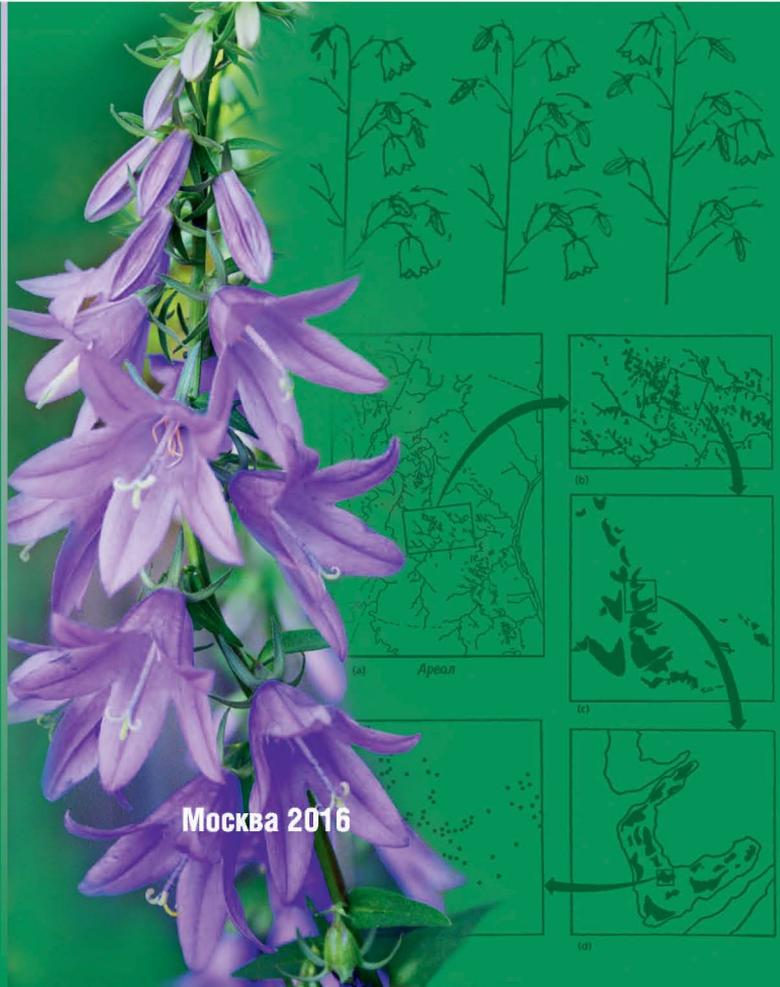




МОСКОВСКИЙ
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ

В. П. Викторов

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ



Москва 2016

**Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Московский педагогический государственный университет»**



В. П. Викторов

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

МПГУ
Москва • 2016

УДК 581(075.8)
ББК 28.53я7333
В436

Рецензенты:

Ю. К. Виноградова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник отдела флоры Главного ботанического сада РАН

Н. М. Кутузова, доктор биологических наук, профессор, заведующая кафедрой биохимии, молекулярной биологии и генетики МПГУ

Викторов, Владимир Павлович.

В436 Внутривидовая изменчивость растений : Учебное пособие / В. П. Викторов. – Москва : МПГУ, 2016. – 172 с.

ISBN 978-5-4263-0460-4

В пособии рассмотрены вопросы, связанные с терминологией и историей изучения изменчивости растений; приведены разные классификации изменчивости живых организмов. При рассмотрении структурно-функционального подхода предлагается оригинальная классификация внутриорганизменной и внутривидовой изменчивости. Приведен глубокий анализ внутривидовой и внутриорганизменной изменчивости растений разных систематических групп; рассмотрены разнообразные проявления форм внутривидовой изменчивости: экологической, возрастной, сезонной, флюктуирующей, половой, посттравматической. Подробно рассмотрены разнообразные проявления изменчивости в роде *Campanula*.

Пособие предназначено для магистров, обучающихся по направлению 06.04.01 «Биология» и 44.04.01 «Педагогическое образование», а также аспирантов, обучающихся по направлению 06.06.01 «Биологические науки», направленность «Ботаника».

К 581(075.8)
ББК 28.53я7333

ISBN 978-5-4263-0460-4

© МПГУ, 2016
© Викторов В. П., 2016

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Глава 1	
Внутривидовая изменчивость растений	5
1.1. Основные понятия.	5
1.2. Краткая история изучения внутривидовой изменчивости	11
1.3. Генетический подход	24
1.4. Структурно-функциональный подход.	35
1.4.1. Внутривидовая изменчивость	37
1.4.2. Внутриорганизменная изменчивость	49
Заключение по главе 1	61
Список основной литературы к главе 1	62
Глава 2	
Анализ проявлений внутривидовой изменчивости растений (на примере рода <i>Campanula</i>)	66
2.1. Внутриорганизменная изменчивость	66
2.2. Внутрипопуляционная изменчивость	90
2.3. Межпопуляционная изменчивость	108
2.4. Гибридная изменчивость в роде <i>Campanula</i>	123
2.5. Использование закономерностей внутривидовой изменчивости при таксономическом анализе	128
2.5.1. Секция <i>Sibiricae</i>	129
2.5.2. <i>Campanula tridentata</i>	139
2.5.3. <i>Campanula dichotoma</i>	143
2.5.4. <i>Campanula lactiflora</i>	145
Заключение по главе 2	148
Список основной литературы к главе 2	153
Приложение	156

ВВЕДЕНИЕ

Устойчивые природные экосистемы характеризуются огромным разнообразием растений и животных. Человек активно использует природные богатства в своей многогранной деятельности. Обеднение флоры, связанное с сокращением численности популяций и полной утратой отдельных видов, ведет к потере устойчивости биогеоценозов. В последнее время эта проблема приобретает катастрофические размеры. В связи с этим, сохранение видового и генетического разнообразия растений становится важнейшей задачей человечества. Конвенция ООН по биоразнообразию (Convention on Biological Diversity, подписанная в 1992 г. на Конференции ООН по образованию и развитию (UNCED) в Рио-де-Жанейро) определила меры по сохранению и рациональному использованию мирового биоразнообразия. Она включает научно-исследовательскую работу в различных областях (систематика, флористика, экология, генетика и др.), проведение практических мероприятий по сохранению видов *in situ* и *ex situ*, а также другие виды деятельности (образование и просвещение, обмен информацией и др.).

Большое значение в сохранении биоразнообразия имеют конкретные сведения об объектах, их морфологии, анатомии, систематике и таксономии. В работах подобного рода необходимо особое внимание уделять изучению изменчивости живых организмов. Однако если по культивируемым видам в этом направлении проводятся постоянные исследования, то дикорастущие растения изучены крайне слабо.

Биологи постоянно проявляют интерес к внутривидовой изменчивости популяций и организмов. Изучение закономерностей внутривидовой изменчивости может дать материал для понимания структуры вида и процесса микроэволюции. В результате того, что систематики не учитывали диапазона внутривидовой изменчивости, в качестве эндемичных видов описывались вариации, представляющие лишь крайние отклонения в едином ряду внутривидовой изменчивости, а зачастую даже просто экологические и возрастные формы.

Познание закономерностей внутривидовой изменчивости в популяциях, их генетической структуры, делает более результативной селекционную работу, а также определяет успех в экспериментах по интродукции и реинтродукции растений.

Глава 1

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

1.1. Основные понятия

Изменчивость – общее свойство живых организмов. В результате изменчивости организмы приобретают новые признаки, возникают различия между особями. Изменчивыми могут быть все признаки организмов (внешнего и внутреннего строения, физиологические, поведения и др.).

Н. В. Тимофеев-Ресовский (1964) отмечал, что изменчивость может проявляться на всех уровнях организации живой материи: клеточном, организменном, популяционном, биогеоценотическом. Однако для него нет определения, как нередко бывает в биологии, которое бы учитывало всю многогранность этого явления. В «Биологическом энциклопедическом словаре» (1998: 223) изменчивость рассматривается как «свойство живых организмов существовать в различных формах (вариантах). Изменчивость может реализоваться у отдельных организмов или клеток в ходе индивидуального развития или в пределах группы организмов в ряду поколений при половом или бесполом размножении». Ю. И. Филипченко (1923, цит. по: 1978: 8) рассматривает изменчивость как «..явление известного различия отдельных особей или групп особей в пределах вида» (т.е. полностью отождествляет с внутривидовой изменчивостью). Далее автор отмечает, что в потомстве одной пары животных невозможно встретить совершенно одинаковых особей. Так, в стаде овец одной породы каждое животное отличается еле уловимыми особенностями: размерами тела, длиной ног, головы, окраской, длиной и плотностью завитка шерсти, голосом, повадками. Таким образом, автор достаточно узко понимает изменчивость и полностью отождествляет ее только с внутривидовой изменчивостью.

Е. Л. Нухимовский (1997: 361) отмечает, что термин *изменчивость* «включает в себя как изменения вообще (движение вообще), так и изменение материальных систем в их морфогенезах (частные движения, или функции) и всякие различия между системами. В природе бесконечна встречаемость материальных систем и нет

среди них абсолютно одинаковых – это все результат бесконечного изменения (движения) материи». Это определение довольно общее и вызывает немало вопросов. В частности, непонятно, что автор понимает под выражением «изменение вообще (движение вообще)», т.к. движение может происходить и без изменений качеств движущегося объекта.

Таким образом, термин изменчивость имеет широкий диапазон использования и применяется как к явлениям разного порядка, так и к структурам разного уровня¹. Однако определение, соответствующее всему многообразию этого явления и одновременно свойства организмов, отсутствует. Следует отметить, что многие авторы не затрудняют себя в изложении собственного понимания изменчивости и не дают для нее определения.

Вид. Не более простая ситуация и с пониманием термина «вид». Изучение вида насчитывает уже около трех веков, а сам термин, как отмечает К. М. Завадский (1968), пришел в биологию из логики несколько столетий до нашей эры. Его понимание было связано с выражением сходства или одинаковой сущности у группы единичных предметов. Только в новое время «вид» приобрел естественнонаучное очертание. В этот период особо выделяются работы А. Цезальпина (1519–1603), Д. Рея (J. Ray, 1686–1704), О. П. Декандоля (Candolle, 1819), в которых основными чертами вида признаны: 1) вид – множество организмов, сходных морфологически и физиологически, 2) вид – самовоспроизводящаяся система.

Широкий синтез суждений о виде проведен во второй половине XIV века К. Линнеем (Linnaeus, 1753). Вид он рассматривает как явление природы. В § 157 «Философии ботаники» К. Линней отмечает, что «видов мы насчитываем столько, сколько различных форм было создано в начале», т.е. отрицает изменчивость видов. Однако в более поздних работах, в частности 13-м издании «Системы природы» (Linnaeus, 1774) он допускает некоторую изменчивость не только видов, но и родов, и даже семейств. На пороге XIX века у Ж. Б. Ламарка созревает идея об эволюции организмов, что приводит его к сомнению в самостоятельности видов. Абсолютизируя разнообразные проявления изменчивости видов, Ж. Б. Ламарк признает реальное существова-

¹ В данном случае уровни организации живой материи.

ние только расы. Однако убедить большинство современников в факте изменчивости видов удалось только Ч. Дарвину (1858).

В настоящее время четко вырисовываются две основные концепции вида: монотипическая и политипическая. Одно из основных различий между ними заключается в отношении к степени изменчивости признаков у растений, относящихся к одному виду. «Монотиписты» не учитывают отсутствия гиатуса (лат. *hiatus* – отверстие, дыра) признаков между видами (отсутствие переходов между формами близких организмов, количественный перерыв в постепенном развитии какого-либо признака, наблюдаемый у ряда близких форм), а так же наличия переходных форм. Недооценка этого – характерная черта позднего периода деятельности В. Л. Комарова и некоторых его учеников. Вид, по В. Л. Комарову (1940: 212), «совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции». Один из ярких представителей монотипического направления – А. Жордан (Jordan, 1873) рассматривал вид как совокупность особей, практически одинаковых по внешнему виду и имеющих единую наследственную основу; при обнаруживании любых проявлений изменчивости необходимо выделять новый вид. Неожердонисты в начале 20 века (Lotsy, 1906–1908; Де Фриз, 1932 и др.) чистые линии рассматривали как самостоятельные виды (жорданоны), т.е. полностью исключали возможность изменчивости каких-либо признаков.

Концепция биологического вида и представление об его популяционной структуре прочно утвердились в биологии с середины XX века. Однако до сих пор наряду с политипической концепцией вида продолжает существовать и монотипическая концепция. «Политиписты» основываются на гиатусе признаков между видами, а нерезко различающиеся популяции, имеющие переходные формы, трактуют как подвиды. Н. И. Вавилов (1931 и др.) рассматривал вид как сложную и подвижную морфофизиологическую систему, связанную в своем генезисе с определенной средой и ареалом. М. А. Розанова (1930, 1946) отмечала, что вид – движущаяся и изменяющаяся популяция, имеющая единое происхождение, характеризующаяся определенными морфолого-физиологическими и экологическими признаками, а также общим ареалом. Для Е. Н. Синской (1938, 1948

и др.) вид – сложная система экотипов, экоэлементов и изоэреагентов. При выделении экоэлементов Е. Н. Синская особое внимание уделяла фенологическим наблюдениям и корреляциям между признаками. К. М. Завадский (1968: 210) отмечает, что «вид – одна из основных форм существования жизни, особый наиндивидуальный уровень организации живого; будучи статистически детерминированной системой и полем деятельности естественного отбора, вид обладает как возможностью длительного самовоспроизведения и существования в течение неопределенного времени, так и способностью к самостоятельному эволюционному развитию, он является носителем и основной единицей эволюционного процесса». М. Г. Агаев (1987, 1991 и др.) выделил 18 общих принципов в теории вида (принцип радикала и организационности, системности, дискретности и др.) и на их основе предложил иерархическую схему построения структуры вида: биотип – криптоэлемент – инфраэлемент – феноэлемент – гелиэлемент – экоэлемент. Перечисленные определения показывают, что Н. И. Вавилов, Е. Н. Синская, М. А. Розанова, К. М. Завадский и М. Г. Агаев рассматривают вид как сложную систему разнообразных единиц, характеризующуюся различными проявлениями внутривидовой изменчивости.

Политипическая концепция признается многими биологами. Однако существуют ряд причин, затрудняющих универсальное использование категории подвида. Так, уже при появлении таксономической категории подвида возникли разногласия в его трактовке. Подвид рассматривался как географическая раса или же как морфологическая форма, часто симпатрическая по отношению к другим формам вида. Так, во “Flora Europaea”, «Флора Европейской части СССР» трактовка подвида часто не совпадает с пониманием у его автора – С. И. Коржинского (1899). «Хороший вид (*species*) и подвид (*subspecies*) являются ступенями формирования расы (*proles*). Подвиды в области их общего распространения способны к «многократной плодовой метизации», в то время как виды уже отделены друг от друга физиологическими барьерами; при совместном обитании, как правило, они не смешиваются и могут образовывать гибридные формы лишь спорадически» (Коржинский, 1892: 95). Таким образом, объективное различие между видом и подвидом, по С. И. Коржинскому (1892, 1899), заключается в степени замкнутости расы.

Систематики в практической деятельности сталкиваются с различными проблемами, в основе которых лежит анализ изменчивости всей совокупности признаков, характеризующих растения в популяциях разного ранга. Особое внимание заслуживает правильное выявление таксономически значимых признаков, которые определяют наше представление о виде. При этом, «некоторые виды получаются очень полиморфными», а другие – более «однородными»; одни очень «крупными», а другие – слишком «мелкими»; различия между видами в одних случаях нам будут казаться «значительными», а в других – «незначительными». Смущать нас подобные результаты не должны. Не можем же мы предъявить природе требование, чтобы она сформировала все виды именно так, чтобы нам удобно было их различать и чтобы они казались бы нам ни слишком крупными, ни слишком мелкими» (Скворцов, 1968: 22–23).

Термин «вид» используется в разных разделах биологии. Широко используются следующие понятия: биологический вид, палеонтологический вид, микровид, морфологический вид. Так, В. Грант (1991: 214) отмечает – «...в таксономии вид – это, прежде всего, единица классификации. Главным критерием при выделении видов в таксономии служит удобство и возможность практического использования для классификации, определения и расстановки в музейных коллекциях».

В последнее время наряду с видом и подвидом широко внедряются такие категории, как сингамеон и агрегат (Lotsy, 1925; Грант, 1984; Михеев, 1992; Колаковский, 1995 и др.). Однако их трактовка разными авторами неодинакова (Еленевский и др., 1997, 2000, 2002). Так, многие таксономисты, добавляя к биномиальному названию сокращение «agg.», имеют в виду, что под данным наименованием скрывается невыясненный комплекс форм, а иногда единый вид, представляющий так называемый полиморфный вариант, обладающий высоким уровнем внутри- и межпопуляционной изменчивости (таксономическая ситуация нуждается в выяснении). Примером могут служить *Lotus corniculatus* L. agg. или *Ranunculus auricomus* L. agg. Для последнего вида речь идет об агамном комплексе, т.е. о комплексе микровидов, и категория «агрегат» несет смысловую нагрузку.

Определить точно время появления агрегатов в таксономической литературе трудно (Еленевский и др., 2000). W. Rothmaler (1950) в сво-

ей известной монографии о них не упоминает. Однако через 13 лет им посвящены статьи и разделы в руководствах по систематике (Davis, Heywood, 1963; Heywood, 1963). В них выдвигаются некоторые критерии для входящих в агрегаты единиц – сегрегатов. Последние должны отличаться, во всяком случае, константными признаками (не обязательно числом хромосом), и хорошо различаться специалистами. Из этой концепции оказываются совершенно неясными отношения агрегатов к комплексам видов-близнецов и к подсекциям (в смысле многих авторов). Еще более неудачна экстраполяция категории агрегата к универсальной, для крупных таксонов, как это сделано, например, в обработке А. Д. Михеевым (1992) кавказских мареновых (Еленевский и др., 2000).

