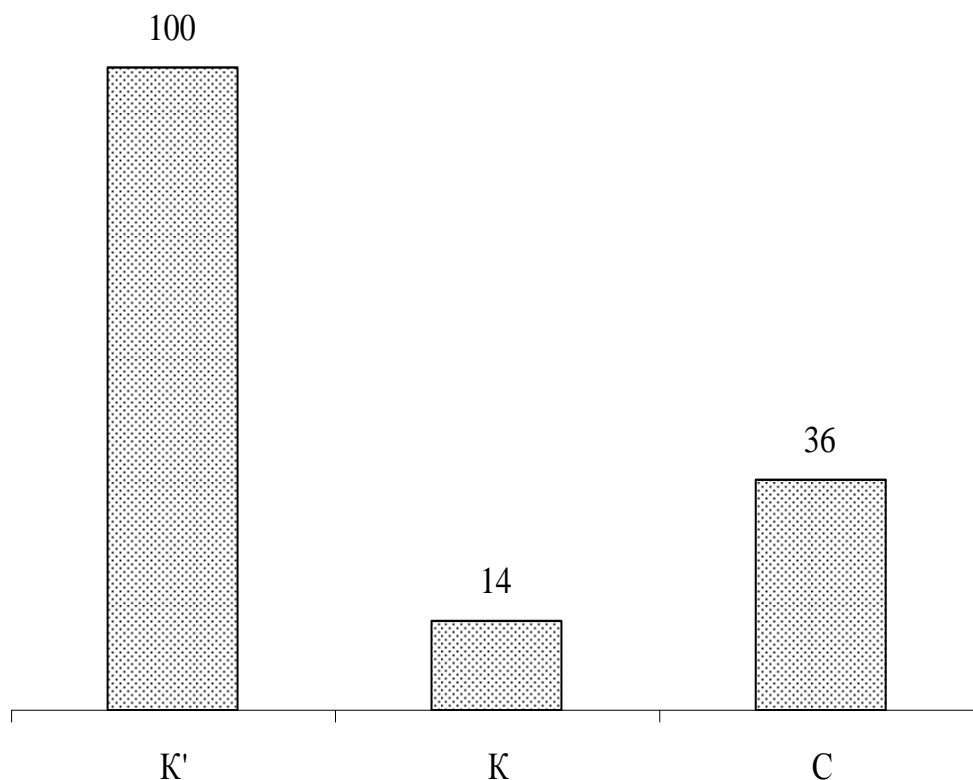


Рис. 18. Степень variability разных частей околоцветника *Potentilla erecta*:

К' – подчашие, К – чашечка, С – венчик

Как и у видов рода *Alchemilla* более лабильна структура подчашия. Практически у всех проанализированных цветков строение подчашия отличалось по каким-нибудь признакам. Нередко

отдельные листочки подчашия были двузубчатыми, число листочков также варьировало. Чашелистики по сравнению с листочками подчашия отличаются более стабильным строением. Число чашелистиков варьирует в меньшей степени, чем число листочков подчашия. Более стабильна и структура чашелистиков. В этой связи только у 14% проанализированных цветков выявлены чашечки нетипичного строения. При этом частоты встречаемости нетипичных вариантов подчашия и чашечки отличаются значительно. По-видимому, такой характер изменчивости можно отметить и у других травянистых розоцветных, имеющих чашечку с подчашием. Элементы венчика характеризуются средним уровнем вариабельности. У 36% околоцветников выявлены нетипичные варианты строения (рис. 18). Наиболее распространены варианты с измененным числом лепестков и нетипичной структурой лепестков.

При статистической обработке данных получен коэффициент взаимной сопряженности Присона 0,38, который свидетельствует о средней силе связи.

Таким образом, у видов комплекса *Alchemilla vulgaris* и *Potentilla erecta* наиболее лабильно строение подчашия, что обусловлено его более низкой, по сравнению с другими частями цветка, функциональной ролью. Чашечка характеризуется средним уровнем изменчивости. У видов рода *Alchemilla* стабильно строение андроцея и гинецея. Частота встречаемости разных типов аномалий отражает специфику корреляционных связей в структуре цветка.

Глава 8. ХАРАКТЕР РАСПОЛОЖЕНИЯ АНОМАЛЬНЫХ ЦВЕТКОВ В ПРЕДЕЛАХ ЦВЕТОНОСА

8.1. *Alchemilla monticola*

Виды комплекса *Alchemilla vulgaris* имеют сложноразветвленные тирсы с большим числом порядков ветвления и различающиеся по характеру ветвления и размерам осей в пределах дихазиев тирса. В этой связи виды манжеток являются хорошими модельными объектами для изучения закономерностей распределения разных типов аномальных цветков на осях разного порядка ветвления (Нотов, Андреева, 2007; Андреева, 2009, 2010).

Большая частота встречаемости аномалий у *Alchemilla monticola* позволила получить более крупные по объему выборки аномальных цветков на разных порядках ветвления. В материале по *A. gracilis* на многих порядках ветвления не обнаружены аномальные цветки или их число очень незначительно (см. раздел 6.1). Целесообразен более детальный анализ материала по *Alchemilla monticola*.

Характер распределения основных типов аномалий на разных порядках ветвления цветоноса *Alchemilla monticola* отражен в табл. 16. Наибольший интерес представляют группы Nэ, S, NэS, так как аномалии этих типов встречаются особенно часто. На разных порядках ветвления частоты варьируют от 5,0 до 16,78% (для группы Nэ), от 3,42 до 12,18% (для группы S) и от 2,5 до 7,11% (для группы NэS) (табл. 16). Максимальная частота для этих групп и аномальных цветков в целом зарегистрирована на 8–9 порядках ветвления (табл. 16).

Сложные комбинированные варианты чаще приурочены к низким порядкам ветвления. Аномалии, сочетающие все выделенные типы изменений, отмечены только на третьем – четвертом порядках. Меньший объем выборки для этих порядков ветвления, определяемый особенностями структуры цветоноса, и данные об обнаружении наиболее сложных вариантов с глубоким изменением структуры цветка на первом – втором порядках ветвления (Нотов, Глазунова, 1994; Нотов, Андреева, 2007) позволяют предполагать особый морфогенетический статус этой части цветоноса.

Таблица 15

Частота встречаемости разных типов аномалий на разных порядках ветвления цветоноса *Alchemilla monticola*

Тип аномалий	Порядок ветвления												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Nэ	2*	12	34	93	142	196	209	228	159	100	48	14	2
	5,0**	4,5	5,3	8,1	9,0	10,3	12,9	16,8	15,1	14,4	13,6	12,6	7,1
Nк	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	1	–	–
	–	–	–	–	–	–	–	0,2	–	–	0,3	–	–
Nэк	–	–	1	–	–	2	–	1	1	–	–	–	–
	–	–	0,2	–	–	0,1	–	0,1	0,1	–	–	–	–
S	2	9	22	71	78	117	154	135	128	72	32	13	–
	5,0	3,4	3,4	6,2	4,9	6,2	9,5	9,9	12,2	10,4	9,1	11,7	–
T	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Fэ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
NэS	1	7	18	34	66	88	96	80	75	32	13	15	1
	2,5	2,6	2,8	3,0	4,2	4,6	5,9	5,9	7,1	4,6	3,7	4,5	3,6
NэкS	–	–	–	–	1	1	1	–	–	–	–	–	–
	–	–	–	–	0,1	0,1	0,1	–	–	–	–	–	–
NэFэ	–	1	1	1	–	1	1	–	–	–	–	–	–
	–	0,4	0,2	0,1	–	0,1	0,1	–	–	–	–	–	–
ST	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
	–	–	–	–	0,06	–	–	–	–	–	–	–	–
SFэ	–	1	4	2	4	8	4	9	4	3	–	1	–
	–	0,4	0,6	0,2	0,3	0,4	0,3	0,7	0,4	0,4	–	0,9	–
NэSFэ	–	1	1	2	6	3	4	4	3	2	1	1	–
	–	0,4	0,2	0,2	0,4	0,2	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,9	–
NэST	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
	–	–	–	–	–	–	–	–	0,1	–	–	–	–
STFэ	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
	–	–	–	–	–	0,1	–	–	–	–	–	–	–
NэTFэ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,1	–	–	–
NэSTFэ	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	–	–	0,2	0,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
F	–	–	–	2	1	1	2	4	–	–	–	–	–
	–	–	–	0,2	0,1	0,1	0,1	0,3	–	–	–	–	–
Всего	5	31	82	206	299	418	471	463	371	210	95	34	3
	12,5	11,5	12,7	18,0	18,9	22,0	29,1	34,1	35,3	30,3	27,0	30,6	10,7

Примечание. * – частота встречаемости в шт.; ** – частота встречаемости в % от общего числа цветков, расположенных на данном порядке ветвления.

На данном уровне более вероятно нарушение типичных гормональных градиентов, играющих существенную роль в дифференциации разных типов побегов у моноподиально-розеточных растений. Большие частоты встречаемости аномалий на высоких порядках ветвления связаны с увеличением доли трехчленных цветков и более частым изменением структуры элементов у четырехчленных цветков на этом уровне.

В табл. 17 приведены данные о частотах встречаемости цветков с разным строением околоцветника. Отмечено отсутствие двух- и трехчленных цветков на первом порядке ветвления и низкая частота встречаемости на втором и третьем порядках. Наблюдается увеличение частоты встречаемости двух- и трехчленных цветков на высоких порядках ветвления. Максимальные частоты зарегистрированы на одиннадцатом – двенадцатом порядках (табл. 17, рис. 19). Пятичленные цветки чаще всего встречаются на первом порядке ветвления. На более высоких порядках частота уменьшается (табл. 17, рис. 19). Меньший объем выборки по цветкам, расположенным на первом порядке ветвления и данные литературы об обнаружении шести- и семичленных цветков на первом – втором порядках ветвления позволяют предположить, что при увеличении объема выборки отмеченная зависимость будет прослеживаться еще четче.

Данные об изменчивости цветка в пределах дихазиев и монохазиев приведены в табл. 18. Отмечено увеличение доли наиболее распространенных у *A. monticola* типов аномалий в пределах монохазиев. Разница в частоте встречаемости во многом определяется увеличением числа трехчленных цветков на высоких порядках ветвления. Такие цветки отмечены исключительно на монохазимальных веточках. Сложные комбинированные аномалии (NэSTFэ) обнаружены только в составе дихазия, что сопряжено с приуроченностью сложных аномалий к первому – третьему порядкам ветвления. Эти порядки входят в состав исключительно дихазимальных элементов соцветия. Различия в частотах встречаемости цветков с разным строением околоцветника связаны с разной долей участия

осей определенных порядков в дихазальных и монохазальных элементах цветоноса.

Таблица 16

Частота встречаемости аномальных цветков с разным числом элементов околоцветника на различных порядках ветвления цветоноса *Alchemilla monticola*

Порядок ветвления	Тип околоцветника			
	2-членный	3-членный	4-членный	5-членный
1	–	–	4*(10,0**)	1(2,5)
2	–	7 (2,6)	18 (6,7)	6 (2,2)
3	–	16 (2,5)	52 (8,1)	11 (1,7)
4	–	43 (3,8)	148 (12,9)	16 (1,4)
5	1 (0,1)	84 (5,3)	207 (13,1)	9 (0,6)
6	1 (0,1)	128 (6,7)	279 (14,7)	10 (0,5)
7	–	114 (7,1)	352 (21,8)	6 (0,4)
8	1 (0,1)	122 (9,0)	324 (23,8)	10 (0,7)
9	1 (0,1)	90 (8,6)	266 (25,3)	4 (0,4)
10	–	67 (9,7)	145 (20,9)	2 (0,3)
11	1 (0,3)	29 (8,2)	66 (18,8)	–
12	–	18 (16,2)	26 (23,4)	–
13	–	1 (8,6)	2 (7,1)	–

Примечание. * – частота встречаемости в шт.; ** – частота встречаемости в % от общего числа цветков на данном порядке ветвления.

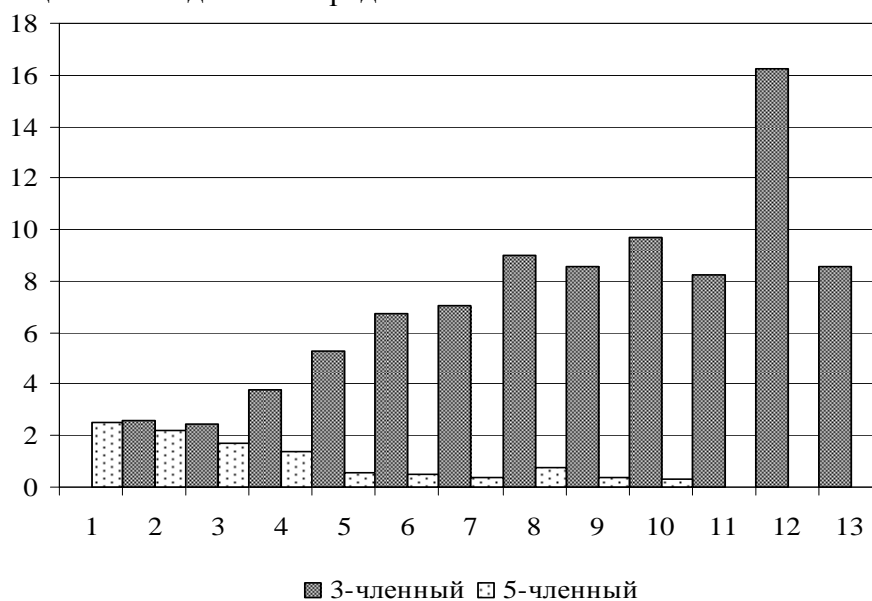


Рис. 19. Доля трехчленных и пятичленных аномальных цветков на разных порядках ветвления цветоноса *Alchemilla monticola*

Таблица 17

Частота встречаемости основных групп аномальных цветков
на разных элементах соцветия *Alchemilla monticola*

Типы аномалий	Частота встречаемости			
	шт.		%	
	дихазий	монохазий	дихазий	монохазий
Nэ	53	1186	4,0	12,5
Nк	–	3	–	0,03
NэS	1	4	0,1	0,04
S	38	797	2,9	8,4
T	–	–	–	–
Fэ	–	–	–	–
NэS	22	494	1,7	5,2
NэкS	1	2	0,1	0,02
NэFэ	2	3	0,2	0,03
ST	1	–	0,1	–
SFэ	2	38	0,2	0,4
NэSFэ	1	27	0,1	0,3
NэTS	–	1	–	0,01
STFэ	1	–	0,1	–
NэTFэ	–	1	–	0,01
NэSTFэ	2	–	0,2	–
F	–	10	–	0,1
2-членные цветки	–	5	–	0,1
3-членные цветки	15	704	1,1	7,4
4-членные цветки	83	1806	6,3	19,1
5-членные цветки	19	56	1,4	0,6
Всего	124	2564	9,4	27,1

Примечание. Частота встречаемости в % определена от общего числа цветков, расположенных в пределах указанных элементов соцветия.

Данные анализа характера распределения разных типов аномалий в цветоносах *Alchemilla gracilis* согласуются с данными,

полученными по *Alchemilla monticola*. Однако меньшая частота встречаемости аномалий у *Alchemilla gracilis* дает менее наглядный характер распределения.

Таким образом, у *Alchemilla monticola* пятичленные цветки приурочены к низким порядкам ветвления, а доля двучленных и трехчленных цветков возрастает с увеличением порядка ветвления. Такой характер распределения, по-видимому, связан с постепенным уменьшением морфогенетической активности и размеров флоральных апексов на более высоких порядках ветвления. Сложные комбинированные варианты встречаются, как правило, на первом и втором порядках ветвления. Их появление, вероятно, связано в некоторой степени с нарушением гормональных градиентов.

8.2. *Potentilla erecta*

Анализ трех-, пяти- и шестичленных цветков сделан на материале совокупной выборки *Potentilla erecta* из 7714 цветков. Получен сходный с *Alchemilla monticola* характер распределения (рис. 20).

Пятичленные цветки отмечены на первом, втором и третьем порядках ветвления. Их доля изменяется следующим образом: 55,8%, 11,0% и 2,8% (рис. 20). Большинство шестичленных цветков приурочены к первому порядку ветвления. Их доля достигает 21,5%. Доля шестичленных цветков на втором порядке ветвления 1,1%. Трехчленные цветки обнаружены на втором – пятом порядках. Их доля постепенно увеличивается от 0,3 до 2,5%.

Доля трехчленных цветков по сравнению с *Alchemilla monticola* значительно меньше. В этой связи на третьем, четвертом, пятом порядках ветвления получены сходные частоты встречаемости. Однако на первом порядке ветвления не найдено ни одного трехчленного цветка. На третьем – пятом порядках не обнаружено пятичленных цветков.

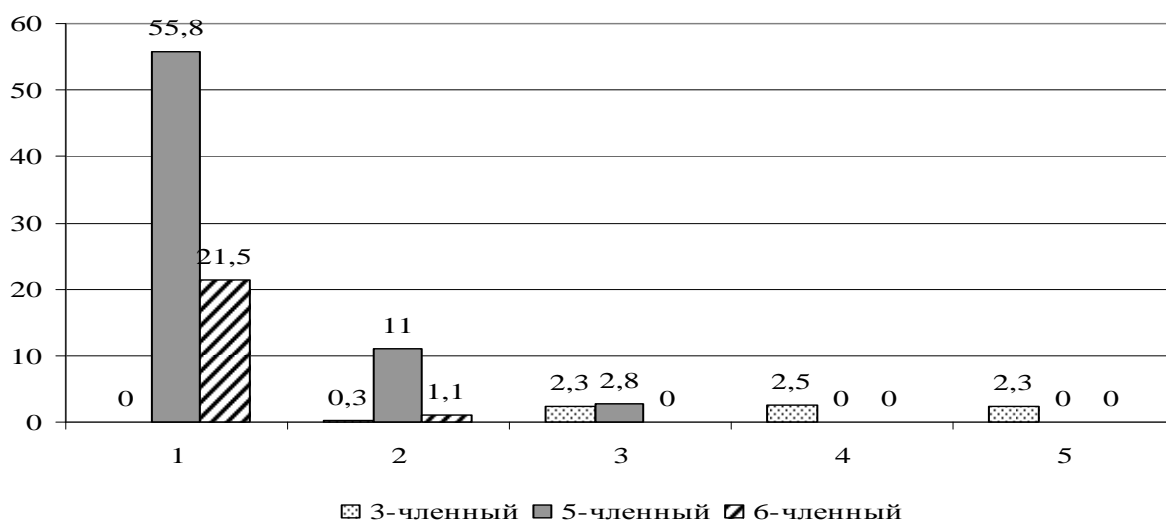


Рис. 20. Доля трехчленных и пятичленных аномальных цветков на разных порядках ветвления цветоноса *Potentilla erecta*

Меньшее по сравнению с *Alchemilla monticola* число порядков ветвления в цветоносах *Potentilla erecta* делает характер распределения цветков нетипичного строения в пределах цветоноса менее наглядным. Однако общие тенденции просматриваются достаточно четко. У *Potentilla erecta* на изученном материале не обнаружено цветков с сильно преобразованной структурой. Целесообразен их дальнейший поиск. Высока вероятность обнаружения их на первом и втором порядках ветвления. Различные гомеозисные варианты также обычно приурочены к более низким порядкам ветвления.