Таким образом, наличие двух основных концепций вида: монотипической и политипической не позволяет использовать единое определение вида. В первом случае вид представляет собой однородную группу практически неотличимых особей, а во втором – сложную систему, характеризующуюся комплексом признаков и обладающую высокой амплитудой внутривидовой изменчивости.

Понятие *«внутривидовая изменчивость»* часто используется в биологической литературе. Науку, изучающую внутривидовую изменчивость, А. К. Скворцов (1971) предложил называть гексономией. Однако, его понимание у разных исследователей неодинаково и зависит от конкретных объектов исследования и задач, которые они ставят. Более того, авторы обычно не приводят не только своего определения, но даже не ссылаются на определение, которого они придерживаются. Так, Ч. Дарвин (1859) рассматривал внутривидовую изменчивость как неотъемлемую особенность живой материи, благодаря которой проявляется способность к саморазвитию. А. В. Яблоков (1966), вслед за Дж. Симпсоном (1948), под внутривидовой изменчивостью понимает наличие различий между особями в пределах скрещивающейся популяции. Указание на скрещиваемость особей в популяции несколько сужает понимание внутривидовой изменчивости, что особенно характерно для видов, обладающих обширным ареалом. С. А. Мамаев (1973: 14–15) также отмечает, что такое определение не полностью характеризует этот феномен, и рассматривает ее как «проявление разнокачественности однотипных признаков и свойств у различных индивидумов

одного вида, фиксируемое в один и тот же отрезок времени». Однако в дальнейшем, при классификации форм изменчивости, автор противоречит себе, выделяя как особую форму – хронологическую изменчивость. Здесь уместно отметить, что существует разное понимание изменчивости жизненных форм растений. Так, наряду с утверждением, что для растений в разных возрастных состояниях характерна определенная жизненная форма, существует мнение об изменении жизненной формы особи в процессе онтогенеза. Таким образом, нет общепринятого определения этого сложного и многогранного понятия. Нам наиболее близко понимание изменчивости Ю. И. Филипченко (1923), которое цитировали мы ранее (изменчивость – «явление известного различия отдельных особей или групп особей в пределах вида»).

На различия особей одного вида (породы, сорта, семьи и т.п.) человек обращал внимание с древнейших времен. Так, Плиний Старший в «Естественной истории» отмечает, что хотя лица людей состоят лишь «из десяти или немногим более частей, люди устроены так, что среди многих тысяч не существует двоих, которых нельзя было бы отличить друг от друга». А. К. Скворцов (1982) отмечает, что еще К. Линней положил начало изучению внутривидового многообразия, рассматривая разновидности как внутривидовые единицы. Однако в литературе второй половины XVIII в. и первой половины XIX в. в отношении изменчивости внутри вида господствовала точка зрения временности и обратимости этого явления (Мамаев, 1973).

Рассматривая разнообразные проявления изменчивости, исследователи практически всегда используют термин «форма». Вне зависимости от цели и методов исследования под термином «форма» рассматривали разные типы изменчивости (наследственная, мутационная, морфологическая, половая, экологическая, географическая, индивидуальная и т.д.).

1.2. Краткая история изучения внутривидовой изменчивости

Проблему классификации проявлений внутривидовой изменчивости пытались решить многие исследователи (Adanson, 1763; Филипченко, 1934; Яблоков, 1966; Мамаев, 1973 и др.), главным образом, применительно к конкретным таксонам.

Одна из первых попыток классификации изменчивости была предпринята М. Адансоном (Adanson, 1763, цит. по: Комаров, 1940). Он выделял следующие ее типы:

- а) мутации² (проявление разрезнолистных вариаций у *Mercurialis annua*, пелорических (бесплодных) цветков у *Linaria vulgaris*, однолистных форм *Fragaria monophylla* и т.д.);
- б) изменчивость в результате гибридизации (скрещивание тюльпанов). «Каждый знает, что если у красного тюльпана срезать все тычинки, прежде чем они станут пылить, и опылить рыльце пылью, взятой с цветка белого тюльпана, то полученные этим способом семена дадут часть особей с красными цветками, часть с белыми, и наконец, часть с цветками смешанной красной и белой окраски» (Adanson, 1763, цит. по: В. Л. Комаров, 1940: 23)³;
- в) изменчивость, вызванная факторами внешней среды (освещенности и влажности). Эти изменения наступают сравнительно быстро, не стойки, могут исчезать в следующем поколении или сохраняться в течение ряда поколений.

Согласно М. Адансону, в результате разнообразных изменений образуется масса разновидностей, не затрагивая сущности вида. По его образному выражению особи умирают, а виды остаются.

Наиболее распространенной в додарвиновский период была классификация изменчивости немецкого ботаника Г. Бишоффа (Bischoff, 1839), основанная на учете варьирующего признака. Все отклонения от нормы рассматривались как уродства (уродства корней, плодов, цветков и т.д.). Г. Бишофф отмечал не только различия по морфологическим признакам, но и выявил отличия по окраске, запаху и вкусу плодов, по срокам созревания, продолжительности жизни растений. У Г. Бишоффа было много последователей, предлагавших схемы изменчивости, учитывающие выделение групп по типу варьирующего признака. Так, А. Декандоль (Candolle, 1862) приводит более десятка признаков, которые часто варьируют (листья, плоды, форма прицветников на сережках, число тычинок, длина цветоножек и др.). Все вариации культурных растений автор разделил на 4 группы: 1) вариации подземных органов; 2) стеб-

² М. Адансон, как указывает В.Л. Комаров (1940), является автором термина «мутация».

³ В.Л. Комаров справедливо сравнивает эти опыты М. Адансона с опытами Г. Менделя, проведенные ранее, чем за 100 лет.

лей и листьев; 3) цветков и цветочных почек; 4) плодов и семян. В этой работе указывается на ряд наблюдений французского садовода и ученого Дюшена, который обнаружил среди нормальных особей земляники (с «обычными листьями, рассеченными на три дольки») растения с простыми листьями (еще в 1763 г. эту форму описал М. Адансон). При последующем посеве семян особей с простыми листьями Дюшен получил растения с необычной для земляники формой листа (при чем это резкое изменение оказалось наследственным).

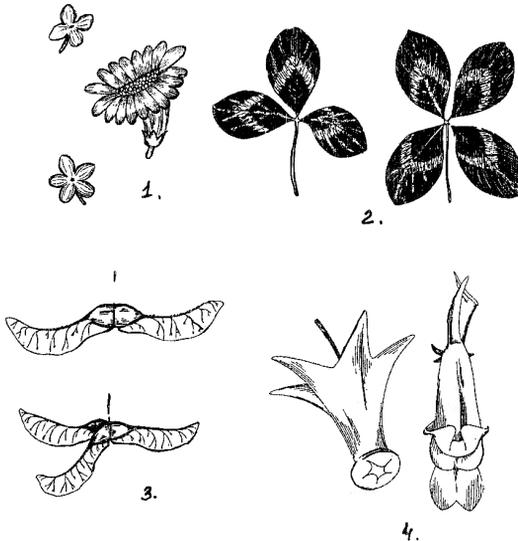


Рис. 1. Нормальные и уродливые органы: 1 – цветки *Syringa vulgaris*; 2 – листья *Trifolium*, 3 – плоды *Acer*, 4 – цветки *Linaria vulgaris*

В основе уродств лежат нарушения ритмов, частоты и продолжительности деления клеток и дальнейшей их дифференцировки. Уродства могут возникнуть в результате заболеваний (грибкового или вирусного), повреждения насекомыми, воздействия регуляторами роста, удобрений и пестицидов, мутаций и др. Наиболее распространенными уродствами растений являются карликовость и гигантизм, израстание цветка и плода (пролиферация), махровость цветка. К уродствам нередко относят разнообразные проявления изменчивости. Например, число лепестков у сирени может варьировать от 3 до 6 (8). Однако известный натуралист А. В. Цингер (1954) указывает на возможность значительно большего числа лепестков у *Syringa vulgaris* L.

В частности он приводит рисунок 18-лепесткового цветка сирени, что, по-видимому, следует отнести к уродствам. Часто трудно однозначно на практике разграничить уродства и проявления изменчивости. Так, 3,5, 6-листочковые листья *Paris quadrifolia* L., 3-листочковые листья *Convallaria majalis* L., 4-листочковые листья *Trifolium*, тройную крылатку *Acer* можно рассматривать и как уродства, но и как проявления внутривидовой изменчивости. При этом, некоторые наблюдаемые изменения структуры однозначно следует рассматривать как уродства (утолщенные стебли и крупные головки, возникшие при сращении нескольких стрелок у *Taraxacum officinale* Web. ex Wigg., пятишпорцевый цветок *Linaria vulgaris* Mill.).

У исследователей XVIII и начала XIX вв. было распространено представление об изменчивости как об отклонениях от нормального хода развития, не имеющих закономерностей в своих проявлениях. Однако уже Ж. Б. Ламарк отмечал, что при переходе от одного географического района к другому наблюдается закономерная изменчивость роста, окраски, соотношения отдельных частей растения и т.д.

Ч. Дарвин в «Происхождении видов» (1859) указывает на огромную роль изменчивости в эволюции живого мира. Ч. Дарвин подробно рассматривает причины изменчивости, но не приводит ее классификации. При характеристике закономерностей ее проявлений автор использует названия разных типов (форм) изменчивости (изменчивость видов, гибридов, генеративная, изменчивость домашних пород, домашних рас, индивидуальная, колеблющаяся, определенная, неопределенная, изменчивость помесей, признаков, спонтанная и флюктуирующая). Большую роль в процессе эволюции живых существ автор отводит индивидуальной изменчивости. Основное внимание Ч. Дарвин вполне справедливо уделял двум ее основным формам: определенной и неопределенной.

Несмотря на появление работ Ч. Дарвина (1859 и др.), исследователи продолжали использовать классификации изменчивости, подобные схемам Бишоффа (Gordon, 1880; Hartwig, 1892; Zederbauer, 1907 и др.). Так, Э. Э. Цедебауэр для хвойных по характеру варьирующего признака выделил несколько категорий:

- I. Изменчивость ствола и сучьев. Формы: пирамидальные, карликовые, свисающие, змеевидные, не ветвистые, с распростертыми нитевидными, зависающими ветвями, стелющиеся.

- II. Изменчивость листьев. Формы: сизолистные, серебристолистные, пестролистные, ювенильные.
- III. Изменчивость репродуктивных органов. Формы: красно- и зеленошишечные, различающиеся формой чешуй (у *Picea*), по величине шишек, размерам и окраске семян и величине крылаток (у *Pinus*).

Отмечая вклад Э. Цедебауэра в биологию, С.А Мамаев (1973) особо отметил его представление о том, что роды одного семейства часто имеют одинаковые вариации, а между родами разных семейств наблюдаются существенные различия. Чем ближе виды друг к другу, тем больший параллелизм проявляется в их изменчивости. Таким образом, Э. Цедебауэр (Zederbauer, 1907) очень близко подошел к пониманию явления, выраженного в законе гомологических рядов в наследственной изменчивости, открытого Н.И. Вавиловым (1920).

В конце XIX века Гальтон в книге «Естественная изменчивость» (Galton, 1889) выделил 2 формы изменчивости: непрерывную и прерывистую. Образное сравнение первой со слабыми качаниями многоугольника, стоявшего на одной стороне (в этом случае образуется как бы непрерывный ряд изменений длины, веса и др.) и второй с перемещениями его с одной на другую сторону (в этом случае образуются существенные прерывистые изменения, касающиеся окраски, наличие или отсутствие структур и др.), позволило автору более наглядно разделить все вариации. Одним из последователей Гальтона следует признать Бэтсона (Betson, 1894), который прерывистые изменения разделил на меристические (изменение числа образований – количество лепестков и др.) и на субстантные (изменение в конституции или в субстанции частей – окраска и др.).

Весьма интересным выглядят категории изменчивости, предложенные генетиком Лотси (Lotsy, 1906):

- 1) систематический полиморфизм,
- 2) полиморфизм, вызванный гибридизацией,
- 3) непрерывная изменчивость,
- 4) прерывистая изменчивость.

Кроме непрерывной и прерывистой изменчивости, автор рассматривает два вида полиморфизма. Таким образом, автор рассматривает вид как сложную полиморфную структуру. Как известно, Лотси большое внимание в своих работах уделял гибридизации, поэтому понятно

его стремление включить как особую категорию полиморфизм, вызванный гибридизацией.

Подразделение изменчивости на непрерывную и прерывистую проводилось около 20 лет (Galton, 1889; Betson, 1894; Lotsy, 1906 и др.). Однако Клебс (Klebs, 1907) высказался против существования принципиального различия между прерывистой и непрерывной изменчивостью, так как при определенных условиях одна из них может преобразоваться в другую. Развитие генетики заставило ученых отказаться от абсолютизации этих двух форм. Так, Н. Эле (Ehle, 1909, 1911) указывал, что невозможно провести четкой границы между непрерывной и прерывистой изменчивостью, а следует различать лишь ненаследственные модификации и наследственные вариации. Эта точка зрения сразу была принята многими исследователями. В частности, Иоганнсен (Johannsen, 1913) отмечал, что не существует различий между непрерывной и прерывистой изменчивостью, и следует выделять только две группы: наследственные и ненаследственные изменения.

Большой вклад в изучение изменчивости и ее классификации внес Ю. А. Филипченко (1923, цит. по: 1978). Он выделял в изменчивости 2 элемента: статический и динамический, и соответственно рассматривал изменчивость как состояние и как процесс. В свою очередь, изменчивость, как состояние, он делил на индивидуальную и групповую. Под индивидуальной изменчивостью он понимал изменения, характеризующие отдельную особь, а под групповой изменчивостью – изменения, характеризующие целую группу особей в пределах вида. При этом индивидуальная и групповая изменчивость, по мнению Ю. А. Филипченко (1923), являются ненаследственной и наследственной изменчивостью соответственно. Следует подчеркнуть, что Ч. Дарвин (1859) особое внимание уделял именно различным проявлениям индивидуальной изменчивости.

Таким образом, выделение индивидуальной и групповой изменчивости Ю. А. Филипченко считает столь же естественной, как деление вариаций на наследственные и ненаследственные. По его мнению, «деление изменчивости собственно на наследственную и ненаследственную неправильно по самому существу дела. Изменчивость собственно, иначе изменчивость как состояние, есть явление, рассматриваемое с точки зрения статического элемента, именно как известное

состояние, а понятие о наследственности чуждо понятию «состояния». Между тем, основным правилом всякой классификации является положение, что признаки, на которых классификация основывается, должны быть взяты из той же области явлений, а не из другой, хотя бы и близкой к ней. Следовательно, и при классификации явлений изменчивости как состояния, мы должны найти критерии для деления в той же области, а не обращаться к явлениям наследственности» (Филипченко, 1978: 14). Последнее суждение Ю.А. Филипченко имеет принципиальное значение. Действительно, при разработке классификаций необходимо строго соблюдать соответствие понятия с определенным явлением, что позволит избежать подмены одного другим.

**Классификация изменчивости
(по Ю. А. Филипченко, 1923, цит. по: 1978)**



Большой вклад в развитие учения о виде и изменчивости принадлежит Е.Н. Синской (1938, 1979 и др.). При характеристике проявлений изменчивости она подробно рассматривала две ее формы: экологическую и географическую. Следует отметить, что в одной из последних работ Е.Н. Синской «О категориях и закономерностях

в популяциях высших растений» (1963) приведен целый перечень форм и категорий изменчивости: флюктуации, обратимые колебания приспособительного характера, клональная изменчивость, возрастная изменчивость, изменчивость вследствие нарушения гомеостаза растительного организма, групповая изменчивость, гибридизационная и интрогрессивная изменчивость, рядовая, скрытая и явная изменчивость. Каждая из них подробно анализируется, т.к. рассматриваемые проявления изменчивости помогают автору более объективно судить о закономерностях существования природных популяций.

Весьма интересные теоретические размышления о внутривидовой изменчивости можно найти в работах, посвященных изучению проявлений этого явления у животных (Robson, Richards, 1936; Яблоков, 1966 и др.). В частности, Г. Робсон и О. Ричардс (Robson, Richards, 1936) выделяли структурную и функциональную изменчивость, изменчивость по активности, а также индивидуальную, групповую и видовую. К видовой изменчивости они относили полиморфизм, диморфизм, сезонные формы и т.п. П. Н. Терентьев (1957) предлагал выделять: топографическую, морфическую и неопределенную изменчивость. Е. И. Лукин (1962) приводит следующие категории изменений: сезонные, хорологические, онтогенетические, биоценологические и коррелятивные. С. С. Шварц (1963) рассматривал: индивидуальную, биотопическую, возрастную, сезонную и географическую изменчивость. Все эти классификации четко соответствуют задачам исследований каждого из авторов.

Э. Майр (1947) в работе «Систематика и происхождение вида» особо отмечал необходимость изучения индивидуальной изменчивости (в пределах популяции) и групповой (популяций внутри вида). В пределах последней важное место отводится географической изменчивости. Следует отметить, что Э. Майр индивидуальную изменчивость рассматривает не только в рамках ненаследственной изменчивости, но в группе наследственной. В работе приводится следующая классификация изменчивости:

1. Ненаследственная изменчивость (фенотипические изменения):
 - а) индивидуальная изменчивость во времени (включая возрастную и сезонную изменчивость);
 - б) биотопическая изменчивость;

2. Наследственная изменчивость (генотипические изменения):
- а) половые различия и чередующиеся генетически различные поколения;
 - б) индивидуальная генетическая изменчивость.

А. В. Яблоков в работе «Изменчивость млекопитающих» (1966) подробно рассматривает явление изменчивости в животном мире и приводит оригинальную классификацию применительно к объектам исследования. Изменчивость сгруппирована в три большие категории: тип (*вся наблюдаемая в природе*); проявление изменчивости (*по размерности*); форма (*фактор, влияющий на популяцию, по отношению к эволюционным факторам: естественному отбору и наследственности*). Различные проявления внутривидовой изменчивости сопровождаются многочисленными примерами у млекопитающих.