Таким образом, пятичленные цветки в соцветиях видов комплекса *Alchemilla vulgaris* и *Potentilla erecta* приурочены к более низким порядкам ветвления, а доля двучленных и трехчленных цветков возрастает с увеличением порядка ветвления. Такой характер распределения, по-видимому, связан с постепенным уменьшением морфогенетической активности и размеров флоральных апексов на более высоких порядках ветвления. Сложные комбинированные варианты встречаются, как правило, на первом и втором порядках ветвления. Их появление, вероятно, связано в некоторой степени с нарушением гормональных градиентов.

ВЫВОДЫ

1. Многие аномальные варианты генеративной сферы моноподиально-розеточных травянистых розоцветных связаны с «наложением» алгоритмов морфогенеза двух основных типов побегов, характерных для этой архитектурной модели, что увеличивает частоту встречаемости гомеозисных структур.

2. Разработанная классификация аномальных цветоносов моноподиально-розеточных растений базируется на представлениях о строении основных типов побегов, характерных для этой архитектурной модели, степени и характере преобразования их структуры (формирование придаточных корней, вегетативных розеточных побегов, пролиферирующих цветков). Классификация детализирована с учетом характера распространения гомеозисных структур, сростаний. В результате структурно-ритмологических преобразований возможно формирование озимых моноциклических генеративных побегов.

3. При классификации аномальных вариантов строения цветка выявлены основные группы аномалий, которые связаны с изменением числа, структуры, положения элементов, отношений между элементами (срастания) и появлением новых элементов (гомеозис). Широко распространены также разные комбинации этих преобразований. Использование подобного подхода позволило детализировать общую классификацию основных типов побегов моноподиально-розеточных растений.

4. Значительный полиморфизм цветков *Potentilla erecta* (31,5% цветков нетипичного строения) обусловлен низким уровнем специализации цветка и нестабильностью морфогенеза, связанной с переходом от пятичленной к четырехчленной структуре цветка. Частота встречаемости аномальных цветков у разных видов комплекса *Alchemilla vulgaris* различна. У *Alchemilla monticola* она составляет 26,3%, у *A. gracilis* – 0,9%. У одного агамного вида в разные годы, отличающиеся по погодным условиям, частоты встречаемости сопоставимы.

5. У *Alchemilla monticola*, *A. gracilis* и *Potentilla erecta* наиболее широко распространены варианты с измененным числом элементов, с нетипичной структурой элементов и варианты, сочетающие эти типы. Прочие группы аномалий встречаются редко. Преобладают нетипичные цветки с нарушенной симметрией.

6. У видов комплекса *Alchemilla vulgaris* и *Potentilla erecta* наиболее лабильно строение подчашия. Чашечка характеризуется средним уровнем изменчивости. У видов рода *Alchemilla* стабильно строение андроцея и гинецея. Частота встречаемости разных типов аномалий отражает специфику корреляционных связей в структуре цветка.

7. В многоцветковых тирсах видов комплекса *Alchemilla vulgaris* и *Potentilla erecta* цветки с увеличенным числом элементов приурочены к более низким порядкам ветвления, а доля цветков с сокращенным числом элементов возрастает по мере увеличения порядка ветвления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика: В 3 т. М.: Мир, 1988. Т. 3. 335 с.
2. Алексеева Н.А. Возрастная периодизация онтогенеза и экология популяции травянистых поликарпиков: на примере двух видов рода *Geum* L.: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Тюмень, 2001. 199 с.
3. Андреева Е.А. Аномальные варианты строения цветков и соцветий *Carex hirta* L. // Сборник студенческих научных работ. Вып. 1. Тверь: Изд. ТвГУ, 1995. С. 30–33.
4. Андреева Е.А. Частота встречаемости аномальных цветков с разным числом элементов околоцветника на разных порядках ветвления цветоноса *Alchemilla monticola* // Материалы науч. конф. студентов и аспирантов, апр. 2009 г. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2009. С. 32–36.
5. Андреева Е.А. Частота встречаемости разных типов аномальных цветков у *Alchemilla monticola* // Материалы науч. конф. студентов и аспирантов, г. Тверь, апр. 2010 г. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2010. С. 20–24.
6. Андреева Е.А., Нотов А.А. Аномальные варианты строения цветков и соцветий *Carex hirta* L. // Вестн. ТвГУ. 2006. Сер. биология и экология. Вып. 2, №5 (22). С. 143–147.
7. Андреева Е.А., Нотов А.А. Гомеозисные варианты аномальных структур генеративной сферы *Geum rivale* L. // Вестн. ТвГУ. Сер. биология и экология. 2008. Вып. 10, №31 (91). С. 143–146.
8. Андреева Е.А., Нотов А.А. Аномальные варианты генеративных структур моноподиально-розеточных розоцветных // Вестн. ТвГУ. Сер. биология и экология. 2009а. Вып. 15, №34. С. 146–154.
9. Андреева Е.А., Нотов А.А. Специфика аномальных вариантов генеративных структур у моноподиально-розеточных растений // Труды VIII Междунар. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (г. Москва, ноябрь 2009 г.). Т. 1. М.: МПГУ, 2009б. С. 21–23.
10. Андреева Е.А., Нотов А.А. Специфика спектра аномальных вариантов цветоносов древесных и травянистых моноподиально нарастающих розоцветных // Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера: Материалы Всерос. конф. (г. Киров, 1–3 апр. 2010 г.). Киров, 2010а. (в печати).
11. Андреева Е.А., Нотов А.А. Топологические и морфологические аспекты полиморфизма аномальных цветков представителей комплекса *Alchemilla vulgaris* L. s. l. // Биология развития: морфогенез

репродуктивных структур и роль стволовых клеток в онтогенезе: Материалы Междунар. науч. конф. посвящ. 50-летию Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН (Санкт-Петербург, 9–12 нояб. 2010 г.). СПб., 2010б. (в печати).

12. Андрукович В.И. Некоторые аномалии генеративных органов эспарцета // Ботан. журн. 1963. Т. 48, №1. С. 102–108.

13. Антонова И.С., Белова О.А. Трансформация модулей разных уровней кроны некоторых древесных растений у связи с условиями среды и фитоценотической позицией // Вестн. Тв.ГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9, №25 (85). С. 10–16.

14. Антропова Г.Л. Биоморфологическая характеристика и жизненная форма спиреи иволистной (*Spiraea salicifolia* L.) // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области. Владивосток, 1987. С. 108–113.

15. Батыгина Т.Б., Брагина Е.А., Ересковский А.В., Островский А.Н. Живорождение у растений и животных: беспозвоночных и низших хордовых: Учеб. пособие. СПб.: Изд. Санкт-Петерб. ун-та, 2006. 134 с.

16. Башинова В.А. О раскрытии цветков и удлинении тычиночных нитей у злаков // Ботан. журн. 1964. Т. 49, №5. С. 735–739.

17. Бейкина А.Д. О некоторых аномалиях в развитии цветка у джута длинноплодного (*Corchorus olitorius* L.) // Ботан. журн. 1961. Т. 46, №3. С. 348–356.

18. Бекетов А.Н. Об уродливости цветков цикория (*Cichorium intybus* L.) // Тр. Санкт-Петерб. о-ва естествоиспыт. СПб., 1877. Т. 8, вып. 2. С. 54–70.

19. Бекетов А.Н. Уродливость цветков *Geum intermedium* и *Geum rivale* // Тр. Санкт-Петерб. о-ва естествоиспыт. СПб., 1882. Т. 12, вып. 2. С. 290–295.

20. Беляева Р.Г. Генетическое изучение мутации махровость у растений с монокарпическим побегом // Генетика. 1995. Т. 31, №5. С. 674–677.

21. Беляева Р.Г. Феногенетическое изучение флоральной гомеозисной мутации лепесток-чашелистик // Онтогенез. 1997. Т. 28, №6. С. 433–436.

22. Беляева Р.Г. Мутация «недетерминированное развитие флоральной меристемы» у *Papaver somniferum* L.: спонтанная онтогенетическая изменчивость фенотипа // Онтогенез. 2008. Т. 39, №2. С. 100–105.

23. Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. Ботаника: учебник для студ. высш. учеб. заведений. В 4 т. Т. 1–2: Водоросли и грибы. М., 2006. 320 с.
24. Берг Р.Л. Типы полиморфизма // Вестн. ЛГУ. 1957. Сер. биол. Вып. 4, №21. С. 115–139.
25. Берг Р.Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. 1959. Сер. биол. Вып. 2, №9. С. 142–152.
26. Берг Р.Л., Колосова Л.Д. О закономерностях эволюции на примере комплексных преобразований признаков при дивергенции видов вероник (*Veronica* L., Scrophulariaceae) // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1975. Т. 4. С. 180–186.
27. Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. Т. 1: Факторы цветения. М.: Агропромиздат, 1985. 192 с.
28. Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. Т. 2: Переход к репродуктивному развитию. М.: Агропромиздат, 1985. 317 с.
29. Бескаравайная М.А. Морфология цветка некоторых видов лип // Ботан. журн. 1961. Т. 46, №4. С. 1027–1032.
30. Биологический энциклопедический словарь / Под ред. М.С. Гилярова. 2-е изд., испр. М.: Сов. энциклопедия, 1989. 869 с.
31. Биология развития: миксомицеты – группа колониальных микроорганизмов. Версия 16 окт. 2008 г.: [Электрон. ресурс]. Режим доступа. <http://balichki-ostap.ru/miksomicety-gruppa-kolonialnyh-mikroorganizmov>.
32. Бойценюк Л.И. Влияние фиторегуляторов на генеративную сферу растений : Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12. М., 1997. 97 с.
33. Борисова И.В., Малышева Г.С. Биолого-морфологические признаки растений, определяющие время их зацветания // Ботан. журн. 1993. Т. 78, №7. С. 63–71.
34. Будаев Р.А. Роль гена *bractea* в регуляции развития структуры соцветия и цветка у *Arabidopsis thaliana*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. М., 2007. 20 с.
35. Ваикулат П.Н. Аномалии генеративных органов у *Padus racemosa* Gilib. // Ботан. журн. 1959. Т. 44, №6. С. 848–850.
36. Витковский В.Л. Развитие элементов цветка у *Grossularia* Mill. // Ботан. журн. 1958. Т. 43, №2. С. 277–283.
37. Витковский В.Л. Фасциация побегов у *Syringa josikaea* Sacf. // Ботан. журн. 1959. Т. 44, №4. С. 505–506.
38. Витковский В.Л. Морфогенез плодовых растений. Л.: Колос, 1984. 207 с.

39. Галахов Н.Н. Вторичное цветение растений // Природа. 1937. №1. С. 40–66.
40. Галимзянов А.В., Чураев Р.Н. Исследование динамики системы управления морфогенезом цветка *Arabidopsis thaliana* методом обобщенных пороговых моделей. Уфа: УНЦ РАН, 2001. 42 с.
41. Гатицук Л.Е. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров: Лобань, 2008. С. 26–47.
42. Гатицук Л.Е., Дервиз-Соколова Т.Г., Иванова И.В., Шафранова Л.М. Пути перехода от кустарниковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных // Проблемы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. С. 16–36.
43. Гилберт С.Ф., Опиз Д.М., Рэф Р.А. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития: [Ст. из США] // Онтогенез. 1997. Т. 28, №5. С. 325–343.
44. Гирник Д.В. Редкий случай образования парных соцветий у *Tilia amurensis* Rupr. // Ботан. журн. 1960. Т. 45, №5. С. 770.
45. Глазунова К.П. О возможности применения теории агамно-полового комплекса к систематике покрытосеменных растений (на примере рода *Alchemilla* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 1. С. 129–139.
46. Глазунова К.П. Апомиксис у восточноевропейских представителей рода *Alchemilla* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 17 с.
47. Глазунова К.П. Гинецей манжетки (*Alchemilla* L.) // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1986. №4. С. 15–19.
48. Глазунова К.П. Факультативный апомиксис как фактор структурно-функционального и таксономического разнообразия // Факторы таксономического и биохорологического разнообразия. СПб.: Изд. ЗИН РАН, 1995. С. 26.
49. Глазунова К.П., Мажейка И.С. Антэкологическая интерпретация структуры цветка апомиктической манжетки (*Alchemilla vulgaris* L.) // Проблемы репродуктивной биологии: Тез. докл. симпоз. (Пермь, 4–6 июня 1996 г.). Пермь: Изд. Перм. ун-та, 1996. С. 71–73.
50. Глазунова К.П., Мятлев В.Д. Корреляционная структура и изменчивость признаков при регулярном апомиксисе (на примере агамного вида Манжетка горная) // Бюл. МОИП. Сер. биол. 1990. Т. 95, вып. 6. С. 96–110.
51. Глазунова К.П., Нилова М.В. Изменчивость и редукция частей цветка у факультативно-апомиктической манжетки (*Alchemilla* L.,

- сем. Rosaceae) // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: Тр. Междунар. симпоз., Саратов, 21–24 июня 1994 г. Саратов: Изд. Саратов. ун-та, 1994. С. 36–38.
52. Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.И. Биометрия. Л.: Изд. ЛГУ, 1982. 263 с.
53. Годин В.Н. Половая дифференциация *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2000. 15 с.
54. Годин В.Н. Половая дифференциация у растений: термины и понятия // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, №2. С. 98–108.
55. Годин В.Н., Басаргин Е.А. Морфология цветков *Potentilla bifurca* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией // Ботан. журн. 2007. Т. 92, №10. С. 1508–1515.
56. Голикова Т.И., Никитина Е.П., Терехин А.Т. Математическая статистика. М.: Изд. МГУ, 1981. 186 с.
57. Головкин Б.Н., Андреев Г.Н. Повторное цветение интродуцированных растений // Ботан. журн. 1963. Т. 48, №1. С. 113–118.
58. Голубкова Е.И. Сравнительный морфолого-анатомический анализ плода представителей триб Dryadeae Vent. и Coleogyneae Rydb. семейства Rosaceae Juss. в связи с их систематикой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 22 с.
59. Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
60. Григорьева Н.М. Земляника зеленая // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М.: Изд. МГУ; Аргус, 1995. С. 119–133.
61. Громыко Г.Л. Теория статистики: Практикум. 2-е изд., доп. и перераб. М.: Инфра-М, 2003. 160 с. (Сер. Высшее образования).
62. Гроссгейм А.Н. Растительные богатства Кавказа. М., 1952. 632 с.
63. Гуреева И.И., Карташев А.Г. Случай массовых тератологических изменений цветков *Geum rivale* L. и соцветий *Inula salicina* L. // Экология. 1982. №6. С. 64–68.
64. Данилова М.Ф. О природе фасциаций у растений: критический обзор // Ботан. журн. 1961. Т. 46, №10. С. 1545–1559.
65. Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений: В 9 т. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1951. Т. 4. 883 с.
66. Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 36 с.
67. Догель В.А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд. ЛГУ, 1954. 568 с.

68. Ежова Т.А., Лебедева О.В., Огаркова О.А. *Arabidopsis thaliana* – модельный объект генетики растений / Под. ред. К.Г. Скрыбина, Э.С. Пирузян. М.: Макс-Пресс., 2003. 215 с.
69. Ежова Т.А., Пенин А.А. Новый ген *BRATEA* (*BRA*), контролирующий формирование открытого абрактеозного соцветия у *Arabidopsis thaliana* // Генетика. 2001. Т. 37, №10. С. 935–938.
70. Ежова Т.А., Склярова О.А. Гены, контролирующие структуру соцветия, и их возможная роль в эволюции // Онтогенез. 2001. Т. 32, №6. С. 462–470.
71. Еремин Г.В. Отдаленная гибридизация в селекции сливы. М.: Колос, 1977. 199 с.
72. Ефимова М.Р. Статистика: Учеб. пособие. М.: Инфра-М, 2004. 336 с. (Сер. Вопрос – ответ).
73. Житков В.С. Морфологические особенности монокарпических побегов у лапчаток (род *Potentilla* L.) // Доклады ТСХА. 1972. Вып. 180, ч. II. С. 243–249.
74. Житков В.С. Некоторые закономерности морфогенеза соцветий и листьев в роде лапчатка (*Potentilla* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973. 27 с.
75. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений. М.: Изд. МГУ, 2002. 240 с.
76. Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А. Жмылева А.П. Вторичное цветение: индукция и нарушения развития // Журн. общ. биологии. 2009. Т. 70, №3. С. 262–272.
77. Жуков О.С. Действие гиббереллина на цветение и плодоношение садовой земляники // Ботан. журн. 1961. Т. 46, №10. С. 1491–1496.
78. Жуков О.С. Экспериментальное получение фасцированного побега у отдаленных гибридов вишни // Ботан. журн. 1968. Т. 48, №11. С. 1678–1680.
79. Жукова О.В. Популяционное исследование микровидов манжетки *Alchemilla vulgaris* L. s. l., Rosaceae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Казань, 2008. 23 с.
80. Заякин В.В. Гормональная регуляция формирования генеративных органов люпина желтого: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.12. М., 1997. 35 с.
81. Иванова О.В., Нотов А.А. Изменчивость структуры слоевища *Cladonia gracilis* (L.) Willd. в разных типах местообитаний // Биологический факультет: Материалы науч. конф. студентов и аспирантов, 28 апр., 2005 г. Тверь, 2005. С. 15–21.

82. *Игнатьева И.П.* Образование побегов и вторичное цветение у стержнекорневых и кистекарневых травянистых поликарпиков // Ботан. журн. 1965. Т. 50, №1. С. 16–28.
83. *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с.
84. *Илличевский С.О.* Вторичное цветение, его механизмы и его причины в связи с причинами цветения вообще // Рус. ботан. о-во. 1925. Т. 10. С. 168–172.
85. *Исаева И.С.* Особенности роста, развития и циклов органогенеза генеративных побегов яблони: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1966. 23 с.
86. *Исаева И.С.* Закономерности морфогенеза яблони как особый жизненной формы «плодовое дерево» // Экспериментальный морфогенез цветковых растений: опыт исследования различных жизненных форм. М: Изд. МГУ, 1972. С. 237–263.
87. *Каден Н.Н.* Эволюция плодов розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 2. С. 127–135.
88. *Каден Н.Н., Урманцев Ю.А.* Изомерия в живой природе. II. Результаты исследований // Ботан. журн. 1971. Т. 56, №2. С. 161–174.
89. *Кадырова Л.Р., Ситников А.П.* Изменчивость цветка *Fagopyrum esculentum* Moench // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Рус. ботан. о-ва (18–22 авг. 2003, Новосибирск – Барнаул). Т. 2. Барнаул: АзБука, 2003. С. 54–55.
90. *Калиненко И.Г.* Случай пролификации цветков пшеницы // Ботан. журн. 1962. Т. 47, №3. С. 419–420.
91. *Карташева Н.Н.* Некоторые данные по морфологии цветка губоцветных (Labiatae) // Ботан. журн. 1960. Т. 45, №1. С. 109–114.
92. *Кауфман Н.* Московская флора, или описание высших растений и ботанико-географический обзор Московской губернии. 2-е изд. М., 1889. 760 с.
93. *Кине Ж.-М., Сакс Р., Бернье Ж.* Физиология цветения: В 3 т. М.: Агропромиздат, 1991. Т. 3. 358 с.
94. *Киршин И.К.* О вегетативной пролификации соцветий у многолетних злаков // Ботан. журн. 1963. Т. 48, №1. С. 35–41.
95. *Козлова Н.А.* Некоторые морфологические особенности развития генеративных органов и семян у вишни Латвийской низкой (вид *Prunus cerasus* L.) // Ботан. журн. 1960. Т. 45, №1. С. 84.
96. *Козо-Полянский Б.М.* О природе цветка Angiospermae // Тр. Воронеж. гос. ун-та. Воронеж, 1936. Т. 9, №1. С. 28–63.
97. *Колосова Л.Д.* Сравнительный анализ изменчивости и корреляционных связей длиннотрубчатых вероник (*Veronica* L.,

Scrophulariaceae) // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1975. Т. 4. С. 166–179.

98. Коновалов И.Н. Материалы к выяснению морфологической сущности явлений пролификации. 1. О механизме пролификации и условиях ее возникновения // Ботан. журн. 1948. Т. 33, №5. С. 496–509.

99. Кордюм Е.Л., Глущенко Г.И. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола у покрытосеменных растений. Киев: Наук. думка, 1976. 200 с.

100. Корочкин Л.И. Введение в генетику развития. М.: Наука, 1999. 253 с.

101. Корочкин Л.И. Что такое эпигенетика // Генетика. 2006. Т. 42, №9. С. 1156–1164.

102. Костина М.В. Два способа формирования многолетней осевой системы у видов рода *Spiraea* L. // IX Моск. совещание по филогении растений. М., 1996. С. 71–74.

103. Костина М.В. Морфологическое разнообразие годичных побегов у некоторых представителей рода *Prunus* s. l. // Бюл. ГБС. 1997. Вып. 174. С. 93–104.

104. Костина М.В. Аномальные варианты строения и ритма развития генеративных побегов в роде *Prunus* s. l. // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тез. докл., представл. II(X) съезду РБО (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб.: Изд. БИН РАН, 1998. Т. 1. С. 352–353.

105. Костина М.В. Ветвление пазушных почек у древесных представителей розоцветных // Бюл. Гл. ботан. сада. 1999. Вып. 177. С. 110–121.

106. Костина М.В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 298 с.

107. Костина М.В., Куклина А.Г. Гомологические ряды изменчивости аномальных соцветий у видов родов *Prunus*, *Spiraea* и *Amelanchier* // Материалы конф. по морфологии и систематике растений, посвящ. 300 – летию со дня рождения К. Линнея (Москва, 16–19 мая 2007 г.). М.: КМК, 2007. С. 179–181.

108. Крамаренко Л.А. Морфогенез генеративных почек абрикоса в Москве // Бюл. Гл. ботан. сада. 1997. Вып. 174. С. 80–93.

109. Красильникова И.Г., Нотов А.А. Некоторые итоги анализа полиморфизма околоцветника лапчатки прямостоячей (*Potentilla*

erecta (L.) Raeusch.) // Ботанические исследования в Тверском регионе. Вып. 1. Тверь: ГЕРС, 2003. С. 115–122.

110. *Кремер Н.Ш.* Теория вероятности и математическая статистика: Учебник. 2-е изд. М.: Юнити, 2006. 573 с.

111. *Кренке Н.П.* Соматические показатели и факторы формообразования // Феногенетическая изменчивость: Сборник работ отделения фитоморфогенеза. М.: Изд. ин-та им. К.А. Тимирязева, 1933–1935. С. 11–415. (Тр. Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева; Т. 1).

112. *Кречетович Л.М.* Тератология цветков *Geum rivale* // Дневник Всесоюз. съезда ботаников. М., 1926. С. 107–109.

113. *Кречетович Л.М.* Цветок покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 40, вып. 4. С. 28–40.

114. *Кузнецова Т.В.* Методы исследования соцветий. I. Описательный метод и концепция синфлоресценций Вильгельма Тролля // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 3. С. 62–72.

115. *Кузнецова Т.В.* Методы исследования соцветий. III. Проблема интеркалярного соцветия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 1. С. 81–97.

116. *Кузнецова Т.В.* Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Ботаника. Т. 12. М., 1991. С. 51–174.

117. *Кузнецова Т.В.* О комплементарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. журн. 1992. Т. 77, №12. С. 7–24.

118. *Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П.* Соцветия: морфологическая классификация. СПб.: Изд. СПХФИ, 1992. 127 с.

119. *Кузьмин В.И.* Биология цветения и срастания цветков тарана дубильного *Polygonum coriarium* // Ботан. журн. 1964. Т. 49, №5. С. 725–731.

120. *Куперман Ф.М.* Теория индивидуального развития и пути управления природой организма. М.: Изд. МГУ, 1962. 78 с.

121. *Куприянов П.Г.* Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов: Изд. Саратов. гос. ун-та, 1989. 160 с.

122. *Курсаков Г.А.* Аномалии цветков и плодов у отдаленных гибридов косточковых пород // Ботан. журн. 1965. Т. 62, №12. С. 1731–1741.

123. *Курьянов М.А.* Вторичное цветение и его значение в жизни плодовых растений // Бюл. науч. инф. ЦГЛ им. Мичурина. Вып. 37. М., 1981. С. 50–56.

124. *Лебедева О.В.* Изучение генетической и гормональной регуляции развития цветоноса *Arabidopsis thaliana*: Автореф. дис. ... кандидата биологических наук: 03.00.15. М., 2004, 20 с.
125. *Лебедева Т.И.* О распространении явлений фасциации у культурных растений // Ботан. журн. 1963. Т. 48, №4. С. 526–535.
126. *Левина Р.Е.* О соотношении морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 89–99.
127. *Левина Р.Е.* Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 96 с.
128. *Лейсле Ф.Ф.* Влияние внешних условий (длины дня) на изменчивость растений и вопрос о природе цветка // Ботан. журн. 1962. Т. 47, №12. С. 1742–1760.
129. *Логачева М.Д., Прудковский П.А., Ефимов С.В., Пенин А.А.* Нетипичное чередование органов цветка у *Raeonia*: структура и возможный механизм формирования // Онтогенез. 2007. Т. 38, №6. С. 463–470.
130. *Лодкина М.М.* Тератология цветка, морфологическая природа его органов и проблема гомологии с точки зрения генетики развития // Ботан. журн. 1977. Т. 62, №12. С. 1731–1741.
131. *Лодкина М.М.* Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, №2. С. 239–253.
132. *Ломакин Э.Н.* Особенности формирования пазушных почек у абрикоса // Сб. тр. среднеазиатской станция ВНИИР. Вып. 5. 1979. С. 86–91.
133. *Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н., Тихонович И.А., Ходжайова Л.Т., Шишкова С.О.* Генетика развития растений. СПб.: Наука, 2000. 539 с.
134. *Мазуренко М.Т.* К характеристике модулей древесных растений // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров, 2008. С. 83–94.
135. *Мазуренко М.Т., Хохряков А.П.* Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 151 с.
136. *Макаров А.А.* О случаях массовых аномалий у цветков *Anemone silvestris* L. // Ботан. журн. 1959. Т. 44, №7. С. 995–997.
137. *Мальшева Н.В.* Лишайники Санкт-Петербурга. СПб., 2003. (Тр. Санкт-Петерб. о-ва естествоиспыт. Сер. 3; Т. 79).
138. *Мальцев С.* Уроdlивость цветков *Geum rivale* // Тр. Ботан. сада Юрьев. ун-та. Юрьев, 1905. Т. 5. С. 162–164.

139. *Малютин Н.И.* Уродства растений и использование их в цветоводстве. // Ботан. журн. 1960. Т. 45, №3. С. 710.
140. *Малютин Н.И.* Пролификация цветков у многолетнего дельфиниума // Ботан. журн. 1961. Т. 46, №11. С. 1699–1700.
141. *Марфенин Н.Н.* Аномалии формы колонии гидроидного полипа *Dynamena pumila* в процессе морфогенеза // Проблемы биологии развития: Тез. докл. Всесоюз. конф. молодых ученых. М., 1972.
142. *Марфенин Н.Н.* Аномалии формы побега колонии *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Leptolida) // Комплексные исследования природы океана. Вып. 5. М., 1975. С. 230–239.
143. *Марфенин Н.Н.* Морфологические аномалии – резерв адаптивной радиации (на примере колониальных гидроидов) // Следы жизнедеятельности и динамика среды в древних биотопах: Тр. 30 сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Киев, 1988. С. 149–156.
144. *Марфенин Н.Н., Маргулис Р.Я., Майер Е.М.* Морфологическая изменчивость у колониального гидроида *Dynamena pumila* и классификация обнаруженных морфотипов // Книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. СПб., 1995. (Тр. ЗИН РАН; Т. 261).
145. *Маценко А.Е.* Случай аномалий в строении цветка *Aconitum lasiostomum* Rchb. // Ботан. журн. 1963. Т. 48, №1. С. 100–102.
146. *Мирзаев М.М.* Развитие и фертильность сливо-абрикосовых гибридов. М., 1962. 132 с.
147. *Михайловская И.С., Тихонова В.Л.* О сезонном ритме роста побегов лапчатки прямостоячей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 3. С. 100–107.
148. *Михалевская О.Б.* Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. М.: МГПУ, 2002. 66 с.
149. *Мусина Л.С.* Побегообразование и становление жизненной формы некоторых розеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123–132.
150. *Нестеров Я.С.* Биологические особенности и использование в селекции сортов яблони в условиях Северного Кавказа: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Мичуринск, 1962. 21 с.
151. *Никитская К.И.* Морфофизиологические особенности роста и развития розы морщинистой (*Rosa rugosa* Thunb.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1965. 18 с.
152. *Николаева Ю.Е.* Физиолого-генетические аспекты явления фасциации на примере модельного объекта *Arabidopsis thaliana* (L.)

Неупн.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12., 03.00.15. Душанбе, 2006. 22 с.

153. *Нилова М.В.* Изменчивость цветков *Alchemilla baltica* G. Sam. ex Juz. и *Alchemilla gracilis* Opiz: Дипломная работа / МГУ им. М.В. Ломоносова. М., 1994. 68 с.

154. *Носульчак В.А.* Об изменчивости строения завязи винограда // Ботан. журн. 1969. Т. 54, №3. С. 289–290.

155. *Нотов А.А.* Некоторые анатомо-морфологические особенности манжетки альпийской (*Alchemilla alpina* L.) // Жизненные формы: онтогенез и структура. М.: Прометей, 1993а. С. 61–65.

156. *Нотов А.А.* Структура системы побегов в связи с систематикой подтрибы Alchemillinae Rothm. (Rosaceae-Rosoideae): Дис. ... канд. биол. наук. М., 1993б. 234 с.

157. *Нотов А.А.* О роли гомеозисных преобразований в эволюции растений // IX-е Моск. совещ. по филогении растений. М.: Изд. секции ботаники МОИП и каф. высших растений биол. ф-та МГУ, 1996. С. 100–104.

158. *Нотов А.А.* О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, №1. С. 60–79.

159. *Нотов А.А.* Модульная организация как модельный объект в биологических исследованиях // Вестн. ТвГУ. Сер. биология и экология. 2008. Вып. 9, №25 (85). С. 162–176.

160. *Нотов А.А., Андреева Е.А.* Особенности расположения аномальных цветков на цветоносах *Alchemilla monticola* Opiz // Вестн. ТвГУ. Сер. биология и экология. 2007. Вып. 6, №22 (50). С. 205–216.

161. *Нотов А.А., Андреева Е.А.* Специфика спектра аномальных структур у модульных организмов // Вестн. ТвГУ. Сер. биология и экология. 2008. Вып. 9, №25 (85). С. 176–180.

162. *Нотов А.А., Глазунова К.П.* Опыт разработки классификации аномальных вариантов цветка и цветоноса среднерусских манжеток // Флора и растительность Тверской области: Сб. науч. тр. Тверь: Изд. ТвГУ, 1994. С. 45–63.

163. *Орлова И.Н.* Аномалии в эмбриональном развитии как причина частичной стерильности яблони // Ботан. журн. 1963. Т. 48, №1. С. 87–93.

164. *Павлова Н.Р.* Вегетативная подвижность некоторых моноподиальных лапчаток (*Potentilla* L., Rosaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 3. С. 70–81.

165. Павлова Н.Р. Вегетативно подвижные жизненные формы в роде *Potentilla* L. и возможные пути их эволюции.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 16 с.
166. Пенин А.А. Анализ генетического контроля и моделирование развития структуры соцветия у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. М., 2003. 136 с.
167. Пенин А.А., Чуб В.В., Ежова Т.А. Правила формирования терминального цветка // Онтогенез. 2005. Т. 36, №2. С. 90–95.
168. Первухина Н.В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 168 с.
169. Первухина Н.В. Околоцветник покрытосеменных. Л.: Наука, 1979. 112 с.
170. Первухина Н.В., Иоффе Н.Д. Морфология цветка триходендрона (Материалы к филогении покрытосеменных) // Ботан. журн. 1962. Т. 47, №12. С. 1709–1730.
171. Петухова Л.В. Онтогенез и структура системы побегов манжетки пастушьей (*Alchemilla pastoralis* Buser) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 3. С. 120–129.
172. Петухова Л.В. К ритму развития некоторых моноподиально-розеточных растений // Экология и физиология растений. Калинин: Изд. КГУ, 1978. С. 52–59.
173. Петухова Л.В. Сравнительно-морфологическое исследование жизненных форм некоторых моноподиально-розеточных растений семейства Rosaceae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 12 с.
174. Петухова Л.В. Особенности ритма развития растений в связи с их происхождением // Взаимоотношение компонентов биогеоценозов в южно-таежных ландшафтах. Калинин: Изд. КГУ, 1984. С. 61–67.
175. Петухова Л.В. К вопросу о корреляциях в теле растений // Флора и растительность Тверской области. Тверь: Изд. ТвГУ, 1994. С. 68–75.
176. Петухова Л.В. Гравилат городской // Биологическая флора Московской области. Вып. 14. М.: Гриф и К°, 2000а. С. 112–127.
177. Петухова Л.В. Гравилат речной // Биологическая флора Московской области. Вып. 14. М.: Гриф и К°, 2000б. С. 128–142.
178. Пивоварова Р.М. Аномалии в строении цветков вишни при запоздалом цветении // Ботан. журн. 1964. Т. 49, №2. С. 244–247.
179. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. Л.: Изд. ЛГУ, 1991. 240 с.
180. Похилько А.А. Материалы к биологии *Alchemilla alpina* L. (Манжетки альпийской) // Ботанические исследования за полярным кругом. Апатиты, 1985. С. 31–37.

181. *Пошкурлат А.П.* Изменение морфологических признаков с возрастом у лапчатки прямостоячей – *Potentilla erecta* (L.) Hampe // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63, вып. 3. С. 113–126.
182. *Ригер Р., Михаэлис А.* Генетический и цитогенетический словарь. М.: Колос, 1967. 607 с.
183. *Ростова Н.С.* Пластичность структуры взаимосвязей – дополнительный критерий ароматности популяций // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 310.
184. *Ростова Н.С.* Структура и изменчивость корреляций морфологических признаков цветковых растений : Дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. СПб., 2000. 388 с.
185. *Ростова Н.С.* Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд. СПбГУ, 2002. 308 с. (Тр. Санкт-Петерб. о-ва естествоиспыт.; Сер. 1, т. 94).
186. *Ростовцева А.П.* Рост и дифференциация органов растения. М.: Изд. МГУ, 1984. 152 с.
187. *Ростовцева З.П.* Функциональность верхушечной меристемы в процессе органогенеза // Экспериментальный морфогенез цветковых растений: опыт исследования различных жизненных форм. М.: Изд. МГУ, 1972. С. 264–292.
188. *Румянцев С.Д.* Систематика, распространение и внутривидовая изменчивость видов рода *Agrimonia* L. (Rosaceae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. М., 1989. 16 с.
189. *Рыжков В.Л.* Позеленение цветков с точки зрения механизма развития // Ботан. журн. 1941. Т. 26, №1. С. 2–3.
190. *Сабинин Д.А.* Физиология развития растений. М.: Изд. АН СССР, 1963. 196 с.
191. *Савиных Н.П.* Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд. Вят. ГГУ, 2006. 324 с.
192. *Савиных Н.П.* Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров: Лобань, 2008. С. 47–69.
193. *Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.: Изд. АН СССР, 1939. 610 с.
194. *Серебряков И.Г.* Ритмика сезонного развития и метеорологические условия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 2. С. 63–67.
195. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.