Классификация изменчивости (по А. В. Яблокову, 1966)

Проявление изменчивости	Тип	Форма
Непрерывная	Структурная (морфологическая) Функциональная (физиологическая) Биохимическая Этологическая	Возрастная
Прерывистая		Половая
Временная		Хронографическая
Весовая		Генерационная
Линейная		Биотопическая
Объемная		и географическая
Площади (поверхности)		Травматическая
Угловая (градусная)		
Колориметрическая		
Меристическая (счетная)		
Температурная		
Эпигенетический полиморфизм		

Предложенная А.В. Яблоковым классификация – наиболее подробная из всех ранее рассмотренных. Весьма ценно выделение 3 категорий, однако, их мотивация не совершенна, т.к. наблюдается смешение понятий. Так, в первой колонке представлены не проявления изменчивости,

а ее характер, причем разнокачественный. Эти проявления изменчивости могут быть дополнительно сгруппированы. Тип (вся наблюдаемая в природе) соответствует скорее характеристике признаков. Следует также отметить, что некоторые выделенные проявления изменчивости не применимы для растений.

Многочисленные классификации изменчивости растений, предложенные, главным образом, дендрологами и селекционерами (Rubner, 1959; Дылис, 1961; Правдин, 1964; Пугач, 1964 и др.) во многом подвели С. А. Мамаева (1967, 1973) к созданию оригинальной классификации древесных растений. Так, Н. В. Дылис (1961) выделяет следующие формы изменчивости листовенницы:

- 1) изменчивость строения зрелых шишек,
- 2) изменчивость строения вегетативных органов,
- 3) изменчивость эколого-биологических свойств.

Одну из наиболее разработанных классификаций внутривидовой изменчивости для растений предложил С. А. Мамаев (1973). Система основана на многолетнем изучении закономерностей изменчивости Pinaceae на Урале. Автор разделил многообразные проявления изменчивости на 3 группы: типы, формы и категории, более значимые для анализа растений.

Классификация внутривидовой изменчивости (по С. А. Мамаеву, 1973)

Тип	Форма	Категория
Внутривидовая	Половая Индивидуальная Хронологическая Экологическая Географическая Гибридогенная	Структурная Функциональная Качественная
Внутри организма	Эндогенная	

Ранее С. А. Мамаев (1967, цит. по: Мамаев, 1973) опубликовал более подробную классификацию категорий изменчивости, которые учитывают разнородность признаков и свойств организма:

- I. **Изменчивость структурных признаков** (форма, размер, количество органов, тканей, клеток):

- а) изменчивость размеров органов;
- б) изменчивость формы органов;
- в) изменчивость количества органов;
- г) изменчивость строения коры⁴;
- д) изменчивость анатомических признаков.

II. **Изменчивость функциональных признаков** (физиолого-биохимические свойства):

- а) изменчивость интенсивности физиологических и биохимических процессов;
- б) изменчивость ростовых процессов;
- в) изменчивость степени устойчивости растений (жаро-, холодо-, соле-, газоустойчивость);
- г) изменчивость фототропической реакции;
- д) изменчивость фенологических признаков.

III. **Изменчивость качественных⁵ (химических) признаков** (варьирование в содержании элементов и веществ в тканях растений):

- а) изменчивость в содержании органических веществ;
- б) изменчивость в содержании химических элементов.

Система С. А. Мамаева (1973) довольно подробная и позволяет проанализировать различные проявления внутривидовой изменчивости растений. Однако ее использование вызывает несколько вопросов. Во-первых, в ней не отражена генетическая природа изменчивости, но при этом используется термин «эндогенная». Но главное, эта форма противопоставляется другим формам внутривидовой изменчивости, хотя организм также изменяется во времени, на него действуют различные факторы среды. Следует отметить, что на отдельные части организма влияют разные факторы и не корректно все изменения внутри особи сводить только к генетическим. Вероятно, нельзя согласиться с выделенными автором категориями изменчивости. Они не совсем согласуются между собой (не помогает даже подробная классификация, предложенная в 1967 году). К примеру, структурная изменчивость вполне может быть качественной. Кроме того, не отражена изменчивость количественных признаков; нельзя, вероятно, относить

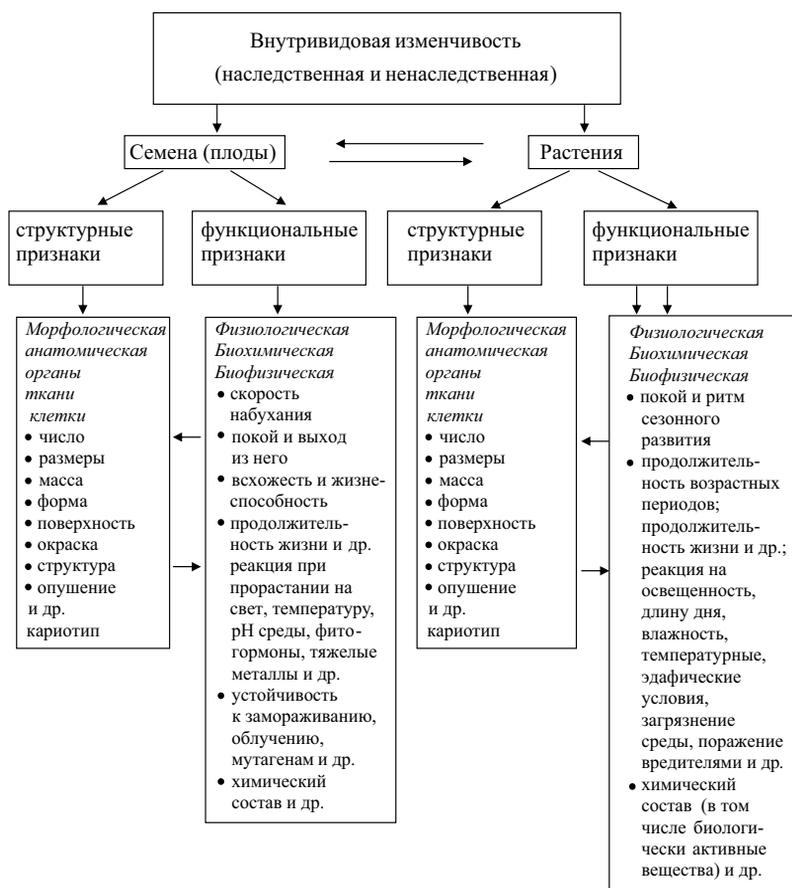
⁴ Выделение данной категории объяснимо, т.к. особенности строения коры очень важны для древесных растений.

⁵ Слово «качественных» не совсем отражает существо данных проявлений изменчивости.

однозначно (без ограничений) гибридогенную изменчивость к внутривидовой. Термин «гибридогенная» указывает скорее на видообразование, а не проявление отличий у гибрида.

Для обобщения большого экспериментального материала по внутривидовой изменчивости травянистых растений В. Л. Тихонова (1992) предложила схему, за основу которой приняты взгляды разных авторов.

Схема изменчивости (по В. Л. Тихоновой, 1992)



Следует отметить, что главной задачей В. Л. Тихоновой было структурировать обширный накопленный материал по внутривидо-

вой изменчивости растений и представить рекомендации по сохранению генофонда в банках семян с последующей реинтродукцией растений. Автор, понимая тесную связь между растениями и отдельно их семенами (плодами), многие проявления внутривидовой изменчивости рассматривает параллельно (изучение кариотипа семян и растений, устойчивость к загрязнению окружающей среды и др.). Предложенная схема, хотя и выглядит несколько искусственной, но в тоже время четко соответствует задачам автора и позволяет сделать важные выводы по сохранению семян в семенных банках при разных температурах. Следует также отметить, что в данной классификации не рассматривается групповая изменчивость, хотя при анализе материала автор характеризует различные проявления изменчивости на популяционном уровне.

Таким образом, несмотря на большое количество исследований в области изучения изменчивости живых организмов отсутствует общепринятая классификация внутривидовой изменчивости. Любая попытка их классифицировать будет в какой-то степени односторонней и формальной, т.к. проявления внутривидовой изменчивости чрезвычайно многогранны и сложны и связаны с особенностями конкретных таксонов. Кроме того, у биологов нет единой точки зрения на вид и изменчивость. Задачи, которые ставят перед собой исследователи очень разные и трудно ожидать появления универсальной системы, по крайней мере, в ближайшее время. Наибольшие затруднения при анализе внутривидовой изменчивости возникают при смешивании понятий различных подходов ее изучения. Например, особенно часто авторы смешивают понятия внутривидовая, индивидуальная и модификационная изменчивость. Так, нередко любые различия, выявленные при изучении внутривидовой изменчивости рассматриваются как проявления модификационной изменчивости.

Трудно не согласиться с С. А. Мамаевым (1973: 13), что «прежде всего можно разделить изменчивость на модификационную и генетическую». Однако это лишь один из подходов к анализу проявлений изменчивости. Так, далее С. А. Мамаев отмечает, что «данное подразделение не исчерпывает всего многообразия явления. Оно не учитывает специфики существования живых организмов в виде крупных демографических единиц и лишает исследователя возможности анализировать проблему изменчивости в популяционно-видовом плане,

ограничиваясь организменным уровнем». Вторая часть цитаты отражает другой подход исследования проявлений изменчивости. Таким образом, в настоящее время четко вырисовываются два основных подхода изучения изменчивости:

- 1) генетический;
- 2) структурно-функциональный.

Оба подхода в исследовании закономерностей изменчивости существуют не изолированно, а дополняют друг друга. Четкое использование отдельных понятий каждого из них помогают правильно интерпретировать наблюдаемые проявления изменчивости (Викторов, 2001а, 2005).

1.3. Генетический подход

При генетическом подходе изменчивость традиционно делят на наследственную (генотипическую) и ненаследственную (модификационную). Генотипическая изменчивость связана, прежде всего, с индивидуальностью генотипа каждой особи. Она возникает в результате разнообразных мутаций и рекомбинаций.

Многочисленные эксперименты с чистыми линиями показали, что на проявление признака существенное влияние оказывают условия, в которых произрастает организм. «От генотипа к фенотипу ведут длительные и сложные процессы действия генов и развития. Эти процессы протекают в определенной среде и находятся под ее влиянием. Фенотипическое проявление признака – результат действия двух наборов факторов: генотипических детерминант и условий среды, в которых происходит развитие» (Грант, 1991: 184).

Таким образом, на организм влияют два основных фактора: внутренний (генотип) и внешний (среда). Недооценка или переоценка одного из них может привести к необъективным выводам. Нередко отдельные положения, полученные генетиками на чистых линиях, переносятся на природные популяции, без учета, что каждая особь характеризуется собственным генотипом, а вид обладает генофондом – набором генотипов. Однако иногда исследователи отдельные проявления внутрипопуляционной изменчивости пытаются объяснить с помощью закономерностей модификационной изменчивости (это особенно важно учитывать в свете политипической концепции вида).

Как уже отмечалось, переоценка разнообразных проявлений изменчивости нередко приводит к неправильным таксономическим выводам. В частности, растения, произрастающие в специфических условиях (например, при слабой освещенности, на «бедной» почве и т.д.) и существенно отличающиеся от других особей по целому ряду признаков, некоторые систематики относят к разным видам⁶.

Отнесение тех или иных изменений в ранг наследственных (генотипических) или фенотипических возможно только при применении генетических методов исследования. И. Т. Васильченко (1970) отмечал, что в природе наблюдается параллелизм наследственной и ненаследственной изменчивости и определить их природу можно только при выращивании растений из разных популяций⁷ в одинаковых условиях при интродукции. Ботаники, даже при проведении экспериментов по интродукции растений в разных питомниках, могут только предполагать, что изменения носят наследственный характер.

Нельзя забывать, что каждый организм, возникший в результате полового процесса, генетически отличен от родителей. А. К. Скворцов (1968: 22) отмечал, что «всем группам растений, имеющим нормальное половое размножение, свойственна внутривидовая генотипическая изменчивость – индивидуальная и популяционная; каждый индивид и каждая популяция генетически чем-то отличны от каждого другого индивида и другой популяции». Поэтому, даже при использовании морфологических методов исследователь постоянно сталкивается с изменчивостью, основанной на различиях в генотипе. Главное при этом определить, насколько существенны выявленные различия, и каким образом их можно сгруппировать для дальнейших наблюдений и анализа.

Начало популяционной генетики связано с работами С. С. Четверикова (1926), Р. Фишера (Fisher, 1930), С. Райта (Wright, 1931 и др.). К настоящему времени накоплен большой экспериментальный материал по генетике популяций, проведены его теоретические обобщения (Меттлер, Грагг, 1972; Уильямсон, 1975; Левонтин, 1978; Ли, 1978; Гло-тов (1983а), Мазар, Джинкс, 1985; Грант, 1991 и др.). Генетический этап

⁶ Соответствующие примеры будут приведены в последующих главах.

⁷ «Популяция – достаточно многочисленная совокупность особей определенного вида, в течение большого числа поколений населяющая определенное пространство (внутри которого нет установившихся барьеров) и отделенная от таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции» (Яблоков, Ларина, 1985).

в развитии представлений о виде внес ряд новых черт в его понимание: виды характеризуются генетическим полиморфизмом; вид представлен множеством биотипов и экоэлементов, приспособленных к разнообразным условиям, которые интегрируются благодаря панмиксису.

М. Г. Агаев (1987), развивая популяционные работы Е. Н. Синской (1930, 1961, 1963 и др.), предложил сложную систему биологической структуры вида:

- *биотип* – элементарная единица генетической структуры популяции, совокупность особей, имеющих один и тот же генотип;
- *криптоэлемент* – скрытая адаптивно-значимая группа, выявляющаяся по реакции на необычные экологические условия;
- *инфраэлемент* – компоненты популяционной инфраструктуры, различающиеся, в основном, по дискретным вариациям внутренних признаков (кариотипическим, молекулярным и др.);
- *феноэлемент* – группы организмов, различимые по элементарным дискретным вариациям видимых признаков (фенов);
- *гелиэкоэлемент* – адаптивные группы, отличающиеся нежестко детерминированной и слабовыраженной морфологической конституцией;
- *экоэлемент* – самая крупная единица экологической структуры популяции, обладающая нерасщепляющимся генетическим комплексом и способная выходить на самостоятельную эволюционную арену.

По данным Ю. П. Алтухова (1989), нередко видовые популяции не являются едиными панмиктическими группами, и их можно рассматривать как исторически сложившиеся совокупности полуизолированных субпопуляций. Субпопуляции постоянно обмениваются генетическим материалом, подвержены дрейфу генов, давлению естественного отбора. Как показывают исследования, обмен генетической информацией у энтомофильных растений происходит в пределах небольших групп, на расстоянии до десятка метров (Snogerup, 1967; Strid, 1970; Юрцев, 1987; Жилаев, 1989 и др.). Это подтверждает существующую концепцию, согласно которой поток генов не имеет широкого распространения и не оказывает существенного влияния на генетическую структуру соседних популяций (Ehrlich, Holm, 1962; Ehrlich, Raven, 1969).

Виды, имеющие широкую экологическую амплитуду, в крайних фитоценозах имеют разные векторы естественного отбора (дизруптив-

ный отбор). В результате формируются группы с разным набором аллелей. Последние могут быть полезными или нейтральными в одной части популяции, а в другой – вредными.

Полиморфизм представляет собой существование в популяции двух или более резко различающихся (прерывистых) форм, при котором частота более редкой формы определяется не одним лишь мутированием (Ford, 1964, 1965; Животовский, 1991 и др.). Как указывает Грант (1980: 29): «полиморфизм – это такая изменчивость в локально скрещивающейся популяции, которая проявляет четко выраженное или резкое менделевское расщепление». Таким образом, по его мнению, полиморфизм – понятие, относящееся к генетической изменчивости, и в него не следует включать проявления модификационной изменчивости. В зависимости от выбранных критериев выделяют разные формы полиморфизма (Ford, 1964, 1965; Грант, 1991). По своей природе он может быть двух типов:

- 1) генетический – прерывистая изменчивость по гомологичным аллелям одного локуса;
- 2) хромосомный – прерывистая изменчивость по типам хромосом (по половым хромосомам), по перестройкам хромосом – инверсиям.

По времени существования в популяциях также выделяют 2 варианта полиморфизма:

- 1) переходный – разнообразие имеет временный характер (до замещения другой формой);
- 2) сбалансированный – относительно постоянный (естественный обор способствует сохранению разнообразия).

Несмотря на узкое понимание полиморфизма с генетических позиций, в науке прочно утвердилось и более широкое понимание этого термина (и даже шире, чем это делается при простом переводе этого слова на русский язык). Так, исследователи выделяли разные формы полиморфизма: морфологический (отдельных органов и структур), фенологический, физиологический, биохимический и др. (Алпатов, 1924; Берг, 1957; Завадский, 1961, 1968; Ростова, 1957, 1966, 1967; Лукин, 1962; Козлова, Карташова, 1979; Грант, 1991 и др.). В популяциях *Phleum* и *Agropyron* установлен полиморфизм по типу куста, а также связанному с типом развития – яровые, озимые и полуюзимые формы (Синская, 1948). У разных видов

Trifolium описан полиморфизм по типу развития растений (озимые, яровые, полуозимые, раннеспелые, познеспелые), размеру и типу куста, типу и опушению листа, а также рисунку на нем (Хорошайлов, 1964).