196. Серебряков И.Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годовом ритме развития растений // Ботан. журн. 1966. Т. 51, №7. С. 923–938.
197. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
198. Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 5. С. 112–128.
199. Серебрякова Т.И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. М.: МГПИ, 1987. С. 3–19.
200. Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Батыгина Т.Б., Шорина Н.И., Савиных Н.П. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений: Учеб. для вузов. М.: Академкнига, 2006. 543 с.
201. Серебрякова Т.И., Павлова Н.Р. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (Rosaceae) // Ботан. журн. 1986. Т. 71, №2. С. 154–167.
202. Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 3, вып. 6. С. 51–65.
203. Ситников А.П. Вариабельность строения цветка в популяциях некоторых видов рода Горец (*Polygonum* L.) // Структура и организация популяций. Казань, 1985. С. 82–95.
204. Ситников А.П. Изменчивость репродуктивных структур в роде *Polygonum* L. и у представителей семейства Polygonaceae Juss.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / МГУ им. М.В. Ломоносова. М., 1991. 19 с.
205. Ситников А.П. Морфологическая изменчивость цветка у *Polygonum hydropiper* (Polygonaceae) // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тез. докл., представл. II(X) съезду РБО (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб.: Изд. БИН РАН, 1998а. Т. 1. С. 73.
206. Ситников А.П. О некоторых закономерностях формирования цветка у *Polygonum hydropiper* (Polygonaceae) // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тез. докл., представл. II(X) съезду РБО (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб.: Изд. БИН РАН, 1998б. Т. 1. С. 73–74.
207. Ситников А.П. Некоторые закономерности разнообразия репродуктивных органов представителей трибы Polygoneae Rchb.

(Polygonaceae Juss.) // XI-е Междунар. совещ. по филогении растений: Тез. докл. (Москва, 28–31 янв. 2003 г.). М.: Изд. ЦОДП, 2003. С. 91–92.

208. Ситников А.П., Смирнов А.Г. О направлениях преобразования цветка в семействе Polygonaceae // Филогения и систематика растений: Материалы VIII-го Моск. совещ. по филогении растений. М.: Наука, 1991. С. 103–105.

209. Ситников А.П., Полозов Г.Ю., Малков С.В. Спектры изменчивости меристических признаков цветка у двух видов *Fagopyrum* Mill. // История, опыт работы и перспективы развития естественно-географического факультета: Материалы науч.-практ. конф. посвящ. 80-летию образования ЕГФ. Ч. 2. Казань, 1998. С. 85–86.

210. Слепян Э.И. Особенности галлообразовательного и тератологического процессов на ассимилирующих побегах *Haloxylon aphyllum* Minkv. // Ботан. журн. 1958. Т. 43, №11. С. 1595–1607.

211. Слепян Э.И. Строение галлов и терат на маревых Ср. Азии // Ботан. журн. 1960. Т. 45, №2. С. 181–205.

212. Слепян Э.И. Сопоставление галлов и терат, вызываемых насекомыми с плодами и семенами // Ботан. журн. 1961. Т. 46, №11. С. 1702–1717.

213. Слепян Э.И. Номенклатура и классификация вызываемых членистоногими галлов и почковых тератов в связи с их местом среди патологических явлений // Ботан. журн. 1962. Т. 47, №5. С. 721–753.

214. Слезик Л.Н. Случаи аномалий в цветках барбарисов // Ботан. журн. 1964. Т. 49, №9. С. 1292–1293.

215. Смиренская Е.А. К изучению уродливости цветка у *Digitalis purpurea* L. // Ботан. журн. 1959. Т. 44, №5. С. 681–684.

216. Соколенко О.А. Биология цветения и плодоношения кустарниковых видов рода *Potentilla* L., интродуцированных на Северо-Западном Кавказе: Автореф. дис. ... кандидата биологических наук: 03.00.32. Майкоп, 2004. 22 с.

217. Соколов Д.Д., Тимонин А.К. Морфологические и молекулярно-генетические данные о происхождении цветка: на пути к синтезу // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, №2. С. 83–97.

218. Соколова Н.П. Морфогенез вегетативных органов и жизненные формы в роде *Rubus* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 6. С. 84–99.

219. Соколова Н.П., Мастинская Р.А. Особенности структур вегетативных органов малины и ежевики в связи с положением их в

- биологическом ряду кустарников // Докл. ТСХА. Вып. 180, ч. II. М., 1972. С. 229–234.
220. Солнцева М.П., Глазунова К.П. Влияние промышленного и транспортного загрязнения среды на репродукция семенных растений // Журн. общ. биологии. 2010. Т. 71, №2. С. 163–175.
221. Соловьева Н.М. О формировании генеративных почек у боярышника // Вопросы озеленения. М.: Изд. МГУ, 1965. С. 45–59.
222. Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: Изд. МОИП, 1948. 301 с.
223. Тахтаджян А.Л. Система и филогения в цветковых растениях. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
224. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
225. Тимонин А.К. Модульная организация высших растений и специфика эволюционной морфологии растений // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: Материалы междунар. науч. конф. посвящ. 200-летию Казанской ботанической школы (23–27 янв. 2006 г.). Казань, 2006. Ч. 1. С. 105–107.
226. Тимонин А.К. Строение цветоносных структур *Talinum* L. (Portulacaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112, вып. 1. С. 31–42.
227. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.И., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 301 с.
228. Тиходеев О.Н., Тиходеева М.Ю. Изменчивость структуры цветка седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) в природных популяциях // Экология. 2001. №3. С. 225–230.
229. Тихомиров В.Н. Некоторые особенности систематики облигатных апомиктов // Совещание по объему вида и внутривидовой систематике: Тез. докл. Л., 1967. С. 53–55.
230. Тихомиров В.Н. Манжетки Московской области (Систематический обзор) // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М., 1968. Вып. 13 (21). С. 98–151.
231. Тихомиров В.Н., Нотов А.А., Петухова Л.В., Глазунова К.П. Манжетка // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М.: Изд. МГУ; Аргус, 1995. С. 83–133.
232. Тихонова В.Л. Биологические особенности лапчатки прямостоячей *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. в природных условиях и при введении в культуру в Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1969. 14 с.
233. Тихонова В.Л. Лапчатка прямостоячая // Биологическая флора Московской области. Вып. 1. М., 1974. С. 67–77.

234. Тринклер Ю.Г. Израстание соцветий различных растений в свете теории стадийного развития // Ботан. журн. 1961. Т. 46, №6. С. 765–779.
235. Трусов Б.А. Полиморфизм структур околоцветника многолетних азиатских видов рода *Delphinium* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 5. С. 70–83.
236. Трусов Б.А. Способы полиморфизации околоцветника *Delphinium iliense* Huth. и *Delphinium elatum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 1. С. 89–106.
237. Трусов Б.А. Полиморфизм структур околоцветника видов рода *Delphinium* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 22 с.
238. Туз А.С. Аномалии цветков персика и абрикоса при вторичном цветении // Ботан. журн. 1960. Т. 45, №4. С. 604–606.
239. Тутаюк В.Х. Тератология цветка. Баку: Изд. АН АзССР, 1969. 111 с.
240. Тутаюк В.Х., Али-Заде М.М. Вторичное цветение и плодообразование лавровишни (*Laurocerasus officinalis* L.) на Ашпероне // Докл. АН Азерб. ССР. 1965. Т. 21, №12. С. 32–34.
241. Урманцев Ю. А. Поли- и изоморфизм в живой и неживой природе // Вопр. философии. 1968. №12. С. 77–88.
242. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М., 1974. 229 с.
243. Урманцев Ю.А. О значении основных законов преобразования объектов-систем для биологии // Биология и современное научное познание. М.: Наука, 1980. С. 121–143.
244. Урманцев Ю.А. О поли- и изоморфизме в живой природе с точки зрения СТЭ, номогенеза и ОТС // Диалектика в науках о природе и человеке: В 4 кн. Кн. 2: Эволюция материи и ее структурные уровни. М.: Наука, 1983. С. 317–324.
245. Усков А.И. Формирование аномальных цветков у абрикоса // Морфогенез растений: Тр. совещ. по морфогенезу растений 12–17 нояб. 1959 г. М.: Изд. Моск. ун-та, 1961. С. 265–267.
246. Усков А.И. Органогенез яблони. М.: Колос, 1967. 168 с.
247. Федоров А.К., Чельцова Л.П. О израстании соцветий тимофеевки *Phleum pratense* // Ботан. журн. 1963. Т. 48, №7. С. 1005–1011.
248. Федоров Ал.А. Тератология и формообразование у растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958а. 28 с.
249. Федоров Ал.А. Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений // Проблема вида в ботанике. М.; Л., 1958б. Т. 1. С. 213–292.

250. Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 296 с.
251. Федотова Т.А. Закономерности камбиальной деятельности травянистого летнезимнезеленого растения *Potentilla alba* L. (Rosaceae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 16 с.
252. Федорова Т.А. Морфология соцветий. М.: Изд. каф. высших растений биол. ф-та МГУ, 2006. 98 с.
253. Филиппов Л.А. Реакция сортов яблони на засуху в условиях Молдавии // Ботан. журн. 1962. Т. 41, №6. С. 820–829.
254. Фролова Г.Д. Аномалия в строении соцветий *Betula reznizzen* Коана // Ботан. журн. 1958. Т. 43, №9. С. 1311–1314.
255. Харитонова Е.Н. Селекция вишни и черешни // Труды Центр. генетической лаборатории им. И.В. Мичурина. Т. 6. М., 1957. С. 34–46.
256. Хитрово Е.В. О вторичных ростовых процессах в подсемействе *Prunoideae* // Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1969. С. 121–128.
257. Хозяинова Н.В. Морфолого-биологические особенности *Sanguisorba officinalis* L. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 16 с.
258. Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.П. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд. Саратов. ун-та, 1978. 224 с.
259. Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Зейде Б.Б. Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев. М., 2000. 93 с.
260. Чайлахян М.Х. Влияние гиббереллинов на рост и цветение растений // Доклады АН СССР. Т. 117. М., 1957. С. 1077–1080.
261. Чайлахян М.Х. Влияние гиббереллина на рост и развитие растений // Ботан. журн. 1958. Т. 43, №7. С. 927–952.
262. Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 1988. 558 с.
263. Чайлахян М.Х., Бутенко Р.Г., Кулаева О.Н. и др. Терминология роста и развития высших растений. М.: Наука, 1983. 96 с.
264. Челядинова А.И., Тюканова Л.И., Никитская К.И., Гайдукова Л.В. Морфофизиологические особенности развития жизненной формы кустарников (парковые розы) // Экспериментальный морфогенез цветковых растений: опыт исследования различных жизненных форм. М: Изд. МГУ, 1972. С. 208–236.
265. Черепанова Н.П. Морфология и размножение грибов: Учеб. пособие. Л., 1981.

266. Черноброва О.Б., Петухова Л.В. Особые случаи бокового ветвления моноподиально-розеточных растений // Флора и растительность южной тайги. Тверь: Изд. ТвГУ, 1991. С. 96–99.
267. Чуб В.В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов : Дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.12. М., 2009. 231 с.
268. Шавров Л.А. О природе фасциаций // Ботан. журн. 1959. Т. 44, №4. С. 500–505.
269. Шафранова Л.М. Жизненные формы и морфогенез *Potentilla fruticosa* L. в различных условиях произрастания // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 4. С. 101–110.
270. Шафранова Л.М. О некоторых путях перехода от кустарников к травам в роде лапчатка (*Potentilla* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 30 с.
271. Шафранова Л.М. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 179–212.
272. Шафранова Л.М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, №1. С. 72–89.
273. Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.И. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М., 2009. 85с.
274. Шафеев Н.Г. Об одном редком явлении, обнаруженном в цветке *Nymphaea alba* L. // Ботан. журн. 1961. Т. 46, №4. С. 579–580.
275. Шевченко В.В., Гриних Л.И. Химерность растений. М.: Наука, 1981. 212 с.
276. Шестаков С.В., Ежова Т.А. Биология развития растений: прогресс и перспективы // Онтогенез. 2007. Т. 38, №6. С. 403–405.
277. Шестаков С.В., Пеннин А.А., Логачева М.Д., Ежова Т.А. Новая схема генетического контроля развития цветка // Технология живых систем. 2005. Т. 2, №1–2. С. 37–46.
278. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1946. 395 с.
279. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 384 с.
280. Экспериментальный морфогенез цветковых растений: опыт исследования различных жизненных форм. М: Изд. МГУ, 1972. 194 с.
281. Юзенчук С.В. *Alchemilla* L. // Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. 10. С. 289–545.

282. Яндовка Л.Ф. Формирование генеративных органов *Cerasus vulgaris* Mill и *C. tomentosa* (Thunb.) Wall в связи с водным режимом : Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Сыктывкар, 2003. 223 с.
283. Batta J. Studies of genus *Spiraea* // Meld. Norges Landbrukshogskole. 1976. Vol. 55, №28. P. 1–12.
284. Benedix E.H. Bemerkenswerte Prolifikationen bei Blätterpilzen // Feddes Repert. 1967. Bd. 74, H. 3. S. 201–207.
285. Braun-Blanquet I. Pflanzensoziologi Grundzuge der Vegetationskunde. 2-e ubgarb. u. vermehrt. Aufl. Wien: Springer, 1952. 231 s.
286. Eichler A.W. Blüthendiagramme. Leipzig.: Engelmann, 1878. Theil 2. 575 s.
287. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. 1992. Bd. 18. S. 1–258.
288. Focke W.O. Rosaceae // Die natürliche Pflanzenfamilien. Leipzig: Engelmann, 1894. Theil 3, Abt. 3. S. 1–60.
289. Fröhner S. Kritik an der europäischen *Alchemilla* Taxonomie // Feddes Repertorium. 1975. Bd. 86, Heft 3. S. 119–169.
290. Fröhner S. 7 neue europäischen Arten aus der Werwandschaft von *Alchemilla hybrida* aggr. // Feddes Repertorium. 1981. Bd. 92, Heft 1–2. S. 1–26.
291. Fröhner S. 7 neue *Alchemilla* – Arten aus den Alpen // Feddes Repertorium. 1983. Bd. 94, Heft 1–2. S. 1–26.
292. Fröhner S. Zur infragenerischen Gliederung der Gattung *Alchemilla* L. in Eurasien // Gleditschia. 1986. Bd. 14, Heft 1. S. 3–49.
293. Gajewski W. A cytogenetical study of the genus *Geum* L. // Monogr. bot. Warszawa, 1957. Vol. 4. 415 p.
294. Goebel K. Organographie der Pflanzen. Teil I. Allgemeine organographie. Jena: Fischer, 1928. 642 s.
295. Goebel K. Blütenbildung und Sprossgestaltung (Antokladien und Infloreszenzen). Jena.: Fisher, 1931. 242 s.
296. Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1978. 441 p.
297. Hammer S. Developmental variability in *Cladonia strepsilis* // Mycologia. 1999. Vol. 91. P. 334–342.
298. Hammer S. Variability and ontogenetic process in *Cladonia pertricosa* // Australasian Lichenology. 2001. Vol. 48. P. 10–15.

299. *Knuth P.* Handbuch der Blütenbiologie. Bd. 1–2. Leipzig: W. Engelmann, 1898. 377 s.
300. *Linnaeus C.* Philosophia botanica in qua explicantur fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariorum, adjectis figuris aeneis. Stockholmiae [Stockholm], Apud Godofr. Kiesewetter, 1751. [6], 362 p.
301. *Linnaeus C.* Species plantarum: exhibentes plantas rite cognitatas ad genera relatas. T. II. Holmiae: L. Salvii, 1753. 673 p.
302. *Meusel H., Jager E., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: Fischer, 1965. Bd. 1. 593 s.
303. *Meyen S.V.* Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution: The need for cross pollination // Acta Biotheor. Suppl. Folia Biotheor. 1978. Vol. 7. P. 21–36.
304. *Meyer K.* Kulturgeschichtliche und systematische Beiträge zur Gattung *Prunus* // Feddes Rep. Spec. Nov. Beih. 1923. Bd. XXII. S. 1–64.
305. *Murbeck Sv.* Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüten. Lunds Univ. Arsskr. 1914. N.F. Afd. 2. Bd. II, N 3. S. 1–36.
306. *Murbeck Sv.* Untersuchungen über das Androcoem der Rosaceen // Lunds Univ. Arsskr. 1941. N.F., Afd. 2, Bd. 37, №7. S. 1–56.
307. *Oberdorfer E.* Pflanzensoziologische Exkursions flora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete. Stuttgart, 1962. 357 s.
308. *Penzig O.* Pflanzen-Teratologie. Bd. 2. Berlin: Borntraeger, 1921. S. 285–298.
309. *Plocek A.* Revised nomenclature of infrageneric groups of *Alchemilla* in Eurasia // Preslia. 1982. Vol. 54. S. 45–53.
310. *Poelt J.G.* Morphologie der Flechten: Fortschritte und Probleme // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1986. Bd. 99. S. 3–29.
311. *Rheder A.* *Prinsepia* Royle // Plantae Wilsonianae. Cambridge: Univ. Press, 1915. Vol. II. P. 344–345.
312. *Rothmaler W.* Systematische Vorarbeiten zu einer Monographie der Gattung *Alchemilla* (L.) Scop. II. Die Systematische Gleiderung der Gattung // Feddes Repertorium. 1935. Bd. 38. S. 409–412.
313. *Rothmaler W.* Systematische Vorarbeiten zu einer Monographie der Gattung *Alchemilla* L. // Feddes Repertorium. 1941. Bd. 78–80. [Abschn.] 9: Über *Alchemilla* – Arten aus Osteuropa und Asien. S. 245–255.
314. *Rothmaler W.* Systematische Vorarbeiten zu einer Monographie der Gattung *Alchemilla* L. // Feddes Repertorium. 1962. Bd. 66. [Abschn.] 10: Die mitteleuropäischen Arten. S. 194–234.