Н. С. Ростова (1967) предложила подразделять фенологический полиморфизм на ряд групп в зависимости от пространственного соотношения, условий проявления, выраженности различий, наследственной фиксированности и др. Внутрипопуляционный полиморфизм, по мнению автора, является адаптацией вида к существованию в изменяющихся условиях среды и может служить материалом для симпатрического видообразования. J. W. Silvertown (1984) отмечает, что всхожесть семян существенно зависит от степени их развития, размеров, генотипа и рассматривает эти проявления как полиморфизм прорастания семян. В популяциях дикорастущих *Tulipa* выявлен полиморфизм по окраске венчика, закономерно связанный с его местообитанием (Силина, 1962).

Одним из признаков вида является кариотип – характерный для него набор хромосом. Однако известно немало случаев, когда данный признак является вариабельным (Захарьева, 1967; Смирнов, Соснихина, 1979; Тихонович, 1979; Грант, 1984 и др.). Так, при изучении в Западной Сибири 34 популяций *Paris quadrifolia* L. (Козлова, Карташова, 1979; Козлова, 1983) выявлены 4 полиплоидные расы, различающиеся фенотипически. При этом обнаружены как «чистые», так и смешанные популяции.

У многих растений обнаружен полиморфизм по структуре хромосом. Весьма интересные данные получены по изменчивости В-хромосом. Последние обнаружены у 591 вида из 50 семейств (Jones, 1975). В странах Скандинавии было обнаружено свыше 200 популяций *Centaurea scabiosa* и в 121 из них обнаружены В-хромосомы. При этом из 8000 исследованных растений 2000 имели В-хромосомы, число которых доходило до 16, но большинство особей имели 1–2 В-хромосомы (Frost, 1958). Кроме того, автор отмечает, что растения с В-хромосомами чаще были представлены в популяциях, произрастающих в сухих местообитаниях.

С помощью дифференциальной окраски был исследован внутрипопуляционный полиморфизм кариотипа *Scilla sibirica* (Vosa, 1973). По рисунку гетерохроматина гомологичные хромосомы могут не сов-

падать между собой. Обнаружены растения, у которых все пары хромосом гетероморфны. В результате оказалось, что каждое растение в популяции по этому признаку может иметь уникальный кариотип. Хромосомы различались размером теломерных блоков гетерохроматина, варьирующим от 4–12 до 30% длины хромосомы.

На основе анализа генетической изменчивости различных белков и некоторых количественных морфо-физиологических признаков, Ю. П. Алтухов (1989) указывает на адаптивное значение биохимического полиморфизма популяций, как важнейшее условие их устойчивости. «Уменьшение генетического разнообразия или, напротив, его увеличение, что имеет место при различных типах внешних воздействий на популяции, оказывается одинаково неблагоприятными для их нормального функционирования» (Алтухов, 1989: 6). Рассматривая тесную взаимосвязь эффективной численности и генетической изменчивости популяций, Р. Ландер и Дж. Бэрроуклаф (1989: 153) отмечают, что «генетическая изменчивость должна занять центральное место в проектах по сохранению популяций в течение длительного времени». Таким образом, полиморфизм вида – одно из характерных условий его процветания.

На периферии ареала, как отмечают исследователи (Кожевников, 1987 и др.), наблюдается уменьшение полиморфизма вида, что связано с ослаблением потока генов. Это может привести к проявлению в фенотипе ряда мутаций, которые в его центре не проявляются, так как находятся в рецессивном состоянии. Обычно это связано с тем, что рецессивные гомозиготы по мутантному гену не способны существовать в тех условиях, в которых возникла мутация. На периферии ареала условия могут благоприятствовать возникшей мутации (Вавилов, 1920; Кожевников, 1987).

У многих перекрестноопыляемых видов в процессе эволюции выработалась способность к самоопылению, в случае отсутствия перекрестного опыления. Известно, что самоопыление очень быстро ведет к гомозиготности и уже через 7–10 поколений популяция оказывается гомозиготной по большинству генов. Это приводит к снижению в ней изменчивости. Ю. П. Кожевников (1987: 880) отмечает, что «аллеломорфы даже по одному свойству могут заметно различаться, то естественно, что гомозиготы по большинству генов нередко будут иметь отличия, возбуждающие систематику».

Основным фактором, благоприятно влияющим на сохранение полиморфизма в популяциях, является неоднородность местообитания (Dobzhansky, 1950; Lacy, 1982 и др.). Полиморфизм в популяции может быть связан с приспособленностью к изменяющимся условиям среды обитания. В таких случаях то одна, то другая форма получает превосходство (Кожевников, 1987). Кроме того, полиморфизм может поддерживаться в среде благодаря действию дизруптивного отбора и отбора, зависящего от частоты, а так же возникновения нейтральных мутаций (Грант, 1991).

Известны случаи, когда разные формы могут обитать в одних популяциях совместно, а в других отсутствовать. Это обычно связано с шириной их экологической амплитуды. При этом одна из форм мигрирует в районы, которые малоприспособлены или практически непригодны для другой формы. В результате формируются различия по частоте встречаемости этих форм в разных районах. На практике это приводит к тому, что новые виды формируются за счет преобладания в данном регионе одной из форм.

При неблагоприятном изменении условий обитания (при изменении климата и др.) численность популяций резко сокращается, уменьшаются или вовсе прерываются контакты между соседними локальными популяциями. То есть, популяции становятся мелкими и изолированными. В них идет гомозиготизация, в результате которой рецессивные аллели получают возможность проявиться в фенотипе. В таких популяциях интенсивно происходит дрейф генов, т.е. случайное накопление генов, которые в больших популяциях не накапливаются. Дрейф генов в конечном результате тесно связан с отбором в популяциях. Летальные сочетания аллелей не способны накапливаться, а устраняются в результате отбора. Получившие численное преимущество сочетания аллелей сохраняются. Однако эти сочетания признаков могут быть и менее адаптационно значимые по сравнению с сочетаниями, установленными в ходе дрейфа генов, т.е. сам дрейф напрямую с отбором не связан. Таким образом, при изучении внутри- и межпопуляционных соотношений фенотипов можно представить филогению родственных таксонов.

В настоящее время нередко проявление всего разнообразия признаков и свойств у особей называют фенотипической изменчивостью, объединяющей и генетическую изменчивость и модификационную.

То есть, наряду с понятием генофонд (Серебровский, 1927; 1970), широкое распространение получил термин фенофонд – сумма фенотипов. А. С. Серебровский отмечал, что судьба признака и судьба гена оказываются не связаны друг с другом достаточно тесно и фенотип может претерпевать эволюцию совсем иначе, чем генотип (Серебровский, 1930). В 1973 г. Н. В. Тимофеев-Ресовский и др. предложил выделять особую науку – фенетику, изучающую внутривидовую изменчивость на генетической основе.

Фенетика распространяет генетические подходы и принципы на виды и формы. Теоретической основой фенетики является закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова (1920). Так, признаки, маркирующие генотипическую структуру видов и уже изученные генетическими методами, могут быть маркерами для родственных им видов. Н. И. Вавилов первым сформулировал два фундаментальных положения: 1) классификация всего многообразия форм органического мира, включая разнообразие рас, подвидов и сортов, должна быть основана на знании наследственной изменчивости форм; 2) упорядочение этих знаний возможно на основе выявления параллелизмов в наследственной изменчивости форм данной группы организмов. При изучении фенетического многообразия природных популяций, Н. И. Вавилов особое внимание обращал на дискретные, альтернативные, качественные вариации, указывая, что «качественные вариации являются более показательными» (Вавилов, 1935, цит по: 1967б: 41). Однако он не мог не видеть трудности в использовании концепции гомологической изменчивости. В связи с этим полезно упомянуть некоторые замечания автора: «одинаковые изменения фенотипического порядка могут быть вызваны и разными генами» (Вавилов, 1920, цит по: 1967а: 50), «не каждый вид, ныне существующий, непременно должен выявить полный гомологический другому виду ряд» и далее «закон гомологических рядов... проявляется как определенная общая тенденция (Там же: 56–57).

А. В. Яблоков и Н. И. Ларина (1985) под феном понимают дискретные альтернативные вариации признаков и свойств особей, которые на всем имеющемся материале далее не подразделимы без потери качества. Фены могут быть морфологическими (традиционно морфологические фены привлекают большее внимание исследователей), физиологическими, биохимическими (электроморфы, получаемые

в результате электрофореза белков) и др. Считается, что морфологические и физиологические фены, проигрывая биохимическим в точности маркирования, выигрывают в широте охвата генотипа. Фенофонд, как комплекс фенотипов группы особей (популяции, вида), намного шире аллелофонда (Серебровский, 1973). А. В. Яблоков (1989) отмечает, что для практических целей фенофондом можно считать совокупность фенотипов, обнаруженных в той или иной группе особей к моменту исследования. Выбор и изучение фенотипов значительно усложняется в конкретных условиях в результате их маскировки, а также из-за выделения «псевдофенов», или ложных фенотипов (Медников, 1984). Однако, А. В. Яблоков (1989) утверждает, что по чисто вероятностным соображениям не следует преувеличивать значения опасности появления псевдофенов в результате онтогенетических шумов. Следует отметить, что нередко один ген влияет на проявление ряда признаков (полифения), или же на один признак могут влиять несколько генов (полигения). Генетическая природа признаков большинства растений до настоящего времени не разработана. Непросто обстоит дело и с изучением проявления генов в виде отдельных признаков. Работ по фенетическому изучению дикорастущих растений крайне мало (Магомизаев, 1977; Магомизаев, Алиев, 1981; Мамаев, 1982; Абачев, 1983; Мاستицкая, 1983; Абдуразанова, 1985 и др.). Так, М. Н. Канчурин (2002) показал, что комплекс *Delphinium aggr. elatum* L. представлен на Южном Урале 10 фенотипами 3 видов *D. elatum* s. str., *D. nurguschense* Kulikov и *D. alpinum* Waldst. et Kit., из них 4 типичных и 6 нетипичных фенотипов. Последние, по мнению автора, сформировались в результате интрогрессивных скрещиваний видов комплекса *D. aggr. elatum*.

Гексономия и фенетика являются частью систематики, т.к. на основе изучения варибельности и корреляции признаков определяется ранг географической популяции. При таксономическом анализе наибольшее внимание уделяют изменчивости диагностически значимых признаков в локальных популяциях.

Одной из наиболее дискуссионных проблем традиционно считается роль гибридизации в видообразовании растений. В. Грант (1984) отмечает, что естественная гибридизация между видами, размножающимися половым путем, за которой следует унипарентальное размножение образовавшихся гибридов и жизнеспособных вариантов, выщепляющихся в дальнейших поколениях, приводят к формированию мно-

гочисленных видов. Однако это утверждение не абсолютно и требует критического отношения. Так, важнейшим, но не абсолютным критерием биологического вида рассматривается его нескрещиваемость, так как каждый вид – это сбалансированная система генетического материала. Существует мнение, что в том случае, если два вида гибридизируют, отбор обычно бывает направлен против гибридов, которые нарушают баланс генов и дают ослабление потомства (Айала, 1981). Смешивания видов в природе, как правило, не происходит, чаще наблюдается смешивание форм одного вида, что нередко приводит к эффекту гетерозиса. Ю. П. Кожевников (1987) считает целесообразным эти формы различать таксономически в ранге подвида или разновидности.

Гибридизация в разных ее формах встречается в природе довольно часто. Наиболее распространена она среди растений⁸. Возникающие гибридные формы у растений характеризуются целым комплексом признаков, главный из которых – способность к половому размножению. В этом случае, возможно говорить о гибридогенном видообразовании.

Интерес к гибридизации между организмами возник сравнительно давно. Научные исследования по гибридизации начались в середине XVIII века и связаны со школами И. Г. Кёльрейтера и К. Линнея. Уже с этого времени сложился разный взгляд на данный процесс. На возможность гибридного происхождения видов указывали многие исследователи (Linnaeus, 1760; Herbert, 1820; Kerner, 1894; Lotsy, 1916; Попов, 1927, 1929; Урусов, 2002 и др.). Так еще Дж. Лотси (Lotsy, 1916), в своей работе «Evolution by means of hybridisation» весь эволюционный процесс свел к гибридизации.

Одним из наиболее ярких сторонников гибридогенного видообразования являлся М. Г. Попов. Он отмечал, что «в настоящее время несомненно, что гибридизация есть единственный из путей, которым в условиях опыта можно реализовать создание новых органических форм, достойных считаться видами» (цит. по: Попов, 1983: 37). В ряде работ М. Г. Попов (1927, 1929, 1963 и др.) приводит множество примеров видов, возникших путем гибридизации, а также формулирует ряд общих положений. В частности он отмечает, что, «формообразовательный процесс захватывает одновременно массу особей и разворачивается на большом пространстве» (Там же: 62). Следует подчеркнуть,

⁸ У животных также можно наблюдать образование гибридов (они, в отличие от растений, как правило, бесплодны).

что он четко отличал формообразование от видообразования. По мнению М. Г. Попова (1963, цит. по: 1983: 137): «гибридизационно образуются формы, дающие начало систематическим единицам, в образовании которых главную роль играет естественный отбор».

М. А. Розанова (1946: 49), рассматривая роль гибридогенного видообразования, отмечает: «как относительно самоопылителей мы не можем сказать, что гибридизационные процессы не играли роли в эволюции видов, так и относительно перекрестноопылителей мы не можем считать, что лишь гибридизация была движущим фактором эволюции. Можно говорить лишь о том, что у самоопылителей, по всей вероятности, меньшую роль в эволюции играют гибридизационные процессы, в то время как у перекрестноопылителей гибридизация является чрезвычайно мощным фактором эволюции видов». Однако, как справедливо отмечал К. М. Завадский (1968: 339), «гибридная форма, если она жизнеспособна, плодovита, константна и изолирована в половом отношении, является только «Видом в возможности». Развитие этой возможности (видовой формы) в действительность (природный вид) – исторический процесс, осуществляемый естественным отбором». Позднее В. Грант (1984), при определении способов видообразования выделяет эволюционные силы и поля. Гибридизация им рассматривается как одна из сил, создающая изменчивость. Таким образом, отдельные формы, гибридогенные по происхождению, как бы они четко не выделялись, нельзя отождествлять с «таксономическим видом».

Одна из групп, где традиционно указывалось на широкое распространение гибридизации – род *Salix* L. Однако еще А. К. Скворцов (1968), вслед за Бузером (Buser, 1940 и др.) и Вихура (Wichura, 1954 и др.), высказался за ограниченность гибридизации ив. Он пришел к заключению, что частота гибридов в природе и их роль в возникновении полиморфизма далеки от того, как это принято в разных литературных источниках (Wimmer, 1866; Hulten, 1928; Rechinger, 1957; Шляков, 1956, цит. по: Скворцов, 1968). А. К. Скворцов (1968: 61) отмечал: «гибридизация у ив вовсе не имеет повсеместного и массового характера и не является причиной внутривидовой изменчивости». Преувеличение роли гибридизации в роде *Salix* связано с недооценкой внутривидовой изменчивости, недостаточным знанием отдельных видов, а также выборочным коллектированием. После детального изучения рода *Salix*, А. К. Скворцов (1968) высказал ряд важных соображений

о естественной гибридизации ив: 1) не каждый вид может гибридизировать с любым другим; 2) гибридизация ограничена определенными районами и определенными условиями; 3) гибриды не преобладают над исходными видами; 4) гибридизация не имеет существенного значения в возникновении внутривидовой изменчивости; 5) гибриды чаще образуются между представителями разных секций, а не родственными видами. Приведенные положения А. К. Скворцова хорошо согласуются с взглядами Н. И. Вавилова (1920, 1931 и др.) о полиморфизме растений. Использование «закона гомологических рядов в наследственной изменчивости» (Вавилов, 1920) может значительно помочь при анализе проявлений изменчивости конкретных видов. В частности, отдельные гибриды между близкими видами очень трудно отличить от форм одного из видов без применения генетических методов.

Положения, высказанные А. К. Скворцовым (1968) относительно естественной гибридизации *Salix*, вполне применимы и к другим группам растений. Как указывают многие исследователи (Егорова, 1966, 1999; Меницкий, 1971; Еленевский, 1978 и др.) некоторые виды разных родов весьма полиморфны. Однако некоторые исследователи описывали популяции или даже отдельные формы, сильно отличающиеся от средних показателей, как новые таксоны в ранге вида, указывая, что они гибридогенного происхождения.

В этом разделе рассмотрены только некоторые вопросы, решаемые при генетическом исследовании таксонов. Наиболее перспективные направления с позиций практической систематики имеют достижения фенетики растений. Среди важнейших результатов ожидаемых от фенетики популяций являются не только определение фенофона разных таксонов, но и выделение внутри- и межпопуляционных группировок разного ранга. Кроме того, нельзя недооценивать и переоценивать роли гибридизации в образовании новых форм в таксонах разного ранга. Анализ выявленных гибридных форм несомненно может внести большой вклад при таксономическом анализе.

1.4. Структурно-функциональный подход

При анализе разнообразных проявлений внутривидовой изменчивости возникает немало сложностей. Как уже отмечалось в обзоре классификаций изменчивости, под формой изменчивости

исследователи нередко понимают разные ее стороны. При этом одно и то же проявление называют по-разному и наоборот, одним термином обозначают разные проявления изменчивости. Например, под индивидуальной изменчивостью понимают как внутрипопуляционную изменчивость, так и изменчивость одноименных структур в пределах организма. Кроме того, при анализе проявлений изменчивости нередко вкрадываются ошибки вследствие сравнения несопоставимых данных. Например, определяют размеры листьев на разных метамерах, сравнивают особи, относящиеся к разным возрастным состояниям. Нередко данные, полученные при сравнительном анализе локальных популяций, отличающихся по экологическим условиям, экстраполируются на географические популяции. В результате этого описываются новые таксоны в ранге подвида или вида. Таким образом, использование различных методов исследования и их неправильная интерпретация приводит к неверным выводам. Это связано с невнимательным отношением к внутривидовой изменчивости и неразработанностью классификации ее проявлений.

Ранее отмечалось, что изменчивость может рассматриваться на разных уровнях. Обычно выделяют 2 системных (I ранга) уровня⁹:

- 1) *популяционно-видовой*;
- 2) *организменный*.

В их пределах выделяют уровни более низкого ранга. Так, в пределах популяционно-видового уровня рассматриваются локальная популяция и географическая популяция. Организменный уровень включает орган, систему органов и другие. В зависимости от уровня организации живой системы можно выделить разные уровни изменчивости. Так, на *популяционно-видовом уровне* проявляется *внутривидовая изменчивость*, на *организменном – внутриорганизменная*. Следует отметить, что термин «внутриорганизменная» изменчивость имеет ряд недостатков и, прежде всего, сложное звучание. Однако более подходящий термин «*индивидуальная*» изменчивость уже «занят» и часто под ним понимают внутрипопуляционную изменчивость.

⁹ В данном случае рассматриваются уровни организации биологических систем, с которыми работают систематики и морфологи.

1.4.1. Внутривидовая изменчивость

Как указывалось, в пределах популяционно-видового уровня можно выделить уровни более низкого ранга и соответственно выделить разные уровни изменчивости в пределах внутривидовой изменчивости. Следует отметить, что наиболее сложной проблемой популяционной биологии является структура вида. Единого мнения о системной организации вида до последнего времени не сложилось. Существует более десятка терминов, используемых для обозначения ее подразделений (Завадский, 1961, 1968; Беклемишев, 1964; Майр, 1968, 1974; Грант, 1984, 1991 и др.).

Наиболее широко используются понятия: локальная популяция и географическая популяция. В соответствии с этим целесообразно выделять два основных *объекта*¹⁰ изучения внутривидовой изменчивости:

- 1) *локальная* – изменчивость локальных популяций – I уровень;
- 2) *географическая* – изменчивость географических популяций – II уровень.

Н. В. Тимофеев-Ресовский с соавт. (1973) под локальной популяцией понимал совокупность особей определенного вида, в течение длительного времени населяющую определенное пространство, внутри которого осуществляется в известной степени панмиксис.

Нередко, оказывается, очень сложно установить границы локальной популяции. Единая популяция может быть представлена совокупностью особей, произрастающих в овраге, окружающем его лесном массиве, а так же выходить на опушку леса¹¹. В связи с этим при изучении популяционной структуры полезно выделять отдельные совокупности особей, обладающие каким-либо общим свойством. Их предложено обозначать как «дем» (Gilmour, Gregor, 1939; Gilmour, Heslop-Harrison, 1954; Красиков, 1976 и др.). А. К. Скворцов (1971: 77) отмечает, что «смысл и оправдание терминологии «демов» авторы этой терминологии видели именно в нейтральности понятия дема, так как оно не выражает ни родства, ни систематической принадлежности». Принято выделять совокупности особей, обладающие определенной общностью: морфологической

¹⁰ Объект или уровень (ранг) изменчивости определяется в соответствии с популяционной структурой вида.

¹¹ Весьма сложную структуру имеет локальная популяция *Campanula latifolia* близ ст. Икша Савеловской ж.д. (она подробно будет рассмотрена в следующей главе).

(морфодем), химической (хемотрем), имеющие одинаковый ген (генодем) или общий набор хромосом (цитотем), обитающие в одинаковых экологических условиях (экодем) или на одном месте (топотем). Однако в ботанической литературе до сих пор термин «дем» не получил широкого распространения. Весьма интересной в этой связи выглядит иерархия (рис. 2) популяционных единиц у *Clematis fremontii* var. *riehlii*, предложенная Эриксоном (Erickson, 1945).

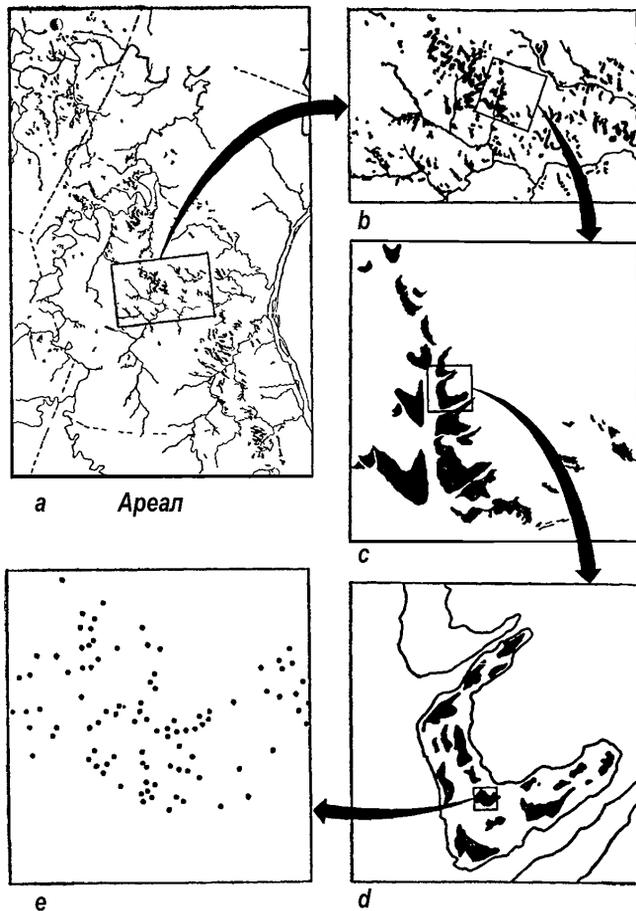


Рис.2. Иерархия популяционных единиц у *Clematis fremontii* var. *riehlii* (по Erickson, 1945): *a* – географический ареал ($S = 1129 \text{ км}^2$), *b* – фрагмент ареала, *c* – группа полей с выходом известняков, *d* – поляна с общими контурами локуса, *e* – популяционный локус (скопление отдельных особей)

Географическая популяция, прежде всего, отличается территориально большими размерами. Однако главное отличие между географическими популяциями заключается в наличии качественных и существенных количественных различий между популяциями одного вида по одному или нескольким признакам. А. К. Скворцов (1971) назвал такую внутривидовую категорию – «мегапопуляция».

Систематики в своей практической деятельности, при наличии различий между отдельными географическими популяциями, должны решить очень важный вопрос о их таксономическом ранге. Согласно «Международному кодексу ботанической номенклатуры...», к второстепенным по рангу таксонам ниже вида относятся разновидность (*varietas*) и форма (*forma*). Кроме того, возможно присоединение префикса (*sub*) к главным и второстепенным по рангу таксонам для образования большего числа таксонов (подвид – *subspecies*; подразновидность – *subvarietas*; подформа – *subforma*). В последнее время в таксономических построениях систематики в основном используют категорию – подвид, остальные перечисленные таксоны (разновидность, форма) используются крайне редко, т.к. нет единой точки зрения на их использование.

А. Г. Еленевский (1969: 177) отмечал, что «подвид – самая низшая единица классификации из тех единиц, с которыми обязан считаться систематик». Это, прежде всего, связано с четким его пониманием, благодаря С. И. Коржинскому (1892), который подвид рассматривал как географическую расу.

В пределах популяций разного ранга предложено выделять 2 категории изменчивости:

- 1) *внутрипопуляционная изменчивость*;
- 2) *межпопуляционная изменчивость*.

Категории показывают выход за пределы конкретных единиц и охватывает другие единицы того же уровня. Если уровень изменчивости связан с популяционной структурой вида и представляет собой как бы вертикальную составляющую изменчивости, то горизонтальную составляющую характеризует категория изменчивости. Исследование закономерностей изменчивости категорий (в зависимости от целей исследования) можно проводить на всех уровнях, т.е. в пределах каждой единицы можно анализировать внутрипопуляционную изменчивость, а также проводить сравнение между популяциями одного

ранга. Сравнение популяций разного ранга нередко дает исследователю ложную картину и, в частности, может привести автора к неоправданному выделению таксонов разного ранга.

Таким, образом, внутривидовая изменчивость проявляется на уровне локальной или географической популяции¹².



При изучении изменчивости на внутривидовом уровне можно установить ряд важных закономерностей варьирования признаков (например, в зависимости от погодных условий), а также определить степень влияния на них экологических условий. Наиболее значимые закономерности внутривидовой изменчивости могут быть получены при длительных наблюдениях и детальном анализе полученных данных. Как показывают многочисленные исследования, на внутривидовом уровне признаки нередко варьируют весьма существенно.

Для определения степени внутривидовой изменчивости количественных признаков часто используют коэффициент вариации, который «характеризует определенную реальность, вскрываемую достаточно простыми математическими приемами» (Берляд-Кожевников, 1975: 44). Впервые коэффициент вариации применил К. Пирсон (Pearson, 1896) для характеристики вариабельности признаков. С. А. Мамаев (1973: 252–253) указывает, что «целесообразно величину коэффициента вариации отождествлять с амплитудой изменчивости признаков, поскольку он наиболее полно, по сравнению с другими показателями, отображает относительную степень колебаний их значений». Коэффициент вариации, как отмечает Л. А. Животовский (1991: 209) «предпочтительнее среднего отклонения как меры вариабельности признака в тех случаях, когда наблюдается эффект шкалы – увеличение стандар-

¹² В качестве единицы (уровня) для анализа могут быть популяции разного ранга, в том числе экодемы.

тного отклонения с ростом среднего значения». На основании изучения большого экспериментального материала С. А. Мамаев (1973) предложил шкалу степени изменчивости признаков. Однако сам С. А. Мамаев (1973) использовал термин «уровень изменчивости».

Степень изменчивости (по С.А. Мамаеву, 1973)

Очень низкая	$C \leq 7\%$
Низкая	$C = 8-12\%$
Средняя	$C = 13-20\%$
Повышенная	$C = 21-30\%$
Высокая	$C = 31-40\%$
Очень высокая	$C \geq 40\%$

На основании анализа обширного фактического материала по древесным (хвойным) растениям С. А. Мамаев (1973) отмечает, что значения коэффициента вариации зависят от размерности признака: линейные признаки характеризуются наименьшими величинами, несколько большими – весовые, и самые большие – меристические. Так, по наблюдениям автора, коэффициент вариации веса примерно в 2–2,5 раза больше, по сравнению с коэффициентом вариации длины. Функциональные признаки отличаются повышенным уровнем изменчивости, при этом С. А. Мамаев (1973) отмечает увеличение амплитуды варьирования в благоприятных условиях; качественные признаки варьируют неодинаково, и общих закономерностей автору выявить не удалось.

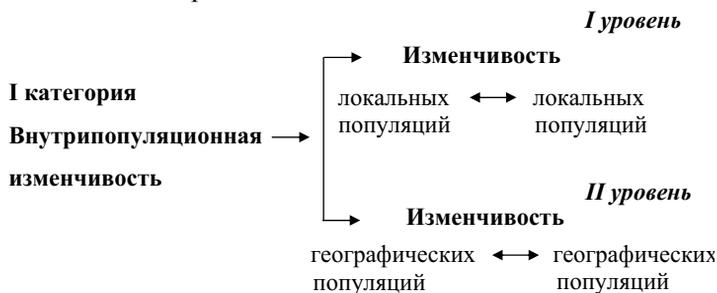
Генеративные органы традиционно рассматривают как наиболее стабильные по сравнению с вегетативными, и им обычно придают больший вес в систематических построениях. Однако, как показывают многочисленные исследования (Станкевич, 1964; Папанова, 1985; Grawford, Jones, 1988; Lee, Primack, 1989 и др.), признаки цветков и плодов также могут быть весьма изменчивы. В частности, в работах Г. И. Таршица (1980, 1986) обобщены материалы по изменчивости цветков у 30 видов растений Среднего Урала. Так, у *Trollius europaeus* L. в пределах одной популяции 2,5% цветков имели 7 листочков околоцветника, 6,2% – 8; 6,2% – 9; 37% – 10; 30% – 11; 11% – 12; 5% – 13; 1% – 17. Автором показано, что у *Potentilla erecta* (L.) Rausch. наряду с 4-членным венчиком, встречаются цветки с 5 – 6 лепестками. На основе анализа полученного

материала Г. И. Таршис делает заключение о большей вариабельности счетных признаков, по сравнению с мерными.

Весьма пластичны подземные органы (Голубев, 1962; Таршис, 1975, 1980 и др.; Рысин, Рысина, 1987 и др.). Г. И. Таршис (1975, 1980) констатировала изменчивость у 15% из 100 изученных видов. Так, у *Sanguisorba officinalis* L. в пределах одной популяции 26% особей были стержнекорневыми, а 74% – корневищными, в других популяциях отмечены также корнеклубневые формы.

В ходе изучения особенностей строения *Limosella aquatica* L. М. В. Марков с соавт. (2001) показали, что в пределах одной популяции можно выделить две категории особей: 1) столонообразующие и 2) не образующие столонов. В природных популяциях *Bidens cernua* L. и *B. tripartita* L. М. В. Марков и Н. М. Ключникова (1995) выделили 4 основных архитектурных типа по наличию и числу побегов второго порядка и их пространственному размещению.

Межпопуляционная изменчивость отражает изменчивость между популяциями одного ранга.



При решении конкретных задач (в частности, таксономических) исследователи сравнивают отдельные популяции. Важно правильно оценить ранг популяции и проводить сравнение между популяциями одного ранга, иначе выводы могут не отражать истинного положения закономерностей изменчивости внутри вида. Ошибки в определении ранга популяции, как уже было отмечено ранее, иногда приводят к выделению отдельных локальных популяций в качестве самостоятельных таксонов. При проведении таксономического анализа особое внимание исследователи обращают на сходство и различия между отдельными географическими популяциями (Егорова, 1966; Скворцов, 1968; Еленевский,

1969, 1978 и др.; Меницкий, 1971 и др.). На его основе делаются выводы о таксономическом ранге популяций. Приведем несколько примеров изучения межпопуляционной изменчивости. На основании изучения внутривидовой изменчивости *Ranunculus polyanthemos* L. и близких видов А. Г. Еленевский и Т. Г. Дервиз-Соколова (1984) показали, что растения весьма существенно различаются не только по вегетативным признакам, но и по таксономически значимому – носику орешка. Авторы, на основе полученных данных, выделили полувиды, подвиды и экотипически различающиеся популяции. М. Л. Орленко (1989), при исследовании изменчивости 9 признаков генеративных органов (длина чашечки, соотношение трубки и длины зубцов и др.) у двух видов *Glechoma* L. (*G. hederacea* L. и *G. hirsuta*) с применением факторного анализа, пришла к выводу, что *G. hirsuta* представляет собой экотип *G. hederacea*. Высокий уровень изменчивости отмечен у *Festuca woronovii* Hack. (Грищенко, Глотов, Животовский, 1984). При анализе изменчивости 9 признаков генеративных и вегетативных побегов в 7 природных популяциях авторы констатировали, что уровень межпопуляционной изменчивости значительно превышает внутривидовой. В окрестностях Новосибирска в березняке высота побегов *Agrimonia pilosa* Ledeb. в 2 раза больше по сравнению со смешанным лесом (Мастинская, 1983). В тоже время в пределах одной популяции высота растений варьирует слабо. Р. И. Ташмухамедова (1977) отмечает, что семена *Glycyrrhiza glabra* L. из разных популяций заметно варьируют по форме семян (от почти округлой до клиновидной) и по их окраске (от зеленовато-серой до коричневой). Масса семян 7 видов семейства *Umbelliferae* может изменяться от 3 до 16 раз в зависимости от происхождения (Hendrix, I-Fang Sun, 1989).

Весьма интересные результаты получены Ю. К. Виноградовой (2005) при изучении изменчивости интродуцированных популяций двух американских видов *Ribes aureum* и *R. odoratum* на территории Европейской России, а также интродукционной популяции из семян различного происхождения на опытном участке ГБС. Полученные данные указывают на высокий уровень внутри- и межпопуляционной изменчивости и невозможности использования изученных морфологических признаков в качестве диагностических, в том числе традиционно рассматриваемых как таксономически значимые. Ю. К. Виноградова считает выделение второго вида сомнительным.

Следует отметить, что иногда наблюдаемые различия между особями в популяциях могут быть следствием межвидовой гибридизации. Гибридная изменчивость – особый вариант, характерный только для надвидового уровня. Она проявляется на отдельных территориях, где возможна гибридизация между видами. Можно привести немало примеров гибридной изменчивости. Ее проявления подробно рассматривается в работах М.Г. Попова (1927, 1929 и др.), А. К. Скворцова (1968) и др.

При анализе разнообразных проявлений внутривидовой изменчивости обычно выделяют разные формы изменчивости. Формы, в отличие от категорий и уровней, не находятся в иерархической системе координат. Их выделение следует проводить в зависимости от факторов (внутренних и внешних), влияющих на растения. Таким образом, формы изменчивости можно рассматривать вне зависимости от категорий и уровней изменчивости. В то же время, они насыщают конкретным содержанием каждый из иерархических типов изменчивости. Целесообразно выделять следующие формы изменчивости:

- 1) экологическая;
- 2) возрастная;
- 3) сезонная;
- 4) флуктуирующая;
- 5) половая;
- 6) посттравматическая.

Экологическая изменчивость отражает воздействие на растения в популяции различных экологических факторов (свет, влажность, механический и химический состав почвы и др.). Некоторая дискретность проявления факторов среды определяет проявления изменчивости на популяционном уровне.

Наибольшее число работ по внутривидовой изменчивости растений посвящено влиянию экологических условий. Можно привести множество примеров проявления экологической изменчивости. Так, у *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (Рысин, Рысина, 1987) в сосняке зеленомошнике (рис. 3) образуются длинные корневища (15–25 см длины, около 1 см в диаметре), а на открытых пространствах – более короткие и толстые (до 5–6 см длины, 2–4 см в диаметре). У *Inula helenium* L. на сероземе формируется стержневая корневая система, а на крупнощепнистой – корневая система располагается горизонтально, воз-

никают корневые отпрыски (Байтулин и др., 1988). Для *Heracleum dissectum* отмечено изменение размеров и массы плодов в зависимости от положения популяции относительно высоты над уровнем моря (Ткаченко, 1984).