315. *Rutishauser R.* IV. A Dynamic Multidisciplinary Approach to Floral Morphology // Progress in Botany. 1989. Vol. 51. P. 54–69.
316. *Rutishauser R.* IV. Reproductive development in seed plants: research activities at the intersection of molecular genetic and systematic botany // Prog. Bot. 1993. Vol. 54. P. 79–101.
317. *Sattler R.* Homeosis in plants // Am. J. Bot. 1988. Vol. 75. P. 1606–1617.
318. *Sattler R.* Homology, homeosis, and process morphology in Plants // Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology Copyright / Ed. B.K. Hall. New York: Academic Press, 1994. P. 423–475.
319. *Schade A.* Anomale Erscheinungen an Zweigenden der *Cladonia* – Arten aus der U.G. Cladina (Nyl.) Vain. // Decheniana. 1957. Bd. 110, H. 2. S. 351–367.
320. *Schroeder F.-C.* Infloreszenzen, Synfloreszenzen und Modular. Eine terminologischer Beitrag zur Infloreszenzmorphologie // Bot. Jahrb. 1987. Vol. 108, №4. S. 449–471.
321. *Sterling C.* The affinities of *Prinsepia* (Rosaceae) // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50, №7. P. 693–699.
322. *Théophraste Métaphysique.* Texte édité, traduit et annoté par A. Laks et G. W. Most avec la collaboration de Ch. Larmore et E. Rudolph et pour la traduction arabe de M. Crubellier. 3e tirage 2002. XC, 119 p.
323. *Troll W.* Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Teil I: Der vegetative Aufbau. Jena: Fischer, 1954. 258 s.
324. *Troll W.* Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Teil II: Die blühende Pflanze. Jena: Fischer, 1957. 420 s.
325. *Troll W.* Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena: Fischer, 1964. Bd. 1. 615 s.
326. *Troll W.* Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena: Fischer, 1969. Bd. 2. 630 s.
327. *Weberling F.* Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Stuttgart: Ulmer, 1981. 312 s.
328. *White O.E.* Fasciation // Bot. Rev. 1948. Vol. 14, №6. P. 319–356.
329. *Wittwer S.H., Bukovac M.J., Sell H.M., Weller L.E.* Some effects of gibberellin on flowering and fruit setting // Plant physiol. 1957. Vol. 32, №1. P. 39–41.
330. *Woeikoff A.* *Prinsepia sinensis* Oliv (*Plagiospermum sinense* Bat.) und seine biologischen Eigenschaften // Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. 1932. №44. S. 46–52.

ПРИЛОЖЕНИЕ

1. Схемы строения аномальных цветоносов *Geum rivale*

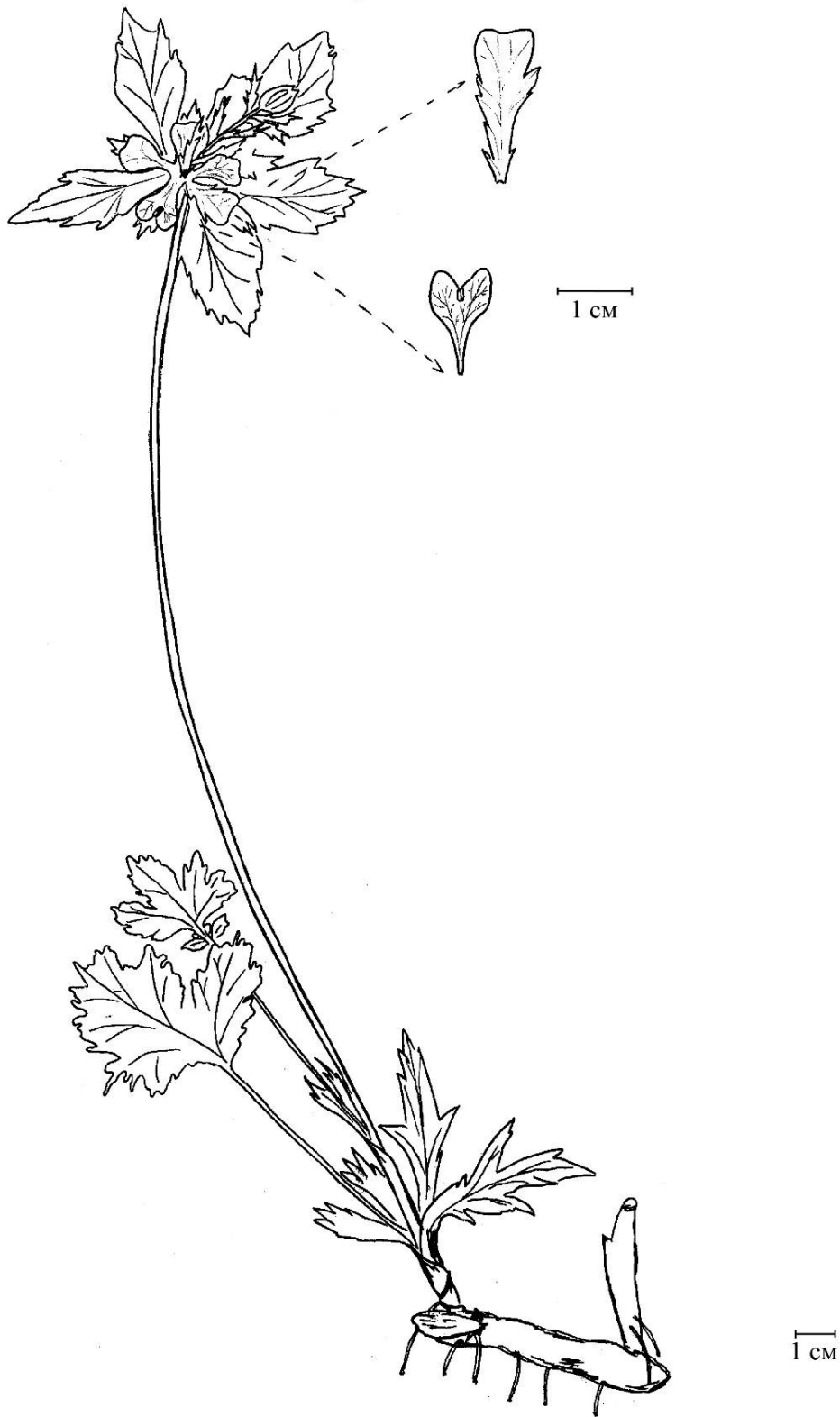


Рис. 21. Строение цветоноса *Geum rivale*
(образец №1, окрестности дер. Ферязкино, июль 1995 г.)

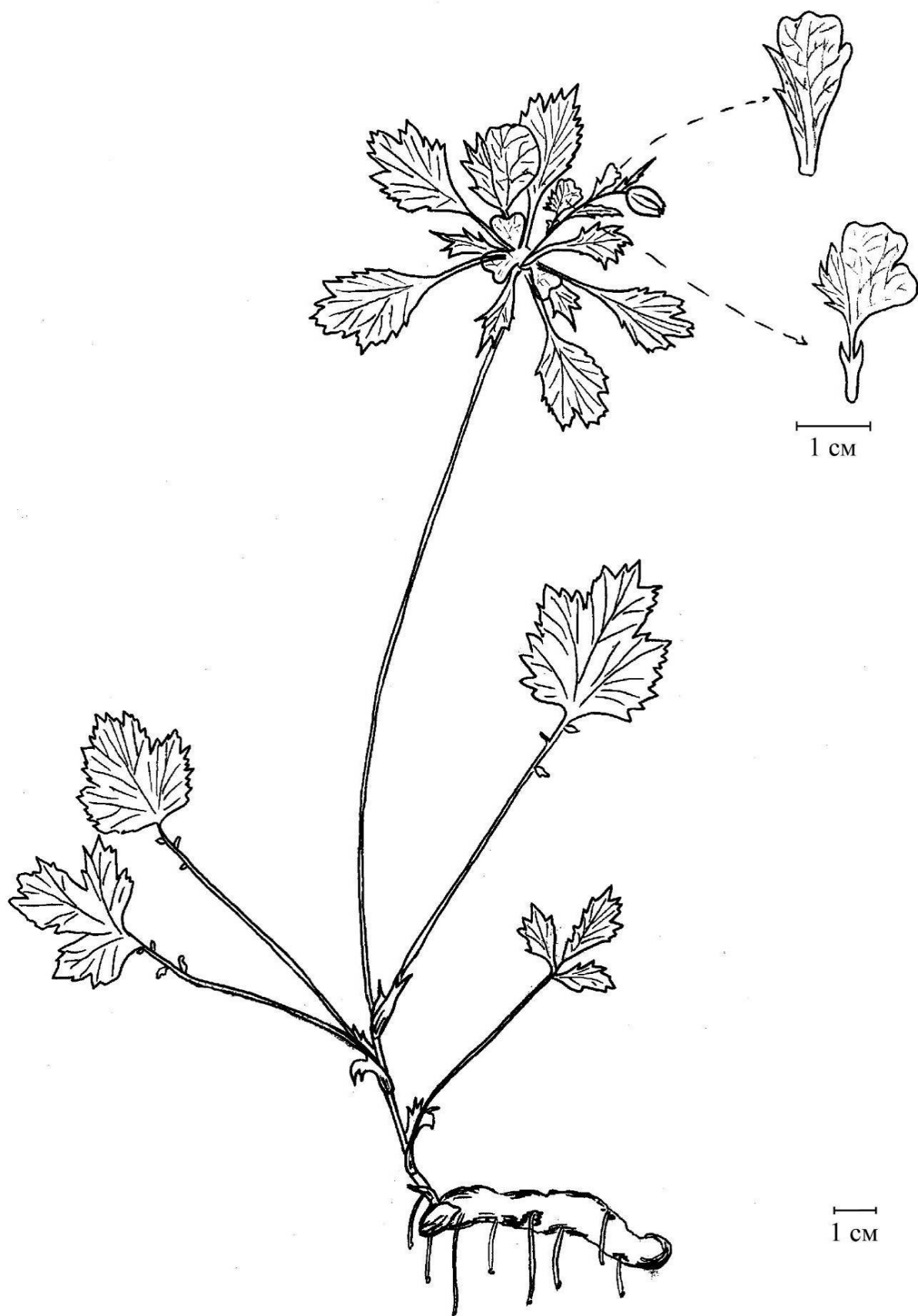


Рис. 22. Строение цветоноса *Geum rivale*
(образец №2, окрестности дер. Ферязкино, июль 1995 г.)

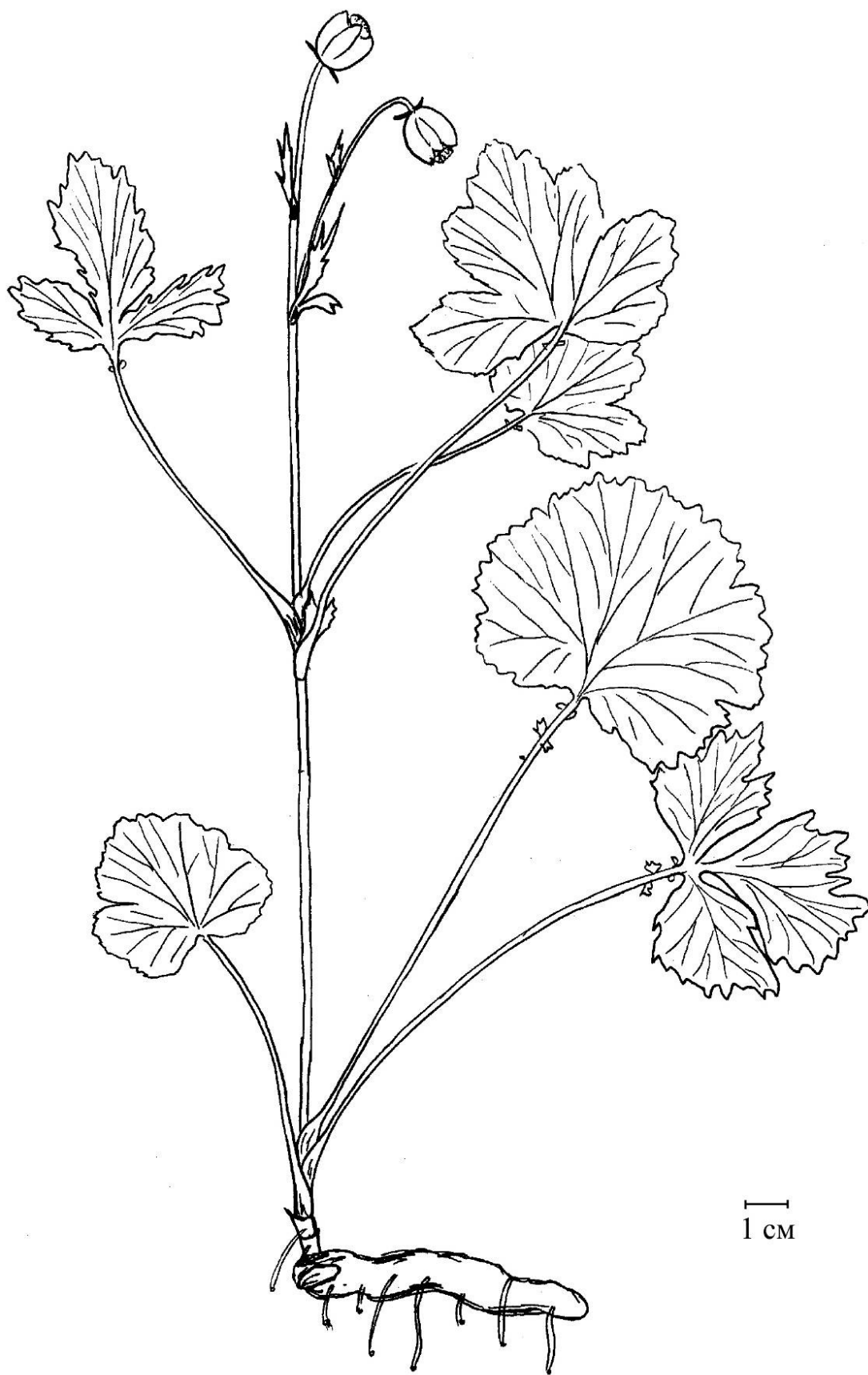


Рис. 23. Строение цветоноса *Geum rivale*
(образец №3, окрестности дер. Ферязкино, июль 1995 г.)



Рис. 24. Строение цветоноса *Geum rivale*
(образец №4, окрестности дер. Ферязкино, июль 1995 г.)

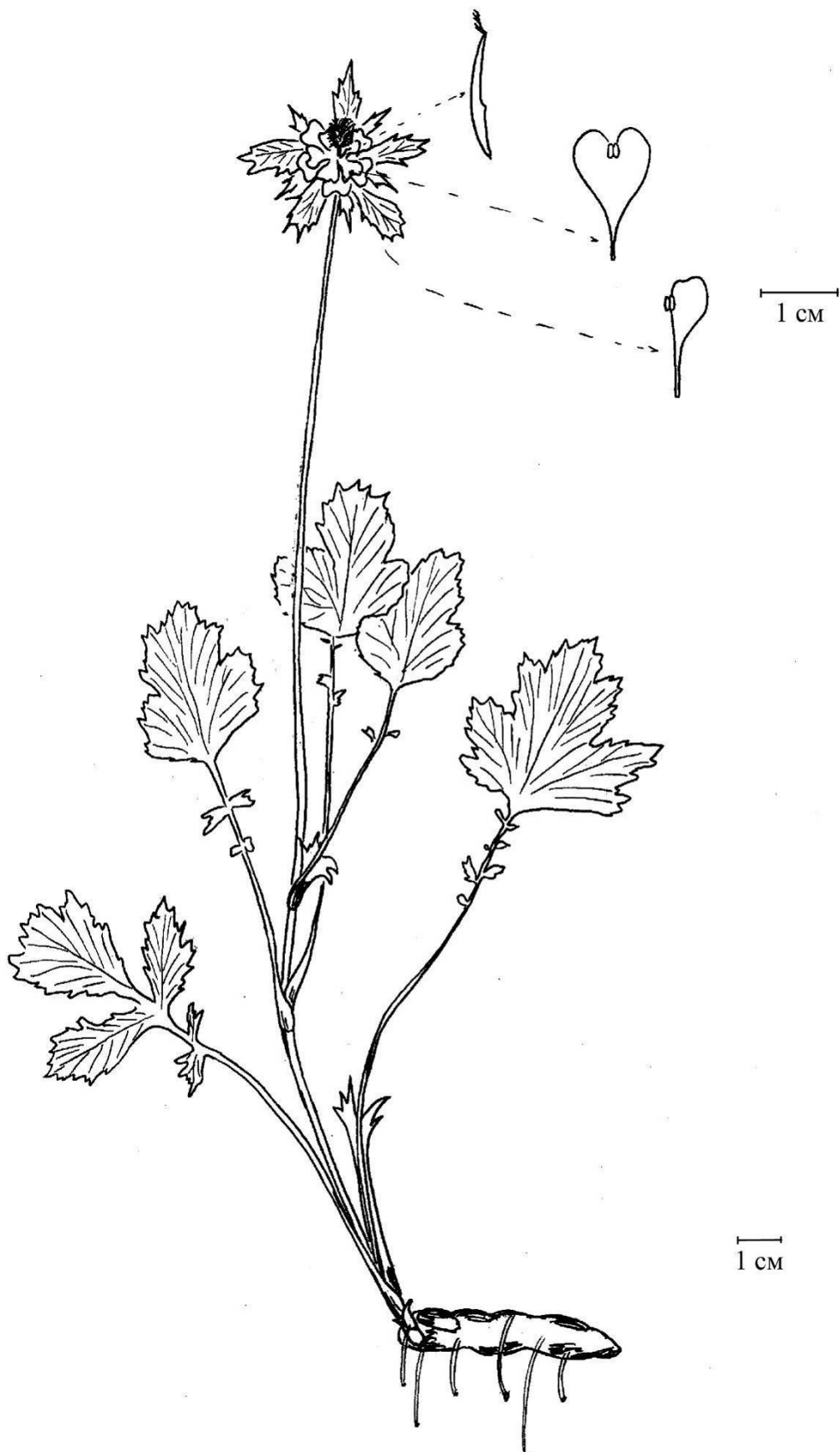


Рис. 25. Строение цветоноса *Geum rivale*
(образец №5, окрестности дер. Ферязкино, июль 1995 г.)