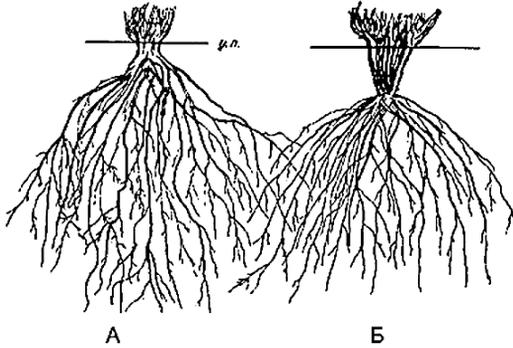


Рис. 3. *Pulsatilla patens*: А – на вырубке и Б – сосняке редкотравно-зеленомошном (по Рысин, Рысина, 1987).

Ряд признаков значительно изменяется при выращивании растений в питомнике. Так, размеры и масса семян *Thermopsis lanceolata* в 17 природных местообитаниях были значительно меньше, по сравнению с аналогичными показателями, полученными при выращивании растений в Московской области (Мельникова, 1977). Эколого-фитоценоотические условия могут весьма существенно влиять на покой и всхожесть семян, темпы развития зародыша и динамику появления всходов (Левина и др., 1973; Дронова, 1980; Vickery, 1983; Wulff, 1988; Тихонова, Виктор, 2004 и др.).

В жизни популяции происходят различные преобразования, связанные с всевозможными изменениями во времени. Целесообразно выделять три подформы временной (в широком смысле) изменчивости: возрастная, сезонная и флюктуирующая. Популяции – динамические системы. Изучению динамики популяций растений посвящено немало работ (Динамика..., 1985; Марков, 1986, 1989 и др.). Так, О. В. Смирнова (1987) показала асинхронность развития во времени и пространстве различных локусов дубравного широколиственного леса.

Возрастная изменчивость может проявляться в разнице возрастных спектров популяций, в поливариантности онтогенеза. Л. А. Жукова

(1986, 1988 и др.) выделяет 5 типов поливариантности онтогенеза: размерный, морфологический, способов размножения, ритмологический и динамический. Приведем несколько примеров возрастной изменчивости. У потомства *Silene latifolia* из 14 популяций в культуре выявлены 2 группы растений: одни зацвели на первый год, другие – на второй год жизни (Frick, Cavers, 1989). При этом обе формы были представлены в каждой популяции, но в разных соотношениях. Весьма интересные закономерности выявлены при изучении потомства 24 популяций монокарпика *Verbascum thapsus* (Reinartz, 1984). Растения, выращенные из семян южных популяций (Техас, Джорджия), зацвели на первом году жизни, а из северных (юг Канады) – только на втором – третьем. В данном случае наблюдается зависимость темпов развития растений от эколого-фитоценологических условий, т.е. наблюдается проявление возрастной и экологической форм изменчивости.

Сезонная форма связана с определенной цикличностью развития, что особенно ярко проявляется в сезонном климате. Так, Н. И. Шорина (1985) показала, что сезонная динамика плотности и возрастной структуры популяций *Oxalis acetosella* L. связана с ежегодным волнообразным пополнением как семенным, так и вегетативным путем, а также с сезонной ритмичностью массовой гибели растений.

Сезонную форму легко выявить при перенесении растений в культуру. Это позволяет выявить гетерогенность популяций и степень наследственности тех или иных признаков. Амплитуду изменчивости позволяют выявить разные сроки посева семян, их яровизации, изменение длины дня и площади питания, а также резкая смена географии места культивирования (Синская, 1948, 1963; Агаев, 1978).

И. И. Шмальгаузен (1968) отмечал, что флюктуирующая изменчивость возникает в результате случайных и кратковременных изменений факторов внешней среды. Под флюктуирующей формой (от лат. «fluctuatio» – колебание) следует понимать отдельные изменения в результате влияния аномально меняющихся факторов среды, например, погодных условий (вегетационного сезона, условий перезимовки). К этой же форме следует, по-видимому, относить отдельные случаи, связанные с перерывами в цветении. В этом отношении интересные данные получены Г. И. Идрисовой (1999) по состоянию природных популяций *Fritillaria meleagroides* Patrin. ex Schult. et Schult. fil. В частности, как показывают наблюдения автора, в разные годы численность

цветущих особей в одной популяции может сильно различаться. Перерывы в цветении указываются и для других видов. В частности, А. М. Былова в одном из устных докладов отмечала подобные флуктуации в роде *Rumex* L.

И. В. Татаренко (1996) отмечает, что генеративные особи *Oreorchis patens* имеют регулярные перерывы в цветении (генеративная почка остается спящей) и по характеристике надземной сферы могут быть отнесены к категории взрослых вегетативных растений (рис. 4). Так, по наблюдениям автора, на постоянной площадке заповедника «Кедровая Падь» (Приморский край) ни одно растение, образовавшее плоды в 1994 г., в 1995 г. не цвело. Таким образом, преобладание в возрастном спектре популяций *Oreorchis patens* взрослых вегетативных особей И. В. Татаренко объясняет перерывами в цветении.

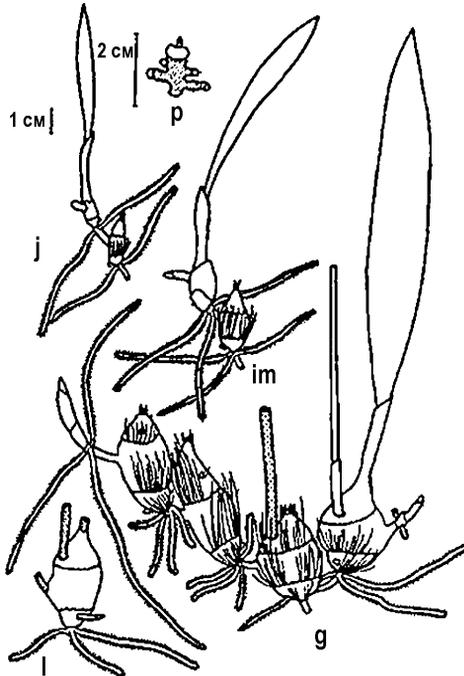


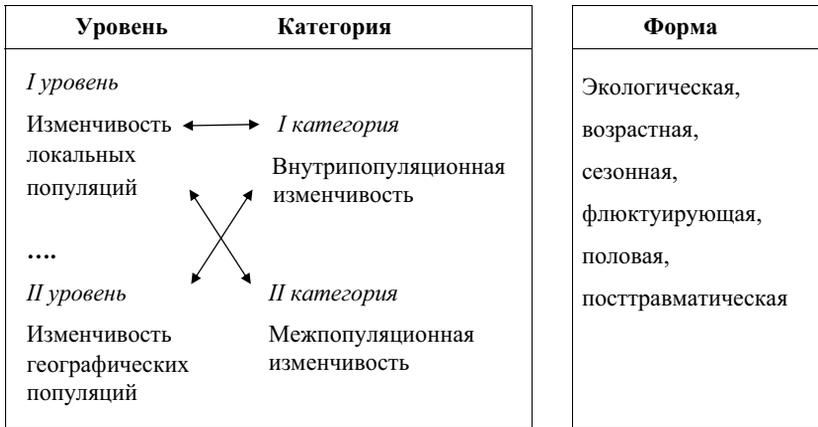
Рис. 4. Особи разных возрастных состояний *Oreorchis patens*. Возрастные состояния: р – протокорм, j – ювенильное, im – имматурное, g – генеративное, l – особь, находящаяся в стадии вторичного покоя (по И. В. Татаренко, 1996)

Половая изменчивость обусловлена, прежде всего, наличием в популяции двудомных организмов. Так, разные популяции могут отличаться между собой процентным отношением разнополых особей. Это влияет как на развитие популяции, темпы ее размножения, так и на биометрические показатели. Так, у *Dianthus uralensis* Korsh. размеры и масса семян растений женской формы достоверно больше по сравнению с обоеполой формой (Томилова, Таршис, 1981). В. Н. Годин (2005а, 2005б, 2005в) отмечает, что по особенностям структуры цветка и половому спектру у *Pentaphylloides fruticosus* (L.) O. Schwarz на Алтае выделяются моно- и гетероморфные популяции. В работе выделен ряд уменьшения внутривидовой изменчивости признаков околоцветника: женские – обоеполые (гетероморфные ценопопуляции) – мужские – обоеполые (моморфные ценопопуляции). В результате разностороннего анализа автор делает вывод, что «каждая половая форма по-разному специализирована к условиям роста и развития, что отражается на общей и согласованной изменчивости и приводит к варьированию полового спектра ценопопуляции в различных эколого-фитоценологических условиях» (Годин, 2005: 873). Полученные результаты вполне согласуются с гипотезой «экологических ниш» С. Н. Шереметьева (1983), утверждающей о преимуществе полового полиморфизма, связанного с уменьшением внутривидовой конкуренции и повышением уровня приспособленности вида в результате размещения половых форм по разным экологическим нишам.

К посттравматической изменчивости следует относить случаи, связанные со всевозможными нарушениями местообитаний и их воздействием на отдельные растения в популяции. Например, развитие растений после покоса, повреждение отдельных растений травоядными животными, насекомыми или в результате их сбора на букеты. Растения после удаления части побеговой системы развиваются по-разному. У большинства видов наблюдается интенсивное ветвление, формируются вегетативные и генеративные органы, существенно отличающиеся от обычных побегов.

Таким образом, при анализе внутривидовой изменчивости целесообразно выделять уровни, категории и формы изменчивости.

Внутривидовая изменчивость



1.4.2. Внутриорганизменная изменчивость

Разнообразные проявления вариабельности одноименных структур в пределах одной особи обычно в работах называют индивидуальной или эндогенной изменчивостью. В данном случае ссылка некоторых авторов (Мишуров, 1984; Беляева, 1988; Мамаев, Попов, 1989) на С. А. Мамаева (1973), который выделял «эндогенную» изменчивость как форму, не совсем корректна, т.к. автор относил эту форму к типу «Внутри организма». В работах В. П. Викторова (2005 и др.) изменчивость на организменном уровне рассматривается как *внутриорганизменная изменчивость*. Следует отметить, что нередко исследователи, по-видимому, вообще не учитывают внутриорганизменную изменчивость, что приводит к переоценке амплитуды внутривидовой изменчивости. Как показывают наблюдения, разнообразные проявления внутриорганизменной изменчивости важно четко различать особенно при проведении таксономического анализа.

Как уже указывалось, в пределах организменного уровня можно выделять уровни более низкого ранга: орган, система органов, партикула (парцелла) и др. У растений выделяют два основных вегетативных органа: корень и побег, а также генеративные органы: цветок, плод. Семя – особое образование и может рассматриваться

по-разному в зависимости от конкретных ситуаций. Предложено выделять три уровня:

- 1) орган – изменчивость побегов (одноосных), корней, цветков, плодов, семян;
- 2) система органов – изменчивость побеговых и корневых систем, соцветий, соплодий;
- 3) партикула – изменчивость партикул.

Одна из особенностей большинства растений – модульность их строения (Мазуренко, Хохряков, 1977; Шафранова, 1980 и др.; Шафранова, Гатцук, 1994; Савиных, 2000 и др.). Под модулем обычно понимают единицу строения организма. Модульная организация проявляется на нескольких уровнях. В зависимости от сложности побеговой системы цветковых растений можно выделить следующие уровни: метамер, одноосный побег, монокарпический побег и др. Таким образом, наряду с 3 уровнями внутриорганизменной изменчивости для побеговых систем целесообразно выделять дополнительные уровни:

- 1) метамер – изменчивость метамеров;
- 2) элементарный побег – изменчивость элементарных побегов;
- 3) годичный побег – изменчивость годичных побегов;
- 4) монокарпический побег – изменчивость монокарпических побегов.

Они помогают наиболее объективно оценить разнообразные проявления изменчивости. Следует отметить, что для разных жизненных форм возможно выделение и других уровней разного ранга.

Сложные закономерности проявления внутриорганизменной изменчивости выявлены у ряда древесных растений (Мамаев, 1973; Махнев, 1981; Беяева, 1986, 1988 и др.). Полученные результаты свидетельствуют о высокой амплитуде изменчивости разных признаков и необходимости их учета в таксономии.

Работ, посвященных изучению внутриорганизменной изменчивости у травянистых растений, очень мало (Hague, 1883; Победимова, 1929; Ткаченко, 1984; Викторов, Халипова, 2002 и др.). Так, Hague (1983) показал высокую степень изменчивости листьев (длины и ширины листа, числа зубчиков, числа жилок и расстояния между ними) в пределах одной особи у 3 видов *Salvia*. Г.И. Таршис и Л.И. Томилина (1982) отмечает наличие «эндогенной» измен-

чивости у *Dianthus wersicolor* и *Centaurea cyanus*. Так, у *Dianthus wersicolor* отмечено наличие цветков с 4 и 5 лепестками на разных побегах (рис. 5), а у *Centaurea cyanus* (рис. 6) выявлены различные формы венчика в зависимости от его длины и диаметра, а также размеров зубцов. Отмечено, что у *Hierochloe steporum* P. Smirn. в верхней части соцветия формируются более мелкие семена (Шохина, 1971).

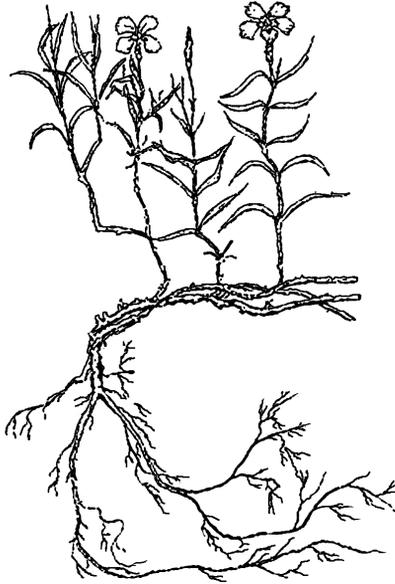


Рис. 5. *Dianthus wersicolor* (по: Г. И. Таршис и Л. И. Томилова, 1982)

По-видимому, к внутриорганизменной изменчивости можно отнести разнообразные проявления гетерокарпии (Левина, 1967 и др.); околоплодник развивается из завязи цветка материнского растения (рис. 7). Однако гетероспермия, по-видимому, представляет собой проявление внутривидовой изменчивости (семя – латентный период в жизни растения; зародыш, как и эндосперм, несет информацию, как правило, от разных особей, а семенная кожура и перисперм – от материнского растения).

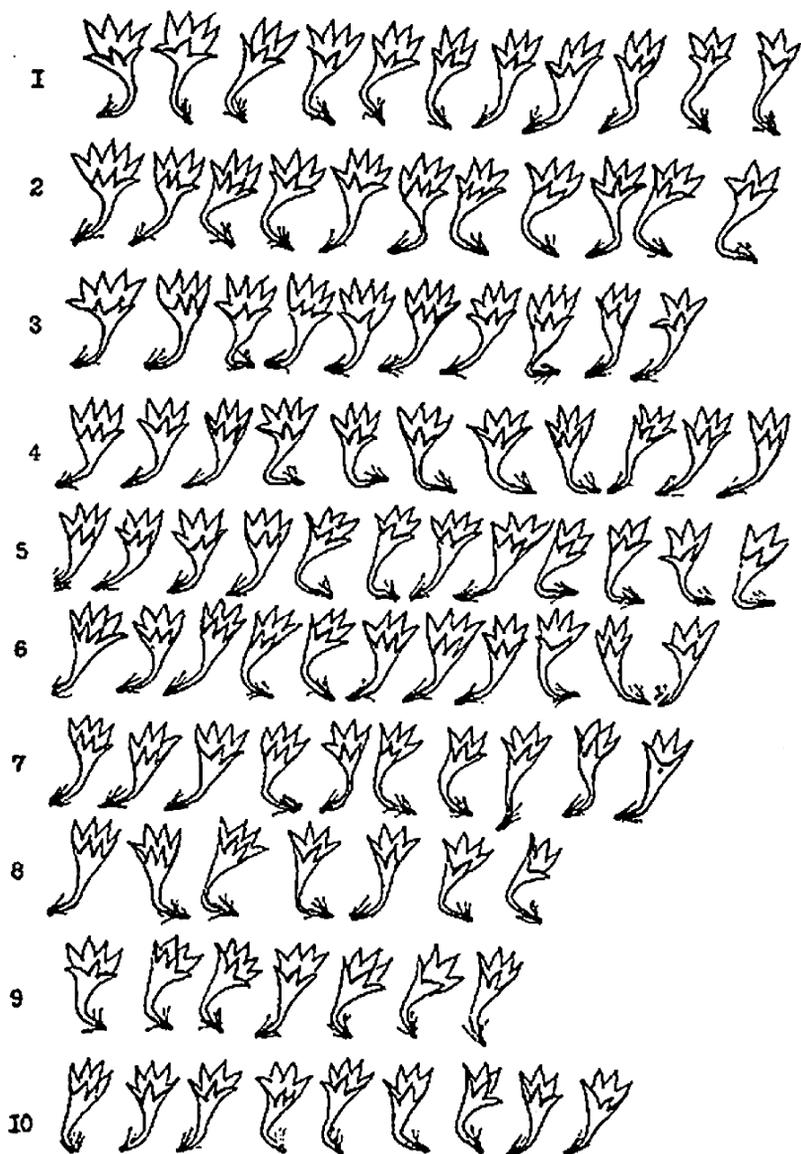


Рис. 6. *Centaurea cyanus* (по: Г. И. Таршис и Л. И. Томилова, 1982)

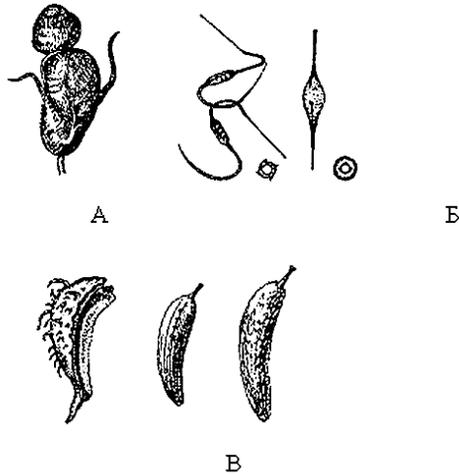
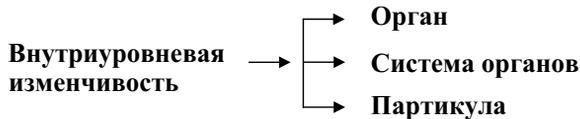


Рис. 7. Гетерокарпия (по Р.Е. Левиной, 1987): А – гетероартрокарпия *Hedysarum gmelinii*, Б – разнотипные плоды *Spirorhynchus sabulosus*, В – краевая, центральная и переходная семянки *Acanthocephalus benthamianus*

При анализе внутриорганизменной изменчивости по аналогии с внутривидовой целесообразно выделять 2 категории:

- 1) внутриуровневая (внутримодульная) изменчивость;
- 2) межуровневая (межмодульная) изменчивость.