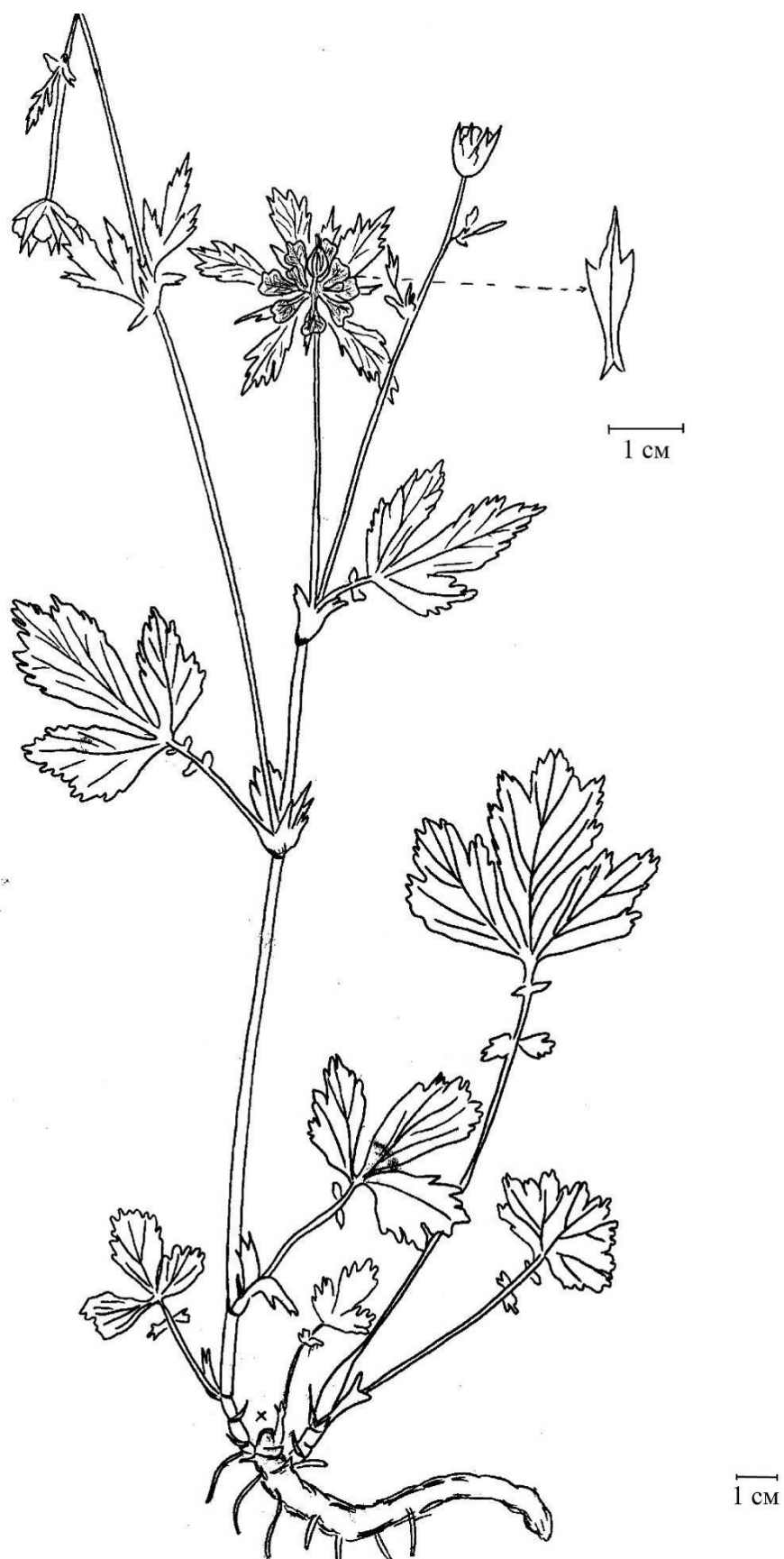


Рис. 26. Строение цветоноса *Geum rivale*
(образец №6, окрестности дер. Ферязкино, июль 1995 г.)



Рис. 27. Строение цветоноса *Geum rivale*
(образец №7, окрестности дер. Ферязкино, июль 1995 г.)

2. Схемы строения аномальных цветоносов *Alchemilla alpina*



Рис. 28. Схема строения нетипичных цветоносов *Alchemilla alpina*
(образец №5, Ботанический сад МГУ, 15.XI 1989)

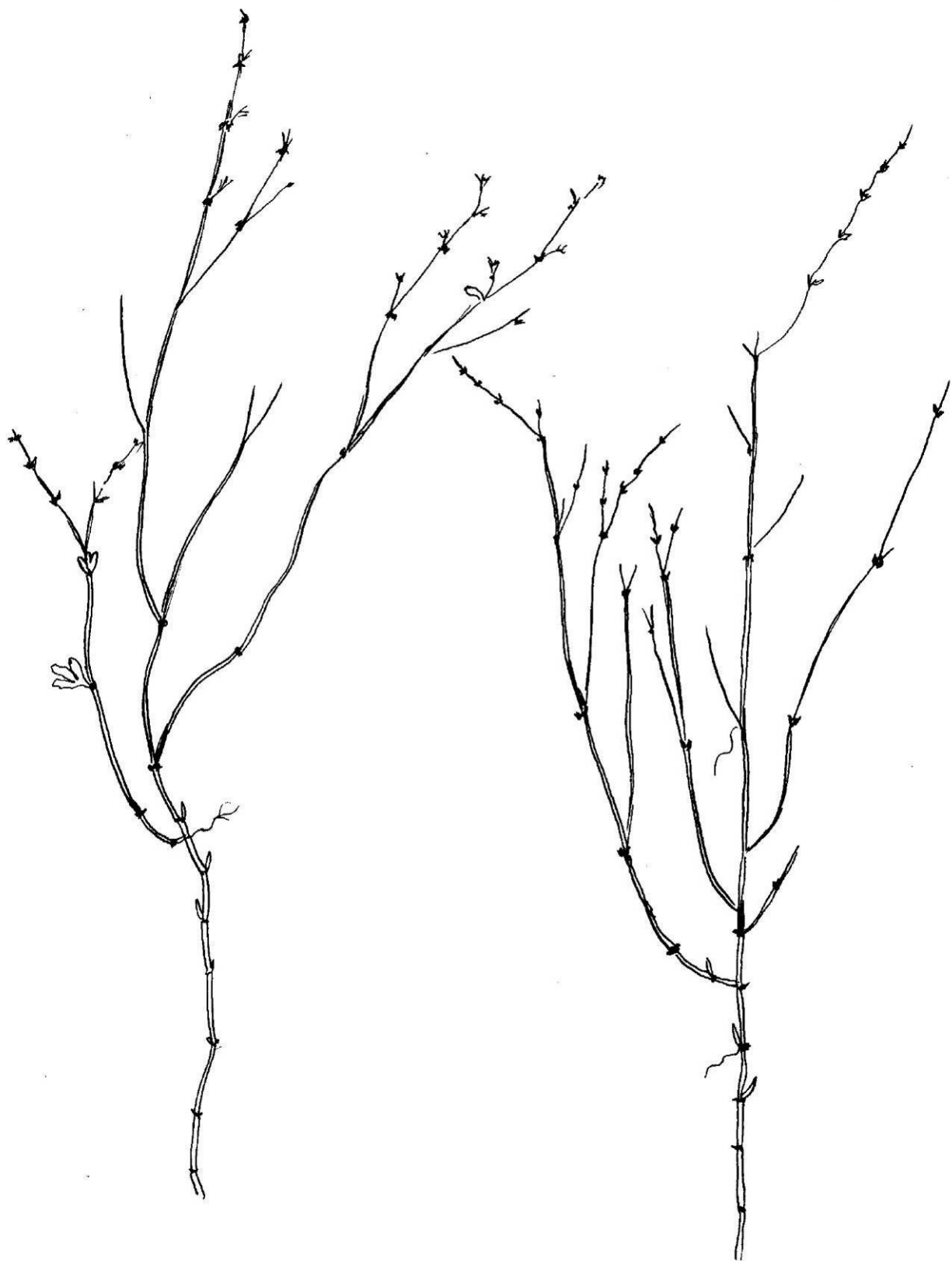


Рис. 29. Схема строения нетипичных цветоносов *Alchemilla alpina*
(образец №8, Ботанический сад МГУ, 15.XI 1989)



Рис. 30. Схема строения нетипичных цветоносов *Alchemilla alpina*
(образец №11, Ботанический сад МГУ, 15.XI 1989)

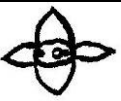


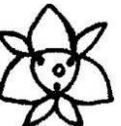


Рис. 31. Фрагмент системы побегов *Alchemilla alpina*
(образец №4, Ботанический сад МГУ, 15.XI 1989)

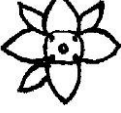
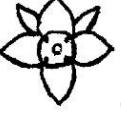
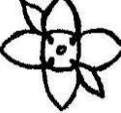
3. Характер расположения основных вариантов аномальных цветков на цветоносах *Alchemilla monticola* и *A. gracilis*

Таблица 18

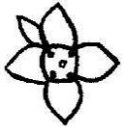
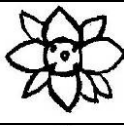
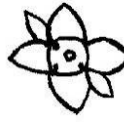
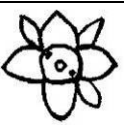
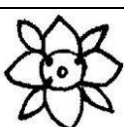
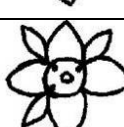
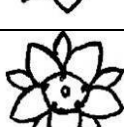
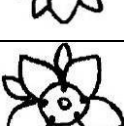
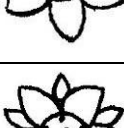
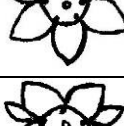
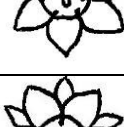
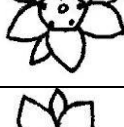
Характер расположения вариантов аномальных цветков на цветоносах *Alchemilla monticola*

Варианты, №	Особенности расположения
	Аномалии, связанные с изменением числа (N)
	изменение числа элементов (Nэ)
 1	25 I (6)*
 2	13 II (8); 13 V (7); 30 VI (6); 38 IV (6,10); 43 V (7); 45 IV (9)
 3	1 I (6,9); 1 II (11); 1 III (9,8,10,9,7,7,4,9); 1 V (7,10,11); 1 VII (11); 2 I (4,5,6,8,8); 2 II (5,6,7); 2 III (5,7,10,10); 2 IV (8,9,10); 2 V (7,9,8,9,10,10); 2 VI (8); 2 VII (6,7,8); 3 I (11); 3 II (5,7); 3 III (6); 4 I (6,6,4,5,7,8,8); 4 II (5,5,6,8); 4 III (2,7); 4 IV (4,5,5); 5 II (8,8); 5 III (9,11); 6 I (2); 6 II (5,6); 7 I (6,5,9); 7 II (4,5,6,7,10); 7 III (5,6,7,10); 7 IV (4,6,6,7,8,); 8 I (7,8,9,); 8 II (9); 8 III (8,10); 8 V (9); 9 I (6); 9 II (7); 9 III (8,9); 10 I (7,8,9); 10 II (9,9,10,10,11); 10 III (6,7,7,8,8,9); 10 IV (10,10); 11 I (10); 11 II (8,8,8); 11 III (6,9); 11 IV (7,7,10,10); 11 V (7,7,9); 12 I (4,6); 12 IV (8,8); 13 I (5,5,9); 13 II (6,6,7,9); 13 III (6,8); 13 IV (3,6,7,8); 13 V (5,6,6); 14 I (7,7,9); 14 III (8,9,11,12); 14 IV (7,10); 14 V (5,7,9,9,10); 15 I (5,6,8,9,10,11); 15 III (7,9); 15 IV (8,8); 15 V (5,5,6,7,8,8,8); 16 I (6,6,6,7,8,8,8,8,9,9); 16 II (6,6,9,10); 16 III (6,7,8,8,9); 16 IV (4,6,8,10); 17 III (8); 17 IV (12); 17 V (7); 18 I (7); 18 II (8); 18 III (8,9,11,11); 18 IV (8,9,11,11); 19 I (7,8,9,9,10,6,6,4,7,8); 19 II (8,9); 19 III (4,5,5,6,8,9,9,10); 19 IV (8); 20 I (11); 20 II (10); 20 III (7,10); 20 IV (2'); 20 V (10,11,12); 21 I (4,11); 21 IV (9,11); 23 II (4); 24 I (4,4,4,5,6,6,6,6); 24 II (4,6,9); 24 IV (5,6,6,7,9); 24 V (6); 25 I (4,4,6,8); 25 III (8,8); 25 VI (6,7,9); 27 II (6); 27 IV (8); 28 I (7); 28 II (4,4,6,5,6,8); 28 III (5,5,6,6,6,7,8); 29 I (8,4'); 29 III (7,4,4'); 30 III (3'); 30 IV (5,7); 30 V (5,2'); 31 II (7); 31 III (7); 31 IV (6); 31 V (6,6); 32 IV (8); 34 I (6,9,9); 34 II (5,6,10); 34 III (10,10); 34 IV (11); 34 V (6,8); 35 I (10); 35 II (5,8,11,11); 35 III (7,7,8); 35 IV (6); 35 V (10); 35 VI (9,9,10); 36 II (7); 36 IV (6,7); 37 I (7); 37 III (5); 37 V (7); 38 I (6,7,8,9,10); 38 II (8,9,9,10); 38 III (8); 38 IV (7,9); 39 II (10); 39 IV (4,5,7); 40 III (6); 40 IV (4,6,7,7); 40 V (4); 40 VII (6); 41 I (6,4,8,10); 41 II (7,8,9); 41 III (10); 41 IV (5,7,7); 42 I (5,8); 42 II (5,6,7); 42 III (5,5,6); 43 I (12); 43 II (5,5,6,8,9); 43 III (5,7,7,9); 43 IV (8); 43 V (3,5,6); 45 I (8); 45 III (8,11); 45 IV (8); 45 V (3')
 4	1 VI (9); 4 II (8); 8 IV (9,11); 11 III (10); 11 IV (11); 13 I (5,5); 13 IV (6,8); 14 V (10); 15 I (5); 15 II (5); 15 V (8); 16 IV (10); 19 I (4); 19 III (10); 24 I (5,5); 24 II (9); 25 I (8); 25 III (8,4); 25 IV (5); 29 III (4,5); 37 II (10); 38 I (5); 40 I (3,8); 41 II (6); 45 IV (5')

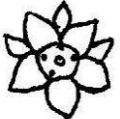
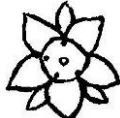
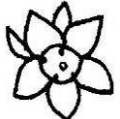
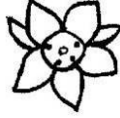
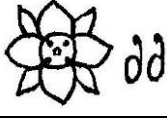
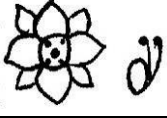
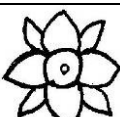
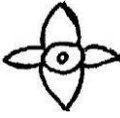
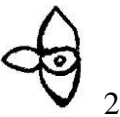
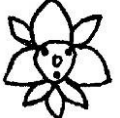
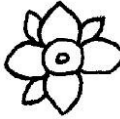
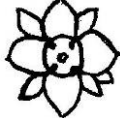
Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 <p>5</p>	<p>1 I (6,7); 1 III (8,9); 1 IV (10); 2 I (6,6,7,10,11); 2 II (4,6,8,8,9,10); 2 III (7,8,9); 2 IV (4',7,11,12,13); 2 V (7,8); 2 VI (7,8); 3 I (5,7); 3 II (5,10); 3 III (5,7); 3 IV (6,8); 4 I (3',4,6,11); 4 II (5,5,5); 5 I (4,5,7,9); 6 I (3,3,5,8,9); 7 II (4',7,5); 7 III (4,5,7); 7 IV (5,9); 8 I (5,5,7,8,8); 8 II (7,7,8); 8 III (6,7,8,10,10,11); 8 IV (8,10); 8 V (6,7,8,10); 9 II (7,8); 9 III (7,11); 9 V (5,6); 10 I (5,6,6,7,7,8,9,9); 10 II (6,7,8,9,9); 10 III (5,6,7,8,8,9,10); 10 IV (9,11,11); 11 I (7,8,10); 11 II (7,8,10); 11 III (8,9); 11 IV (7,8,9); 12 I (8,9); 12 IV (8,9,10,11); 13 I (7,7,9,9); 13 III (4,5,6,6,7); 13 IV (6,8,10); 13 V (4); 14 I (6,7,7,10); 14 II (5); 14 III (8,9,10); 14 IV (6,9); 15 I (4,9); 15 II (9,11,12); 15 V (7,10); 16 I (5,7,7,8,9,11); 16 II (6,7,8,9,10,11,12); 16 III (6',8,8,7,7,7,9,10); 16 IV (6,6,7,8,8,8,9,10); 17 I (6,6,7,7); 17 II (6,6,7,8,9); 17 III (5,6,7,7,8,8,8,10,10); 17 IV (5,6,7,7); 17 V (5',7,7,7,7); 17 VI (6,7,7,7,7,8,9,9); 18 I (4,8,8,8,10); 18 II (9,9); 18 III (6,7,9,12,3'); 18 IV (9,11,12,12); 18 V (8,10); 19 I (5,6,6,7,9,10); 19 II (5,6,7,9,10); 19 III (5,6,7,7); 19 IV (5',6,9); 20 I (11,12); 20 II (11); 20 III (6,9,10); 20 IV (11,11,13); 20 V (9,10,11,12); 21 I (8,9,10); 21 III (6,7,8,8',10); 21 IV (6,6,6,7,8,8,8,8,9,10); 24 I (6,6,7); 24 II (7); 24 IV (7); 24 V (6,8,8); 25 I (6,7,9); 25 III (6,7,7,7,10); 25 IV (3',5,7); 26 I (5); 26 III (4); 27 II (4'); 27 III (4); 28 I (6,6,9); 28 II (4,5,6,7,7,7); 29 III (3,5,5,6,8); 30 I (6,7,7,8,9); 30 II (4,4,6,7,9,10); 30 III (6,7,8,8,8,10,5); 30 IV (4,7,8,9,9); 30 V (5,5,7,7,8,9,10,11); 31 I (11); 31 II (6,7,8); 31 IV (3',6,8,9); 31 V (7); 32 I (4,5,5,6,6,7); 32 II (5); 32 III (8); 32 IV (5,6,9); 33 I (3'); 33 V (11); 34 I (5,5,7,8,8,9,9); 34 II (8); 34 III (5,7,9); 34 IV (5,7,7,8,8,10); 34 V (4,4'); 34 V (7); 35 I (4,5,8,8,8); 35 II (7); 35 III (6,11,11); 35 IV (5,9); 35 VI (8,10); 36 I (2,7,8); 36 IV (5); 38 I (5,6,6,6,9,9); 38 II (4,4,7,7,7,7,8,8,9,9,9); 38 III (7,7,7,8,8,8,9,9,10,12); 38 IV (5,6,6,8,10); 39 I (6,7,7,7); 39 II (4,5,8,9,10); 39 III (6,8); 39 IV (4,4,5,6,6,8); 40 I (6,7); 40 II (9); 40 III (4,7); 40 V (5,5,8); 40 VI (8,8); 40 VII (2',5,6); 41 I (5,5,5,5,6,6,7,9,9); 41 II (6,6,6,8,8,8,9,9,9,9); 41 III (9); 42 I (5,5,5,8); 42 II (4,6,6,6,7,8,9); 42 III (3,4,6,6,7,8); 42 IV (5,7); 43 I (4,5,5,6,6,8); 43 II (6,8,8,8,9,11); 43 III (5,7,8,10); 43 IV (4',4,5,6,6,9,9,10); 43 V (3',7,9); 44 I (3,6); 45 I (4,6,6,7,7,8,9,9,9,9,10,10,10); 45 II (6,8,8,8,9,9,10,10); 45 III (4,6,6,8,8,8,9,9,10,10); 45 IV (6,7,7,7,8,8,8,9,9,10); 45 V (5,7,8)</p>
 <p>6</p>	<p>1 II (4); 2 I (4,5); 2 II (9); 2 III (7); 2 IV (6); 2 VI (7); 4 IV (6); 9 I (1',6); 9 V (7); 11 III (7); 12 I (8); 12 III (9); 12 I (5); 14 II (5,8); 15 IV (9); 16 II (6); 16 III (6); 16 IV (9); 17 I (5,6,8); 17 III (5); 17 IV (6,6,6,8); 17 VI (7,8); 20 II (8); 20 III (11); 21 I (1); 24 I (3',7); 25 I (2,3); 30 V (4'); 31 III (7); 34 III (8,8); 34 IV (7); 38 II (8); 38 IV (7); 40 I (5); 41 I (6); 41 III (9); 42 I (9); 42 II (5,5,6,9); 42 III (3,4,5,6,7,8); 42 IV (4); 43 II (9); 43 III (4); 45 I (6,7,8,8,10); 45 IV (11); 45 V (9)</p>
 <p>7</p>	<p>2 I (7); 3 II (7); 34 I (6); 38 III (6,7)</p>

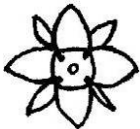
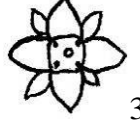
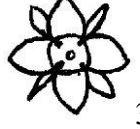
Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 8	10 III (6); 34 I (7,8); 34 II (7,8); 34 IV (7); 39 II (8); 41 IV (6); 42 I (5); 45 IV (9);
 9	43 II (3',8); 43 III (3')
 10	43 III (9)
 11	43 IV (8)
 12	2 I (9); 14 III (6,7); 16 I (5); 31 III (6)
 13	3 I (7,10); 4 III (7); 8 IV (9); 8 IV (12); 13 IV (5,9); 16 II (6); 19 I (8); 19 III (6); 20 III (11); 21 IV (5); 24 I (7); 24 II (4); 24 IV (8,10); 24 V (4,5); 28 I (8); 35 V (9); 37 I (4); 40 V (6); 41 III (7)
 14	1 I (1'); 3 IV (4); 21 I (1,3); 29 I (7); 29 III (3'); 31 III (4); 31 IV (2'); 31 V (9); 33 I (2'); 33 III (2'); 33 IV (3'); 37 I (3',4); 37 II (6); 40 IV (3)
 15	6 I (6)
 16	9 IV (8); 13 V (7); 17 I (8); 17 IV (7); 18 V (4); 24 I (4); 24 II (4'); 29 III (5); 30 VI (5); 31 II (4'); 39 I (4); 40 III (3'); 42 I (4)
 17	19 I (7); 39 IV (4)
 18	4 IV (3'); 8 IV (10); 9 IV (8); 15 V (6); 20 II (7); 22 V (6); 24 V (5); 31 III (5); 32 III (8); 39 V (2',8)
 19	34 V (10)

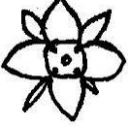
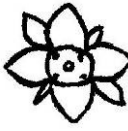
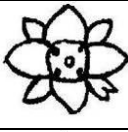
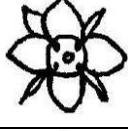
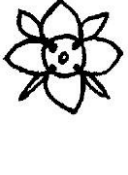
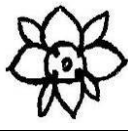
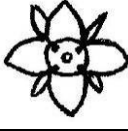
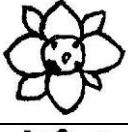
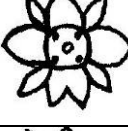
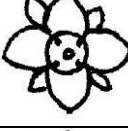
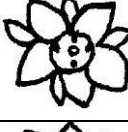
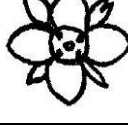
Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 20	4 III (6); 16 I (3); 24 IV (5); 28 I (4,6); 30 II (8); 37 V (3',8)
 21	4 I (6); 34 IV (9)
 22	30 VI (4')
 23	34 V (8)
 24	1 IV (5'); 3 I (4'); 4 IV (2'); 9 V (4'); 13 IV (4'); 17 III (4'); 17 V (8); 17 VI (3',4',5'); 24 I (3'); 28 I (5); 28 II (4); 31 IV (4'); 39 IV (4); 40 VI (5)
 25	17 V (4')
	изменение числа кругов (Nк)
 26	13 I (8,8,11)
	изменение числа кругов и элементов (Nэк)
 27	9 IV (9)
 28	12 IV (8)
 29	35 IV (6)
 30	13 I (6)
 31	1 VI (3')

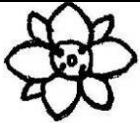
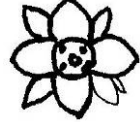
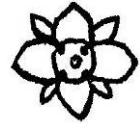
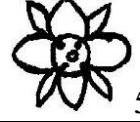
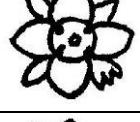
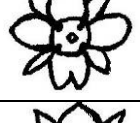
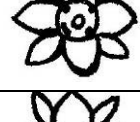
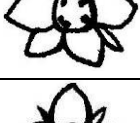
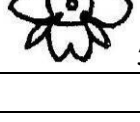
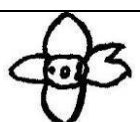
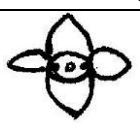
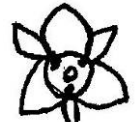
Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 <p>32</p>	<p>Аномалии, связанные с изменением структуры элементов (S)</p> <p>1 I (7,9); 1 II (6,7,8,8,10,10,10); 1 III (6,7,10); 1 IV (4,6,7,7,8,9,11,12); 1 V (7,10); 1 VI (7,12); 1 VII (7,8,8,9,9); 2 I (8); 2 II (6,6,7,8,8); 2 III (9,9,10,11); 2 IV (9); 2 V (9,9,10,11); 2 VI (6,9,9,12); 3 III (5,10); 3 IV (6,8); 4 III (4,4); 4 IV (4,4,5,7); 5 I (6); 5 II (6,6,7); 5 III (4', 8,9,10); 6 I (2,3,3,3,4,4,5,9); 6 II (3',5); 7 III (4,5); 8 I (6); 8 II (5,7,8,8,9,9,11); 10 I (9,10); 10 II (7,7,8,9); 10 III (7,9); 11 II (5,7,9,9,9); 11 III (6,6,7,10); 11 IV (6,6,8); 11 V (6,6,7,9,11); 12 III (7,8,9,10,10); 12 IV (8,9); 13 I (4,4,6,6,6,8); 13 II (5,6); 13 IV (4,4,6,7); 14 IV (7,9,10); 14 V (5,7,8,9,10,11,12); 15 I (5,6,7); 15 II (4,4,6,6,7,7,9,9); 15 III (4,5,5); 15 IV (5',5,7,9); 15 V (7,9,9); 15 V (4,5,6,7,9,9,9); 16 I (7,9,); 16 II (7,8,9); 16 III (9,10,10); 16 IV (7,9); 17 I (4,5,5,6,6,7,8,8,9,10); 17 IV (7,8); 18 I (7,7,8,9,9,10,10,10,11,11,12); 18 III (8,9,10,10); 18 IV (10,11); 18 V (11,12); 19 I (6,7,7,8,8); 19 II (2', 5,5,7,8); 19 III (5,6,6,7,7,7,8,9); 19 IV (4',5,6,8); 20 I (4,6,6,7,7,8,8,9,11); 20 II (8,8,9,10,11,11); 20 III (10,11,12); 20 IV (7,10,10,11); 20 V (8,11); 21 I (2,2',7,8,9,10); 21 II (6,7); 21 III (7,8); 21 IV (5,6,7,7,8,10,10); 24 I (8); 24 IV (4',8,8,9,10); 24 V (4); 25 I (7); 25 II (5,5); 25 III (5,9); 28 I (9); 28 II (5,8); 28 III (7,7,7,8); 29 I (6); 29 III (2,4,5,7); 30 I (5,7,9); 30 II (9,9,9,9,9,10,10); 30 III (3',4,7); 30 V (9,10); 30 VI (6); 31 I (7); 31 II (9,9,9); 31 IV (4,5); 31 V (5,6,7); 32 II (6,6); 32 III (4,5,5,6,9); 33 V (7); 34 I (6,6,8,9); 34 II (7); 34 III (6,8,8,10,11); 34 IV (6,8,9,10); 34 V (7,8); 35 I (7,9,9,10,11,11); 35 III (8); 35 IV (8,10,11); 35 V (8); 35 VI (7,7,8,8,9,11); 36 I (2,3',5); 36 IV (4,5,6); 38 I (7,7,8,8,9); 38 II (6,7,8); 38 III (6,7,9); 39 I (3,6,9); 39 III (6,6,8,8,10); 39 IV (3',9); 40 I (4,9); 40 II (7,9); 40 III (5,7); 40 VI (3',4,5',8); 40 VII (4); 41 I (4,5,5,7,7,7,5,8,10); 41 II (5,7,7,7,7,8,8,8,9); 41 III (7,8,8,8,9); 42 I (3,4,4,4,5,7,8); 42 II (6,7); 42 III (5,5,8); 42 IV (4,4,5,6,8); 43 I (5,6,7,8,9,9); 43 II (7,9,9,10,10); 43 IV (5,8,9,9); 43 V (8); 44 I (6,6); 45 II (8,8,8,9); 45 III (6,8,9); 45 IV (7,8,9,10,11)</p>
 <p>33</p>	<p>1 III (7); 1 IV (8,8,9); 1 VI (12); 1 VII (7,8); 2 III (5,10,11); 2 IV (8); 2 V (5',7,9); 3 II (4,8); 3 IV (3',10); 3 I (4,5,5); 4 II (4,4); 4 III (2'); 6 II (2',7,8,8); 7 I (4,5,6,6,7); 8 III (9,10); 8 IV (7,8,10,10); 9 I (5,9); 9 II (10); 9 III (6,7,9); 9 IV (10); 9 V (7,7,8); 10 IV (6,6,7,8,10); 11 I (4,5,6,6,6,7,9,9,11); 11 III (8,8,8,11); 12 I (6,7); 13 I (7,8); 13 V (4',5,5,6); 14 III (6,8); 17 II (4,7); 17 III (5,6,6,8,10,10); 17 V (5,6,6,6,7,7,8,9,10,12); 17 VI (4,5,6,6,6',7,8); 18 I (7,9); 18 II (6,7,7,8,11); 18 III (8,8); 18 IV (9,10,11); 19 I (5,12); 20 I (3'); 21 III (5',6,6,7,8,9); 21 IV (7,7,9,9); 22 II (9); 22 V (6); 30 III (3',4,7); 30 V (9,10); 31 I (4'); 31 IV (8); 33 V (8,10); 35 I (7,9,10,11); 35 II (8,9,9,12); 35 V (7,8); 36 II (3,6); 37 V (4); 39 IV (6); 40 VII (3); 41 I (7,8); 41 IV (4); 42 I (4,4,5,6,7); 43 III (7,8); 44 III (5); 44 IV (8); 45 I (6,7,7,8,8,9)</p>
 <p>34</p>	<p>1 II (5); 1 IV (9); 2 VI (9); 5 III (6); 5 IV (6,6); 15 V (5',8); 17 V (6,7); 34 IV (5); 40 III (6); 41 I (7); 41 II (7)</p>

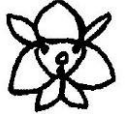


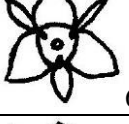

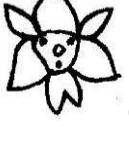
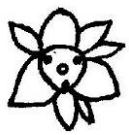
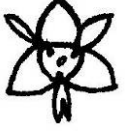

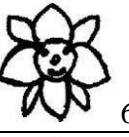
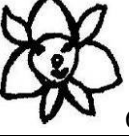
Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 <p>35</p>	1 V (8); 1 VI (11); 1 VII (8,9); 2 I (3); 4 II (4,4,9); 5 III (7,7,8); 10 IV (8); 14 II (9); 16 IV (9); 18 IV (7); 18 V (10); 19 I (4); 19 IV (4); 20 I (9,9); 20 II (12); 25 IV (4); 34 III (6); 38 I (4,7); 38 III (9); 39 III (4,9)
 <p>36</p>	17 VI (6); 19 IV (6'); 34 V (9); 35 IV (8)
 <p>37</p>	2 I (5); 20 I (9); 25 II (4); 29 I (10); 29 III (3'); 31 III (4'); 31 IV (6); 31 V (5); 33 IV (7); 34 IV (8)
 <p>38</p>	2 I (6); 2 V (8); 6 I (3); 15 V (4,5'); 38 III (8); 41 II (7)
 <p>39</p>	2 V (7,7,7); 2 VI (7); 4 I (7); 7 II (8); 8 II (10); 8 IV (9); 9 II (9); 10 I (9,9); 11 II (9); 11 IV (10,10); 11 V (8,8); 12 IV (8,10); 13 V (6); 14 I (6); 14 III (4); 14 IV (7); 15 I (4); 15 II (8); 15 III (6); 15 IV (9); 15 V (4,7,7); 29 III (7); 34 II (8); 34 III (7); 34 V (6,7); 40 V (3,4,4,5,8); 41 I (7,8,8); 43 II (6,6,10); 43 IV (7,8,10); 45 V (7)
 <p>40</p>	9 IV (7,9)
 <p>41</p>	40 V (3')
 <p>42</p>	17 V (8)
 <p>43</p>	17 I (1'); 31 III (5,5); 31 V (6)
 <p>44</p>	18 V (8,10); 17 V (7,10); 17 VI (6); 34 V (8)
 <p>45</p>	25 I (1'); 28 III (7)
 <p>46</p>	31 III (4')


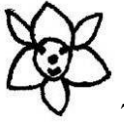
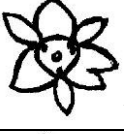

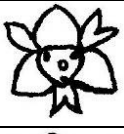
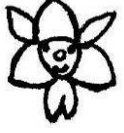
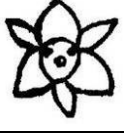
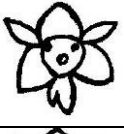
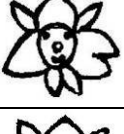
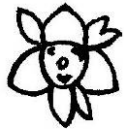
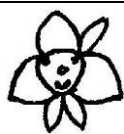
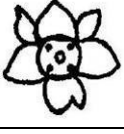
Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 47	24 V (3')
 48	28 II (5)
 49	2 IV (6); 3 II (4'); 17 II (6,7,7); 17 IV (5,8,9,10); 17 V (6,9,10,10); 18 II (6); 19 V (5,8,11); 19 II (6,7,8); 30 III (7); 31 V (7); 32 II (7); 35 VI (10); 44 I (6)
 50	19 II (7); 19 III (4); 20 IV (11,12); 21 I (6); 31 III (6,7); 32 I (3,4,5); 32 III (3,4); 34 II (6,6,7,8)
 51	3 III (8); 31 V (6)
 52	32 I (8)
 53	29 I (5); 32 III (7)
 54	40 I (2,5,6)
 55	25 IV (9)
	Комбинации разных типов
	№S
 56	8 IV (11)
 57	3 IV (5)
 58	2 IV (8); 12 III (10); 15 V (8); 42 II (5); 43 III (9)

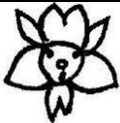
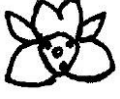
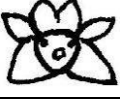

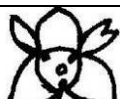
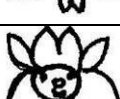
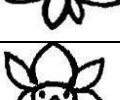




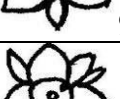
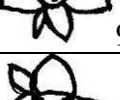
Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 59	38 IV (10)
 60	8 IV (6)
 61	8 IV (6); 15 IV (5,6)
 62	1 VI (12)
 63	15 III (4); 15 IV (6); 17 V (9); 24 IV (9); 24 V (6',8); 34 I (4,8); 35 V (9); 36 I (7); 38 II (6); 38 III (7,7); 40 VII (6); 41 I (6); 41 III (8,8); 41 III (6); 41 IV (6); 42 IV (3); 43 II (6)
 64	1 III (8); 2 V (6); 8 II (9); 8 IV (10); 13 II (6); 13 IV (7); 13 V (9); 14 III (8); 14 IV (10); 17 VI (8); 19 I (7); 20 V (13); 24 IV (7); 24 V (6); 25 I (6); 25 IV (7); 29 III (6,7); 30 VI (8); 31 I (6); 31 V (3,8,10); 34 II (7); 34 IV (6); 34 V (5,7); 35 I (10); 35 III (6); 35 V (7); 37 I (5); 37 III (2'); 39 III (10); 43 V (4); 45 IV (10)
 65	13 IV (10)
 66	1 I (10)
 67	2 VI (6); 2 VII (7); 3 II (9); 4 I (9); 8 III (7,10); 8 IV (7,11); 8 V (9); 10 IV (6); 11 IV (9); 13 II (8); 13 IV (6,11); 14 III (9); 15 V (7); 16 IV (10); 17 V (9); 17 VI (9,9); 19 II (6); 19 IV (5,6,6,7,8); 20 IV (12); 21 IV (9); 29 III (2); 34 IV (7,9); 37 I (7); 38 I (9); 39 IV (6); 41 I (4,8,8); 41 IV (5); 42 III (7); 43 I (8); 43 V (2'); 45 I (11); 45 IV (10)
 68	10 I (11); 17 III (8); 34 IV (9)
 69	2 III (9); 3 I (5,8); 5 II (7,7,8); 5 III (12); 6 II (7,8); 7 I (3,5); 13 II (3,8); 13 III (6); 13 V (7); 14 IV (6); 14 V (5'); 15 IV (6); 17 IV (5,7); 18 III (7); 19 II (4'); 22 V (4); 24 IV (4,5,7); 28 I (5); 38 II (6); 43 IV (11)