Дополнительные уровни не вошли в эту схему, чтобы излишне не усложнять ее. Можно рассматривать изменчивость одноименных структур в пределах элементарного, годичного, монокарпического побегов и др.

В пределах годичного¹³ побега по одновершинной кривой обычно изменяются размеры листьев, почек, междоузлий. Нередко наблюдаются более сложные закономерности при появлении гетерофиллии у растений (*Ranunculus cassubicus* L., *Sagittaria sagittifolia* L. (рис. 8) и др.).

¹³ У растений сезонного климата годичный побег соответствует элементарному.

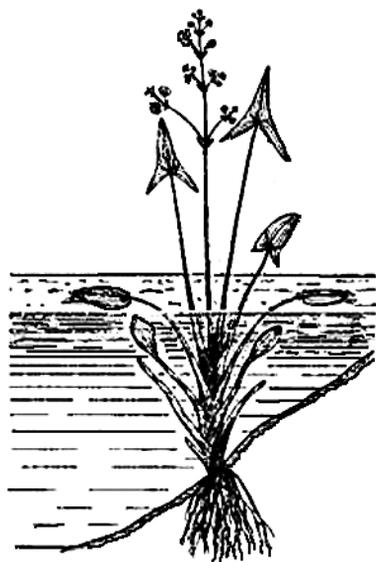


Рис. 8. Гетерофиллия *Sagittaria sagittifolia*

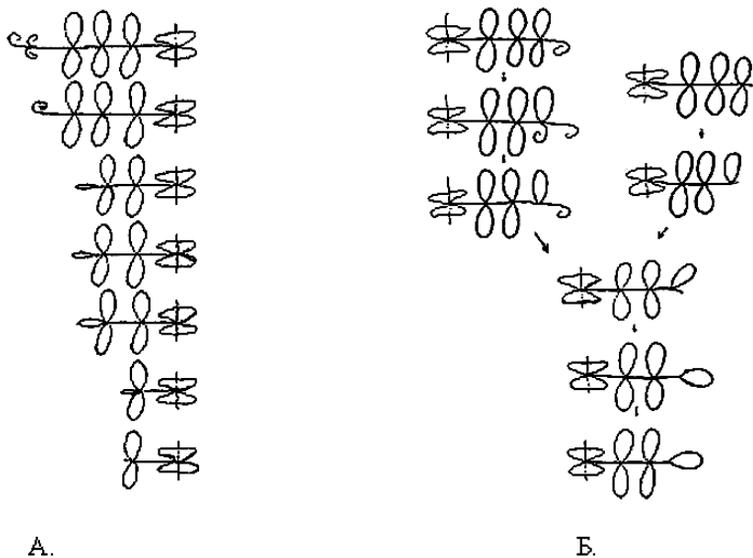
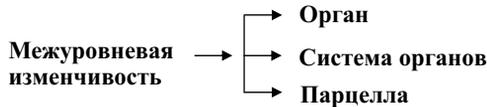


Рис. 9. Формирование первично-непарноперистых (А) и -ложно-непарноперистых (Б) листьев *Lathyrus davidii*

Проявления гетерофиллии весьма разнообразны. Так, сложные листья у *Lathyrus davidii* Hance в нижней части побега заканчиваются мягким выростом; выше их сменяют листья с усиком; у самых верхних – усик вновь может отсутствовать и некоторые листья имеют вид непарноперистых. Анализ таких листьев показал, что один листочек верхней пары не развивается, а другой занимает верхушечное положение на рахисе, являясь как бы его продолжением. У основания этого листочка можно обнаружить смещенную в сторону верхушку главной листовой оси. Такие листья можно назвать ложно-непарноперистыми (Гуленкова, Викторов, 1990), или вторично-непарноперистыми. Наряду с ними отмечены первично-непарноперистые листья (рис. 9).

Анализ межуровневой (межмодульной) изменчивости уровней необходимо проводить при сравнении одноименных структур. Например, годичные побеги одной особи часто характеризуются разными показателями, например, длиной, числом метамеров и т.д. Проследить подобные различия удобнее у каудексных или короткокорневищных (моноцентрических) растений. У длиннокорневищных (явно полицентрических) растений побеги находятся на значительном расстоянии и трудно (без выкопки) отделить их от побегов рядом расположенных растений.



Дополнительные уровни также не включили в эту схему, чтобы излишне не усложнять ее. По аналогии можно рассматривать изменчивость элементарных, годичных, монокарпических и др. побегов.

Весьма интересные закономерности проявления межмодульной изменчивости можно пронаблюдать у *Lysimachia vulgaris* L. Так, в пределах одной особи встречаются побеги с разным листорасположением: супротивным и мутовчатым, т.е. от узла могут отходить 2, 3 или 4 листа. Кроме того, нами отмечены отдельные побеги с различным числом листьев (1–4), отходящих от узла. Таким образом, у *Lysimachia vulgaris* наблюдается межмодульная изменчивость не только на уровне монокарпического побега, но и метамера.

Внутриорганизменную изменчивость можно также охарактеризовать упомянутыми для внутривидовой изменчивости формами (они также не носят уровня подчинения):

- 1) экологическая;
- 2) возрастная;
- 3) сезонная;
- 4) флюктуирующая;
- 5) половая;
- 6) посттравматическая

Экологическая форма проявляется более четко у растений с большим числом одноименных органов (деревьев, кустарников). У травянистых растений данная форма проявляется менее четко. В. Г. Заленский в работе «Материалы к количественной анатомии листьев» (1904) указывает на различия в анатомической структуре листьев, расположенных на разных узлах побега. Он исследовал свыше 40 видов растений (*Ranunculus polyanthemus* L., *Dactylis glomerata* L., *Polygonum fagopyrum* и др.). У всех видов при переходе от нижних листьев к верхним усиливается жилкование и увеличивается число устьиц на единицу поверхности листа, уменьшаются размеры эпидермальных клеток, диаметр клеток палисадного мезофилла и степень развития межклетников. Таким образом, различия анатомической структуры от основания до верхушки побега направлены на усиление ксероморфности структуры. Утверждение о том, что чем выше лист, тем его структура ксероморфнее, а жизнедеятельность интенсивнее, рассматриваются как проявление закона В. Г. Заленского. Следует отметить, что И. Г. Серебряков (1952) рассматривал гетерофиллию побега как одно из проявлений влияния экологических условий.

В жизни каждого организма, как и популяции, начиная от зарождения до смерти, происходят преобразования, связанные с изменениями его строения и функционирования. Каждая особь проходит 4 периода и несколько возрастных состояний (Работнов, 1950; Уранов, 1975 и др.). Каждый период и возрастное состояние характеризуются рядом особенностей в строении вегетативных и генеративных органов (рис. 10). В зависимости от экологических условий длительность периодов и фаз может быть различной. В условиях культуры длительность онтогенеза обычно заметно сокращается. Установлено, что жизненная форма растения в процессе жизни меняется (Рысина, 1973; Гуленкова, 1977 и др.; Гуленкова, Викторов, 1990; Нухимовский, 1997 и др.). В разные периоды онтогенеза изменяются размеры вегетативных (например, размеры и форма листьев) и генеративных (например, размеры цветков) органов.

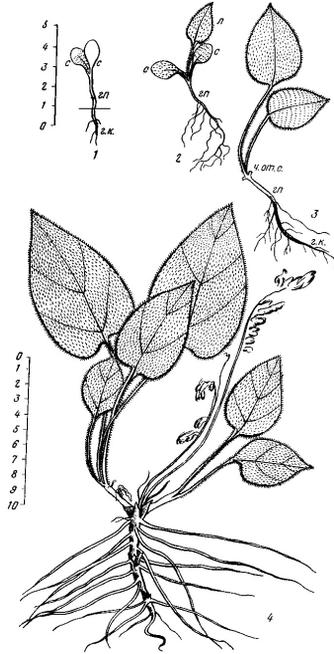


Рис. 10. *Pulmonaria obscura*. Разные возрастные состояния (по Рысиной, 1973)

В многочисленных исследованиях отмечены изменения анатомической структуры листьев и узлов стебля (Зубкова, 1975; Гуленкова, 1996 и др.). Так, на рис. 11 показано разнообразие строения черешка *Lathyrus davidii* (Гуленкова, Викторов, 1994).

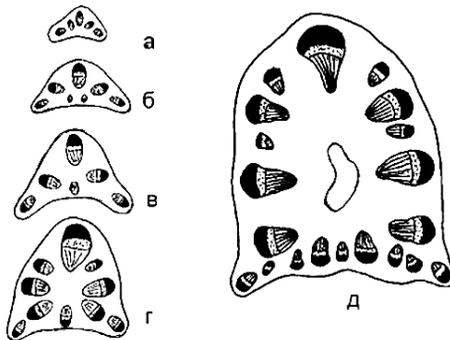


Рис. 11. Строение черешка разных возрастных состояний (а – д) *Lathyrus davidii*

У многолетних растений наряду с проявлениями возрастной формы следует учитывать сезонную форму, связанную с цикличностью развития. У однолетних растений весьма интересные закономерности получены при изучении яровых и озимых форм (Синская, 1959 и др.). В пределах одного цветка у *Stellaria media* (L.) Vill. число тычинок может варьировать от 8 – 9 в начале цветения до 1 – 3 в конце, у некоторых цветков тычинок вообще не было, однако, число тычинок считается таксономически значимым признаком для данного вида (Победимова, 1929).

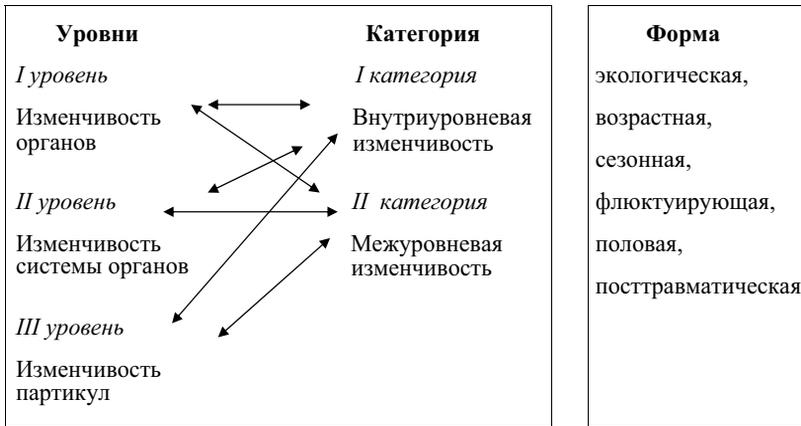
Под флюктуирующей формой следует понимать отдельные изменения вследствие влияния на растения меняющихся факторов среды (например, формирование ивановых побегов у дуба).

Половая форма проявляется в наличии на организменном уровне цветков разных типов: обоеполых, однополых (мужских и женских), а иногда и всех трех. Так, у некоторых видов *Salvia* L. обоеполые цветки крупнее женских. К этой же форме относятся отдельные случаи, связанные с клейстогамией (*Viola mirabilis* L., *Oxalis acetosella* L. и др.). Кроме отличий в размерах и строении цветков, различия могут затрагивать и часть побеговой системы, в первую очередь соцветие.

Посттравматическую изменчивость можно проследить и на организменном уровне, например, при повреждении отдельных побегов травоядными животными, в том числе различными вредителями. Побеги обычно развиваются иначе, существенно отличаясь от обычных. У травянистых растений часто изменяется внешний вид растения. Обычно наблюдается интенсивное ветвление побега, нередко наблюдается вторичное цветение. Размеры, форма листьев и цветков могут также претерпевать изменения. На особенности строения разных частей растения весьма существенное влияние могут оказывать различные вредители (например, галлицы, вызывающие разрастание тканей).

Таким образом, основные 3 параметра классификации внутривидовой изменчивости: уровни, категории и формы, выделенные для внутривидовой изменчивости, в целом, могут быть применимы и к внутриорганизменной изменчивости. Однако для внутриорганизменной изменчивости целесообразно выделять некоторые дополнительные уровни; они могут различаться у растений разных жизненных форм.

Внутриорганизменная изменчивость



При изучении закономерностей изменчивости анализируют признаки. Огромное разнообразие признаков, отражающих изменчивость организма, обычно делят на две большие группы: качественные и количественные (Животовский, 1973; Животовский, Глотов, 1976 и др.).

Качественные признаки (окраска семян, форма цветка и др.) обычно более устойчивы. Однако нередко они могут быть связаны и с эколого-фитоценотическими условиями, например, интенсивность окраски побега зависит от интенсивности освещения. Кроме того, они могут существенно меняться в течение определенного отрезка времени. Так, например, заметно меняются размеры, форма и цвет плода при созревании.

К количественным признакам Л. А. Животовский (1984: 46) относил признаки «степень выраженности которых можно неформально характеризовать числом». Их принято делить на две группы¹⁴: линейные (например, длина листа, диаметр венчика) и меристические (или счетные, например, число цветков в соцветии, число узлов на удлинённой части побега). Согласно современным представлениям, наследование количественных признаков связано с расщеплением полиморфной части локусов, полигенными локусами (Thompson, Thoday, 1974; Глотов, 1983б и др.). Таким образом, гены, контролирующие отдельный признак, могут быть расположены в нескольких локусах (Мазер, Джинкс,

¹⁴ Нередко выделяют еще весовые признаки, однако, они так же, как и линейные, изменяются непрерывно.

1985 и др.). Так, Стьюдент (Student, 1934) показал, что за содержание в *Zea mays* масла могут отвечать, по крайней мере, 20 локусов и предположил, что их, по-видимому, еще больше. Как уже упоминалось, С. А. Мамаев (1973) показал, что значения коэффициента вариации зависят от размерности признака: линейные признаки характеризуются наименьшими величинами, несколько большими – весовые, и самыми большими – меристические. К такому же выводу пришла Г. И. Таршис (1980, 1985, 1986) в результате исследования изменчивости цветков у 30 видов растений Среднего Урала. Однако при изучении изменчивости анатомо-морфологических признаков листьев у *Nymphaea* L. и *Nuphar* Smith. Е. С. Васфилова и Ю. И. Евстратов (1985) показали, что счетные признаки более изменчивы, чем мерные (линейные).

Качественные и количественные признаки часто могут быть тесно взаимосвязаны. Например, при оценке опушенности органа качественный признак «густоопушенность» можно выразить конкретным количественным признаком – числом волосков на единицу площади. Кроме того, при таксономическом анализе часто проводят кодирование степени опушенности с помощью целых чисел (1, 2, 3).

Признаки также делят на структурные и функциональные. Структурные признаки характеризуют морфологические и анатомические особенности растений (длина побега, число плодов, толщина эпидермиса листа и др.). Функциональные признаки определяют физиологические, биохимические, биофизические характеристики растения и его отдельных частей (интенсивность фотосинтеза и дыхания, всхожесть и покой семян и др.). Однако само разделение признаков на структурные и функциональные нередко бывает весьма условно, т.к. они часто тесно связаны между собой. Например, экзогенный покой семян, прежде всего, связан со строением семенной кожуры, а размеры побега с различными биохимическими процессами, происходящими при росте и развитии побега (Жизнеспособность семян, 1978; Марьюшкина, Дидык, 1984; Войтенко, 1986 и др.). В частности, у *Capparis decidua* (Paul, Sen, 1987) выделяются более крупные семена (вес 10 шт. – 471 мг, кремовые, опушенные) и более мелкие (вес 10 шт. – 375 мг, бледно-фиолетовые с белыми пятнами). При этом всхожесть свежесобранных крупных семян – 40%, мелких – 7%. После 6 месяцев хранения всхожесть крупных семян увеличивается до 60 %, а мелких – не изменяется. У *Taraxacum officinale* Wigg. более легкие семянки формируют проростки, у которых первым появляется побег, а у бо-

лее тяжелых – корень (Mogie, et al., 1990). У *Adenostyles rhombifolia* выявлены морфологические и химические признаки и их сочетания, наиболее коррелирующие с высоким содержанием платифиллина (Гаммерман, Пименов, 1982). Таким образом, часто разделение признаков на структурные и функциональные возможно лишь условно.

Весьма интересные закономерности можно отметить при изучении корреляций отдельных признаков. Так, общеизвестны корреляции между высотой стебля и массой надземных и подземных органов, ветвистостью соцветия и числом цветков, и соответственно, семенной продуктивностью (Бекетовский, 1959; Любарский, 1968 и др.). Исследование корреляционной структуры признаков у близкородственных видов дает дополнительные данные для таксономического анализа (Шмидт, 1963, 1964, 1979; Ростова, 2000 и др.). У ряда видов выявлены корреляционные плеяды (Берг, 1959, 1964 и др.). Выявление скоррелированных признаков очень важно при проведении таксономического анализа.