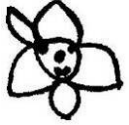
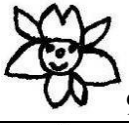
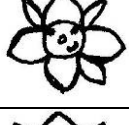
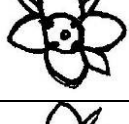
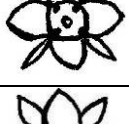
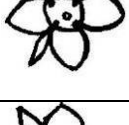
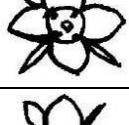
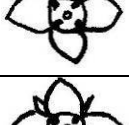
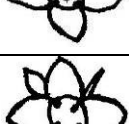
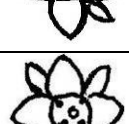
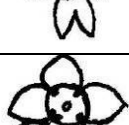
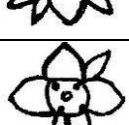
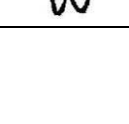
Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 <p>70</p>	10 I (5); 25 IV (3'); 30 V (5); 34 IV (9); 41 III (10); 42 I (8); 43 III (10)
 <p>71</p>	2 II (10); 2 IV (8); 5 I (9); 7 I (5); 7 III (8); 7 IV (8); 8 I (8,8); 8 II (8); 9 V (5); 10 III (7); 12 I (6); 13 I (3); 13 III (6); 16 II (6); 16 IV (9); 17 II (5); 17 III (6); 17 IV (7); 19 II (6); 24 V (4); 27 III (6); 27 IV (6); 34 IV (8); 35 I (9); 39 II (9,10); 40 II (8); 41 I (6,9); 41 II (8); 42 I (7); 42 III (5,6); 43 II (7)
 <p>72</p>	5 I (5'); 8 I (6); 14 V (10); 21 IV (9); 31 III (8)
 <p>73</p>	5 III (8); 13 I (3); 13 III (5,6); 19 III (6)
 <p>74</p>	15 IV (7)
 <p>75</p>	2 I (10); 2 II (7); 2 III (11); 2 IV (7); 2 V (10); 4 II (4,4); 7 I (7); 7 III (3,8); 8 V (6); 10 I (5); 13 III (5); 15 I (6,6); 16 III (9,9); 17 III (5,6,8); 21 I (7); 28 I (6); 40 IV (6)
 <p>76</p>	13 IV (6); 13 VI (8)
 <p>77</p>	7 II (5); 13 IV (5)
 <p>78</p>	7 III (6)
 <p>79</p>	42 IV (5)
 <p>80</p>	10 II (7); 16 I (6)
 <p>81</p>	40 III (5)

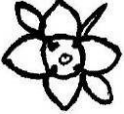
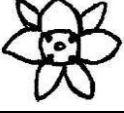
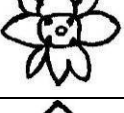
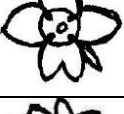
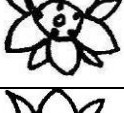

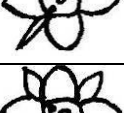
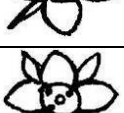
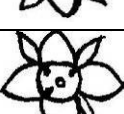
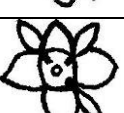
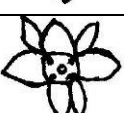
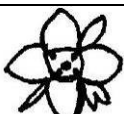
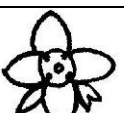

Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 82	14 V (9)
 83	16 II (8); 19 I (7)
 84	43 II (8)
 85	17 V (7)
 86	19 II (9); 39 IV (3)
 87	24 II (8)
 88	24 IV (6); 30 V (4,11); 40 VII (7); 42 I (5); 42 IV (6); 43 III (9); 44 III (3); 45 III (10); 45 V (3')
 89	40 III (5); 45 III (8)
 90	32 III (6)
 91	40 V (6)
 92	43 IV (8)
 93	35 I (4)
 94	28 II (9)


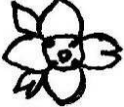
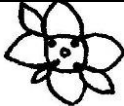
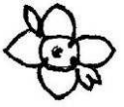
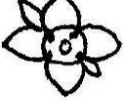
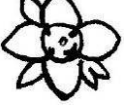
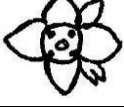
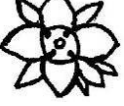


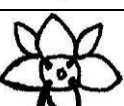

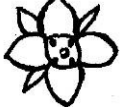
Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 95	41 I (7)
 96	24 II (8)
 97	17 VI (7); 41 I (8)
 98	1 I (7); 1 IV (6); 2 VI (8); 19 I (8); 20 III (7); 34 VII (7)
 99	34 III (7); 34 V (7,7)
 100	1 IV (8); 1 VII (9); 2 I (8); 2 III (12); 2 IV (5,11); 2 V (8,8); 2 VII (8); 4 I (5,5,5); 6 I (4,4,5); 7 III (4,6,7); 8 III (9,10); 11 I (6,7,9); 11 II (5); 11 IV (8); 11 V (6,11); 14 V (4,8,9,9); 15 III (3',5,6,6); 15 IV (6); 16 I (7); 16 III (7); 17 IV (4,8); 19 I (3,7,8,8,9); 34 III (9,9); 35 II (10); 35 IV (9)
 101	11 IV (8); 11 V (8)
 102	2 IV (9); 6 II (7,7); 14 V (8); 15 II (10); 34 III (10); 42 III (6); 45 III (6)
 103	2 I (8)
 104	8 II (7); 41 I (7); 42 (1,6)
 105	2 I (8)
 106	3 IV (4); 6 II (5); 24 I (5); 35 II (2')
 107	2 I (7)

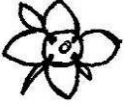
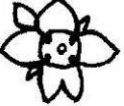
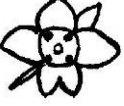

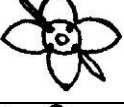

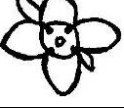


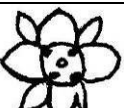
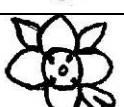
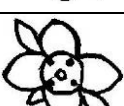
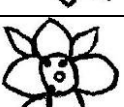

Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 <p>108</p>	15 II (8); 16 I (8); 18 I (5)
 <p>109</p>	2 II (7)
 <p>110</p>	3 III (6); 13 V (5,7); 38 III (7)
 <p>111</p>	12 I (7)
 <p>112</p>	1 VI (6); 7 VII (5)
 <p>113</p>	5 II (9)
 <p>114</p>	40 IV (4)
 <p>115</p>	7 I (4')
 <p>116</p>	31 I (8)
 <p>117</p>	8 I (5)
 <p>118</p>	38 IV (9)
 <p>119</p>	8 I (7)
 <p>120</p>	10 IV (7); 24 V (6)
 <p>121</p>	31 I (8)

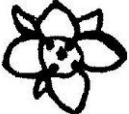
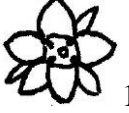
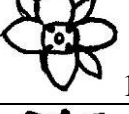
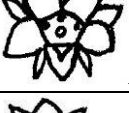


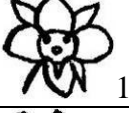
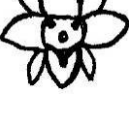
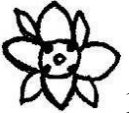

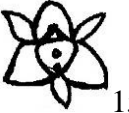

Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 122	31 IV (7)
 123	17 II (5)
 124	17 II (5)
 125	41 III (9)
 126	17 III (7); 17 IV (8); 21 IV (7); 25 I (6); 25 IV (5)
 127	17 IV (4'); 17 V (5); 20 III (8)
 128	39 IV (5)
 129	30 V (4)
 130	35 II (6)
 131	45 II (6)
 132	2 II (8,11); 2 III (8,8); 6 I (5); 10 I (8,9,11); 10 III (6); 11 III (7,7,7,9,9,9,9,10,11); 12 I (10); 13 III (7,9); 14 II (6); 14 III (8); 16 I (9); 17 V (6,9); 17 VI (8,8); 18 I (9,9); 18 II (9); 19 I (6); 21 IV (7,7,9); 24 I (5); 30 II (11); 30 IV (7,7); 32 IV (4); 34 I (5,7,7); 38 II (5,6,6,7,8); 39 I (7,7); 39 II (2,3'); 40 II (7,8); 40 IV (2,5,5); 40 VII (5); 41 I (7); 41 II (7,7); 43 I (10); 45 II (7); 45 IV (6)
 133	32 IV (4); 38 I (7)
 134	43 V (5)

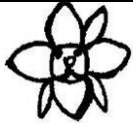
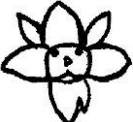
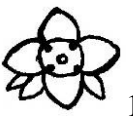
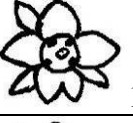

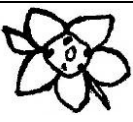
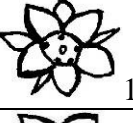
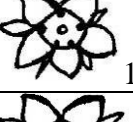
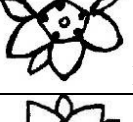
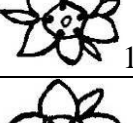
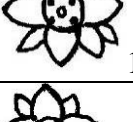

Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 135	17 VI (8,8); 45 IV (8)
 136	34 V (11)
 137	32 I (4)
 138	32 II (4)
 139	34 II (9); 42 I (6,7)
 140	40 III (8)
 141	34 IV (9); 38 II (6,7)
 142	34 III (10)
 143	39 III (9); 39 IV (3)
 144	18 II (8); 20 III (12); 25 I (7); 28 III (5); 31 I (7); 39 III (5)
 145	18 IV (10); 34 IV (5)
 146	19 II (6); 28 III (5,6)
 147	21 III (9)
 148	39 III (7)

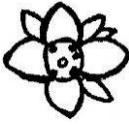
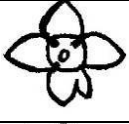
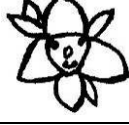
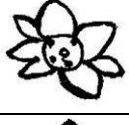
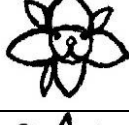
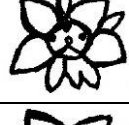
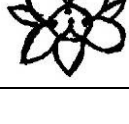

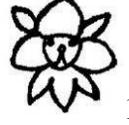
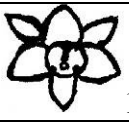
Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 149	24 IV (5); 28 III (4,6,6); 34 IV (4',6,10)
 150	13 III (7)
 151	18 I (4)
 152	22 II (2')
 153	3 I (3')
	ST
 154	21 IV (5')
	SF
 155	2 IV (10); 2 VI (6); 4 I (8)
 156	1 III (8); 2 II (8); 2 V (12); 4 I (5); 4 IV (3); 5 I (8,8); 6 I (2',3,8); 6 II (6); 7 I (6); 7 IV (7); 8 II (9); 8 III (8); 9 IV (10); 14 IV (7); 14 V (6); 15 III (4); 16 II (9); 17 III (7); 23 IV (5); 23 V (3'); 25 I (10); 28 I (8); 28 III (5); 29 I (8); 31 II (6); 31 IV (6); 32 IV (6); 34 V (9); 35 I (4); 35 II (6); 32 II (5); 36 III (3); 41 I (7); 42 III (9)
 157	1 I (8)
	N₃SF
 158	41 II (10)
 159	33 IV (5)
 160	1 III (12)

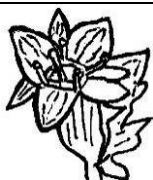

Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
 161	2 III (10); 6 II (4); 34 I (4)
 162	2 III (5); 14 V (6); 17 III (6)
 163	30 III (3')
 164	39 III (5)
 165	27 II (5)
 166	43 V (8)
 167	30 V (4')
 168	32 I (5)
 169	25 I (8); 28 III (4',9); 43 IV (6)
 170	29 III (4,4'); 30 IV (3'); 39 I (6,9); 40 V (2')
 171	2 IV (6); 24 I (6); 32 III (4); 37 IV (4); 41 I (9)
 172	27 IV (5); 35 I (1')

Продолжение табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
	№кS
 173	17 IV (6)
 174	45 V (5')
 175	21 III (7)
	№F
 176	17 V (6)
 177	2 III (11); 4 IV (5); 5 II (9); 6 I (5,5); 15 I (6); 15 IV (7); 16 III (8,8); 17 III (7,7); 25 III (9); 29 I (7); 33 V (2'); 34 IV (8,9); 35 II (8)
 178	24 I (5)
 179	24 V (3)
	№TS
 180	37 I (9)
	STF
 181	2 I (6)
	№TF
 182	31 II (10)

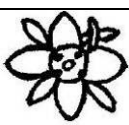

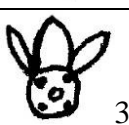
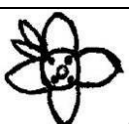
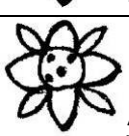
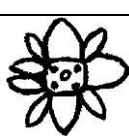
Окончание табл. 19

Варианты, №	Особенности расположения
	NэSTF
 183	30 VI (3')
 184	37 V (4')
	Срастание цветков (F)
	13 III (8); 24 I (4); 24 II (7,8); 24 III (8); 24 IV (8); 24 V (7); 30 IV (5); 35 I (6,8)

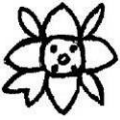
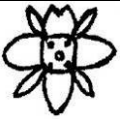
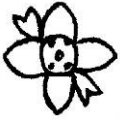
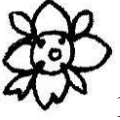

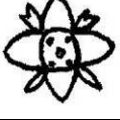
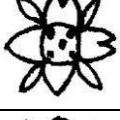
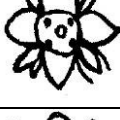
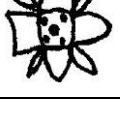
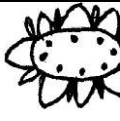
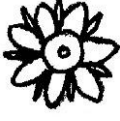
Примечание. Арабскими цифрами указан номер исследованного образца, римскими цифрами – номер дихазия, арабские цифры в скобках соответствуют номерам порядков ветвления, на котором обнаружены цветки данного типа.

Таблица 19





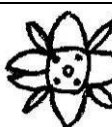



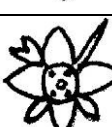
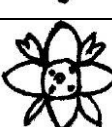
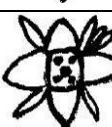


Характер расположения основных вариантов аномальных цветков на цветоносах
Alchemilla monticola

Варианты, №	Особенности расположения
	Аномалии, связанные с изменением числа (N)
	изменение числа элементов (Nэ)
 1	11 (5)
 2	7 (3)
 3	6 (7)
 4	5 (3); 17 (4)
 5	
	изменение числа кругов и элементов (Nэк)
 6	29 (5)



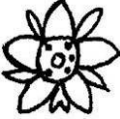

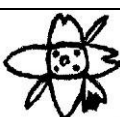
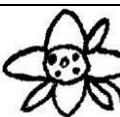
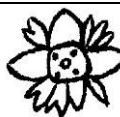
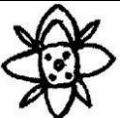


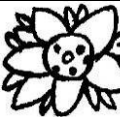
Продолжение табл. 20

Варианты, №	Особенности расположения
	Аномалии, связанные с изменением структуры элементов (S)
 7	3 (3, 4, 4, 5, 6); 5 (1, 2, 3, 4, 4); 6 (7); 10 (6); 14 (3); 17 (3, 6); 22 (1); 23 (2); 24 (8); 25 (6); 27 (2, 3, 5, 5); 28 (2, 3, 3, 4); 29 (4, 4, 5, 6, 6, 9, 9); 31 (9); 32 (5); 34 (3, 3, 3, 4); 35 (4); 37 (3, 4, 10); 38 (2, 2, 6, 7); 39 (4); 41 (6); 42 (2, 2, 3); 43 (3, 3, 4, 4); 44 (2, 3)
 8	5 (1, 1, 2); 6 (3, 5); 7 (3); 9 (2, 3, 3, 3); 10 (3, 3, 6); 11 (3); 12 (5); 17 (3); 22 (3); 23 (3); 38 (2)
 9	3 (7); 27 (2,3); 43 (4)
 10	29 (2, 5)
 11	32 (2)
 12	3 (2); 17 (?)
 13	11 (2)
 14	29 (2); 44 (4)
 15	6 (?)
	Срастание элементов (Fэ)
 16	33 (2)
	Комбинации рассмотренных типов
	NэS
 17	12 (5)


Продолжение табл. 20

Варианты, №	Особенности расположения
 18	8 (3)
 19	6 (5)
 20	6 (8)
 21	5 (6)
 22	5 (3)
 23	5 (1); 17 (3)
 24	5 (4); 7 (3)
 25	3 (2)
 26	3 (2)
 27	3 (7); 17 (?); 27 (3); 43 (4)
 28	26 (2); ? (4)
 29	33 (4); 45 (5)
	№кS
 30	34 (4); 35 (4)

Продолжение табл. 20

Варианты, №	Особенности расположения
 31	17 (5)
 32	12 (5); 26 (5); 27 (3)
Варианты, №	Особенности расположения
 33	23 (3)
 39	8 (3)
 40	29 (3)
 41	32 (2); 43 (3); 44 (4)
 42	43 (3)
	НэкTS
 34	35 (4)
 35	34 (5)
 36	16 (?)
 37	12 (5)
	НэSTF

Продолжение табл. 20

Варианты, №	Особенности расположения
 38	16 (?)

Примечание. Арабскими цифрами указан номер исследованного образца, римскими цифрами – номер дихазия, арабские цифры в скобках соответствуют номерам порядков ветвления, на котором обнаружены цветки данного типа.

Научное издание

НОТОВ Александр Александрович

АНДРЕЕВА Елена Александровна

**АНОМАЛИИ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР У
МОНОПОДИАЛЬНО-РОЗЕТОЧНЫХ
РОЗОЦВЕТНЫХ (ROSACEAE: ROSOIDEAE)**

Монография

Технический редактор А.В. Жильцов

Подписано в печать 27.12.2013. Формат 60x84 ¹/₁₆.

Усл. печ. л. 12,4. Тираж 500 экз. Заказ № 544.

Тверской государственный университет

Редакционно-издательское управление

Адрес: 170100, г. Тверь, ул. Желябова, 33.

Тел. РИУ: (4822) 35-60-63