Заключение по главе 1

Подводя итог, можно отметить, что понятие «внутривидовая изменчивость» часто используется в биологической литературе, однако, его применение для интерпретации различных ситуаций у растений значительно осложняется отсутствием единого понимания таких общеприятых понятий, как вид и изменчивость. Под внутривидовой изменчивостью следует понимать свойство вида как многоуровневой системы, характеризующейся определенным диапазоном различий слагающих ее единиц, способствующее поддержанию ее устойчивости. Несмотря на большое количество исследований в области изучения изменчивости живых организмов, отсутствует общепринятая классификация внутривидовой изменчивости.

В рамках структурно-функционального подхода целесообразно выделять внутриорганизменную и внутривидовую изменчивость. Она включает 3 параметра: уровни, категории и формы. Разнообразие признаков, отражающее изменчивость организма, подразделяют на структурные и функциональные, а также на качественные и количественные. Последние принято делить на две группы: линейные и меристические (или счетные). Выделение этих групп в определенной степени условно, т.к. они тесно взаимосвязаны.

Список основной литературы к главе 1¹⁵

1. Агаев М. Г. Вавиловская концепция вида и ее развитие // Генетика. – 1987. – Т. 12. – № 11. – С. 1949–1969.
2. Агаев М. Г. Систематическая концепция и ее значение для систематики злаков // Систематика и эволюция злаков: Тезисы докладов. – Краснодар, 1991. – С. 5–6.
3. Айала Ф. Х. Механизм эволюции // Эволюция. – М.: Мир, 1981. – С. 33–66.
4. Аллатов В. В. Изменчивость и низшие систематические категории // Русск. зоол. журн. – 1924. – Т. 4. – № 1–2. – С. 227–244.
5. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. – М.: Наука, 1989. – 328 с.
6. Берг Р. Л. Типы полиморфизма // Вестник ЛГУ. – 1957. – № 21. – С. 115–139.
7. Берг Р. Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // Применение математических методов в биологии. – Л.: ЛГУ, 1964. – Вып. 3. – С. 23–60.
8. Биологический энциклопедический словарь. – М.: Сов. энцикл., 1998. – 864 с.
9. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: Доклад на 3 Всеросс. селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. – М., 1920. – 16 с.
10. Вавилов Н. И. Линеевский вид как система. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. – 32 с.
11. Васильченко И. Т. О генетической и таксономической значимости модификаций у растений // Ботанический журнал. – 1970. – Т. 55. – № 3. – С. 357–363.
12. Викторов В. П. Внутриорганизменная и внутривидовая изменчивость растений (на примере рода *Catranula L.*). – М., 2005. – 288 с.
13. Глотов Н. В. Очерк развития отечественной популяционной генетики // Исследования по генетике. – Л., 1983а. – № 9. – С. 85–105.
14. Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980. – 407 с.
15. Грант В. Видообразование у растений. – М.: Мир, 1984. – 528 с.

¹⁵ Более подробный список литературы можно найти в работе: Викторов В. П. Внутриорганизменная и внутривидовая изменчивость растений (на примере рода *Catranula L.*). М., 2005. – 288 с.

16. Грант В. Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
17. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или О сохранении усовершенствованных пород в борьбе за существование. – М.: Изд. А. И. Глазунова, 1859. – 540 с.
18. Еленевский А. Г. О внутривидовой изменчивости и таксономии // Бюлл. МОИП, Отд. биол. – 1980. – Вып. 6. – С. 87–99.
19. Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. – М.: Наука, 1984. – 183 с.
20. Животовский Л. А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
21. Завадский К. М. Вид и видообразование. – Л.: Наука, 1968. – 404 с.
22. Коваленко Е. Е., Попов И. Ю. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журнал общей биологии. – 1997. – Т. 58. – № 1. – С. 70–82.
23. Кожевников Ю. П. Популяционно-генетическая изменчивость видов и ее отражение в систематике растений // Ботанический журнал. – 1987. Т. 72. – № 7. – С. 874–889.
24. Комаров В. Л. Ученье о виде у растений. – М.; Л., 1940. – 212 с.
25. Коржинский С. И. Флора востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношениях. Т. 1 // Известия Томского ун-та. – 1892. – № 5. – С. 71–299.
26. Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция // Известия Академии наук. – 1899. – Т. 10. – № 3. – С. 255–268.
27. Красииков В. А. Популяция, вид, дем и демогенез // Журнал общей биологии. – 1976. – Т. 37. – № 4. – С. 506–516.
28. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. – М.: Мир, 1978. – 351 с.
29. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. – М.: Мир, 1978. – 526 с.
30. Магомизаев М. М. Анализ структуры изменчивости морфологических признаков высших растений и его использование в решении общих и прикладных задач популяционной биологии (Проблемы фенетики растений): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Л., 1977. – 35 с.
31. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
32. Майр Э. Систематика и происхождение видов. – М.: ИЛ, 1947. – 504 с.

33. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
34. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М., 1974. – 461 с.
35. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). – М.: Наука, 1973. – 283 с.
36. Меницкий Ю. Л. Критерий вида в биосистематике // Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. – Л., 1967. – С. 12–14.
37. Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. – М.: Наука, 1997. – 630 с.
38. Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат. – М., 1949. – 303 с.
39. Попов М. Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники. – 1950. – Вып. 1. – С. 70–108.
40. Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. – М.; Л., 1946. – 255 с.
41. Ростова Н. С. Внутривидовой фенологический полиморфизм // Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. – Л., 1967. – С. 49–50.
42. Серебровский А. С. Генетический анализ. – М.: Наука, 1970. – 342 с.
43. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Высшая школа, 1952. – 391 с.
44. Симпсон Д. Темпы и формы эволюции. – М.: ИЛ, 1948. – 369 с.
45. Синская Е. Н. Учение об экотипах в свете филогенеза высших растений // Успехи современной биологии. – 1938. – Т. 9. – Вып. 1. – С. 1–15.
46. Скворцов А. К. Ивы СССР. – М., 1968. – 262 с.
47. Скворцов А. К. Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений // Бюллетень МОИП, отд. биол. – 1971. – Т. 16. – № 5. – С. 72–84.
48. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. – Л.: Наука, 1954. – 215 с.
49. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. – М.; Л.: Наука, 1964. – 180 с.
50. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. – Новосибирск, 1968. – 407 с.

51. *Тихонова В. Л.* Ресурсы внутривидовой изменчивости дикорастущих травянистых растений, их изучение, сохранение и использование: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – СПб., 1992. – 40 с.
52. *Уильямсон М.* Анализ биологических популяций. – М.: Мир, 1975. 271 с.
53. *Филипченко Ю. А.* Изменчивость и методы ее изучения. 5-е изд. – М.: Наука, 1978. – 240 с.
54. *Шварц С. С.* Экологические закономерности эволюции. – М., 1980. – 276 с.
55. *Эрлих П., Холм Р.* Процесс эволюции. – М.: Мир, 1966. – 330 с.
56. *Яблоков А. С.* Изменчивость млекопитающих. – М.: Наука, 1966. – 364 с.
57. *Яблоков А. С., Ларина Н. И.* Введение в фенетику популяций. – М., 1985. – 160 с.

Глава 2

АНАЛИЗ ПРОЯВЛЕНИЙ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ РОДА *CAMPANULA*)

2.1. Внутриорганизменная изменчивость

Изучение внутриорганизменной изменчивости, особенно у вегетативно подвижных травянистых растений, вызывает немало трудностей. Это, прежде всего, определяется сложностью пространственного определения границы организма. Надземные побеги, принадлежащие одной особи, могут находиться на значительном расстоянии друг от друга. Так, у *C. rapunculoides* оно может достигать 1,5 м и более, что определяется как наличием длинных корневищ, так и образованием корневых отпрысков (рис. 12). Одновременно на одной площадке могут находиться несколько партикул.

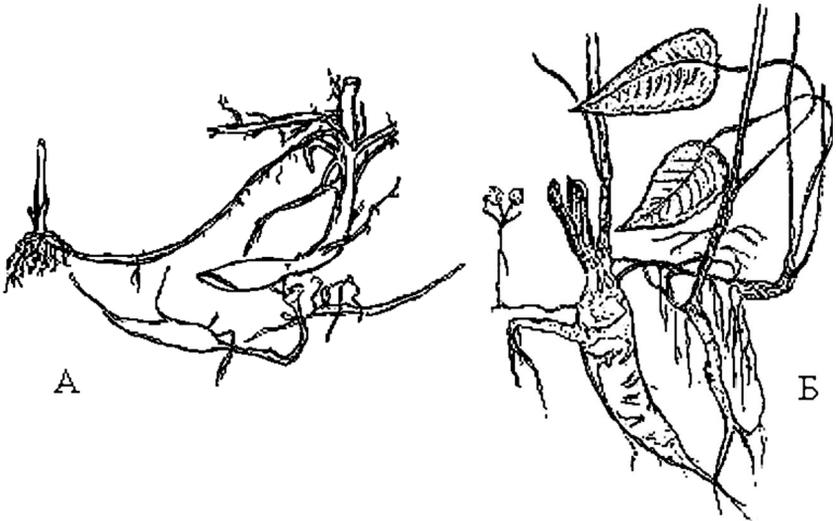


Рис. 12. Подземные органы *C. rapunculoides* (Б – с корневым отпрыском)

У вегетативно-подвижных растений (особенно столонообразующих) в генеративном возрастном состоянии наблюдается интенсивная партикуляция (Шалыт, 1965; Нухимовский, 1973 и др.). Для систематиков

нередко объектом изучения становится только монокарпический побег, а еще чаще – только его надземная часть. Поэтому эти особенности видов необходимо учитывать при изучении внутривидовой изменчивости и таксономического анализа. У большинства видов рода *Campanula* монокарпические побеги не отличаются большим числом одноименных органов. Однако амплитуда внутриорганизменной изменчивости отдельных признаков монокарпических побегов может быть весьма существенной. Традиционно при таксономических исследованиях *Campanula* обращают внимание на разнообразные проявления внутримодульной изменчивости, например, на изменение размеров и формы листьев от основания к верхушке побега (рис. 13). Варьировать могут практически все параметры листа: длина черешка (от длинночерешковых в основании побега до сидячих в верхней части), форма листовой пластинки (от широкояйцевидных до узколанцетных), основание листовой пластинки (от сердцевидного до клиновидного), форма края (от крупнозубчатого до цельнокрайнего), форма верхушки (от округлой до острой) и т.д. Так, у *C. latifolia*: нижние листья длинночерешковые (до 18–20 см), верхние – сидячие. На рис. 14 показано изменение размеров листа генеративного побега *C. latifolia* от основания к верхушке. Длина черешка заметно уменьшается от основания. После некоторого увеличения длины и ширины листовой пластинки наблюдается уменьшение их размеров. Некоторые колебания параметров листовой пластинки, по-видимому, связаны с их освещенностью. Особенно отличаются кроющие листья в соцветии, которые постепенно переходят в брактеи.

Наиболее ярко гетерофиллия проявляется у *C. rotundifolia*. В основании побега расположены черешковые листья с округлыми листовыми пластинками, которые заметно отличаются от сидячих линейных стеблевых листьев (рис. 15).

Весьма существенно в пределах побега варьируют признаки цветка и плода, имеющие традиционно важное таксономическое значение. Так, на рис. 16 показана изменчивость параметров цветка *C. rapunculoides* по мере раскрытия цветков в сложном соцветии одного монокарпического побега. В целом наблюдается скоррелированное уменьшение параметров цветка (длина венчика, диаметр венчика и длина отгиба). Некоторые колебания размеров признаков на графике можно объяснить тем, что измерения цветков проводились в сложных соцветиях на разных осях по мере их раскрытия.



Рис. 13. *Campanula patula* L.

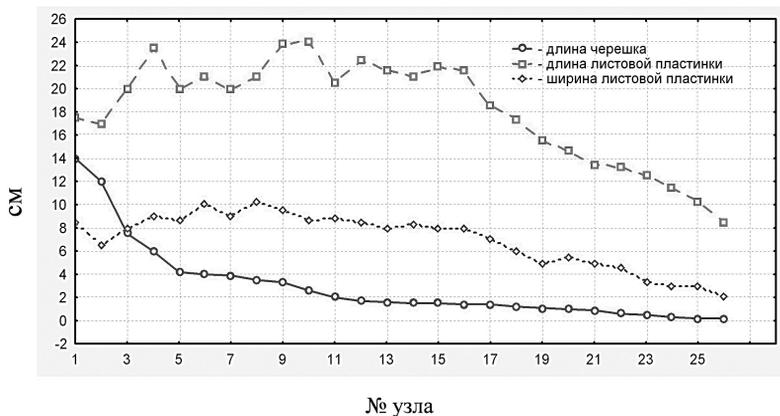


Рис. 14. График изменения размеров листа (мм) генеративного побега *C. latifolia* от основания к верхушке



Рис. 15. *Campanula rotundifolia*

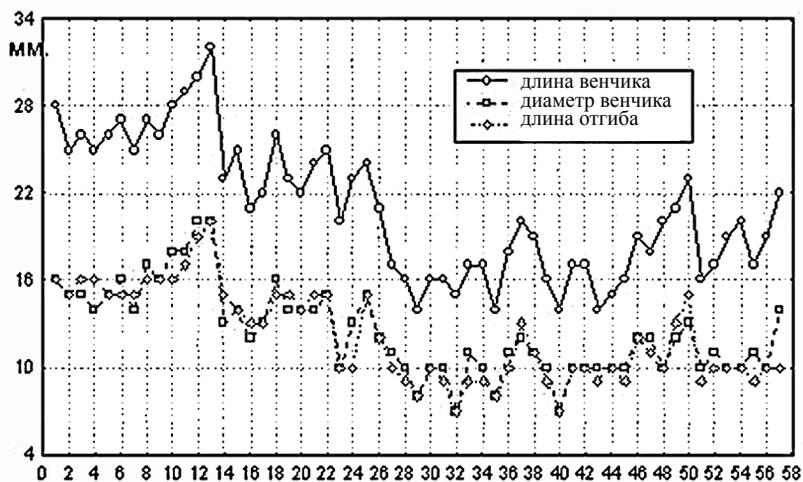


Рис. 16. График изменения размеров цветка *C. rapunculoides* по мере их раскрытия в соцветии

Длина венчика *C. rapunculoides* варьирует от 15 до 32 мм, т. е. наблюдается перекрытие по этому признаку (традиционно используемому в определительных ключах) с другим близким видом – *C. bononiensis*. При характеристике *C. rapunculoides* в различных определителях и флорах (Ворошилов и др., 1966; Маевский, 1954; Федоров, 1957, 1978; Губанов и др., 1995 и др.) обычно указывают только средние значения данного признака – 18–25 мм, что и приводит к неточности при их идентификации.

У *C. rapunculoides* в простых соцветиях первым раскрывается базальный цветок или цветок, расположенный в нижней трети соцветия. Далее, в зависимости от количества цветков, наблюдается акропетальный или дивергентный порядок их распускания. Терминальный цветок (если он формируется) всегда несколько опережает в цветении два – четыре ниже расположенных цветка. В сложных соцветиях (рис. 17) общие закономерности раскрывания цветков по главной оси остаются прежними. Первым раскрывается верхушечный цветок самого нижнего элементарного соцветия, реже – в нижней трети соцветия. Следует отметить, что у *C. rapunculoides* и *C. persicifolia* и некоторых других видов наблюдается внутривидовая изменчивость по наличию терминального цветка (поэтому здесь не используется термин «паракладий»). Более подробно об этом будет сказано в следующем разделе.

В элементарных соцветиях первым раскрывается обычно верхушечный цветок, вторым – базальный и далее в акропетальной последовательности. Если элементарные соцветия состоят из двух цветков, создается впечатление монохазия (рис. 18). Нередко можно наблюдать элементарные соцветия из трех цветков и редуцированным междоузлем между двумя базальными цветками, таким образом, создается впечатление дихазия. Однако наличие элементарных соцветий с большим количеством цветков не позволяет отнести их к цимозному типу; кроме того, никогда не происходит перевершинивание осей. Таким образом, ни главные оси соцветия, ни элементарные соцветия у изученных видов нельзя отнести к цимозному или рацемозному (по Роерг, 1926) типу. Для них характерен переходный тип (Имс, 1964; Виктор, 2000).

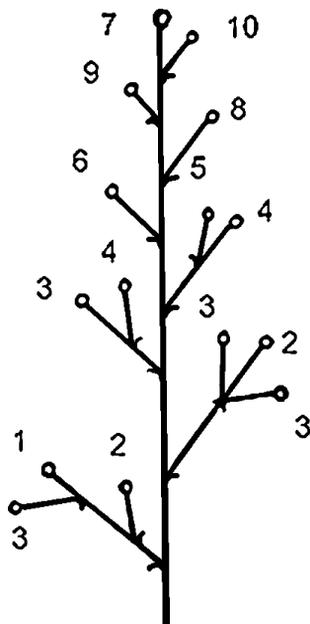


Рис. 17. Порядок раскрывания цветков у *C. rapunculoides*. Цифрами показан порядок раскрывания цветков

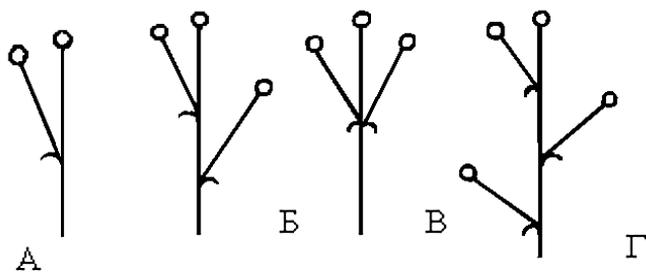


Рис. 18. Варианты строения элементарных соцветий

Размеры плодов на одном побеге оказались менее вариабельными, по сравнению с параметрами цветка. На рис. 19 показан график изменения длины и диаметра коробочки у *C. persicifolia* от основания побега до его верхушки.

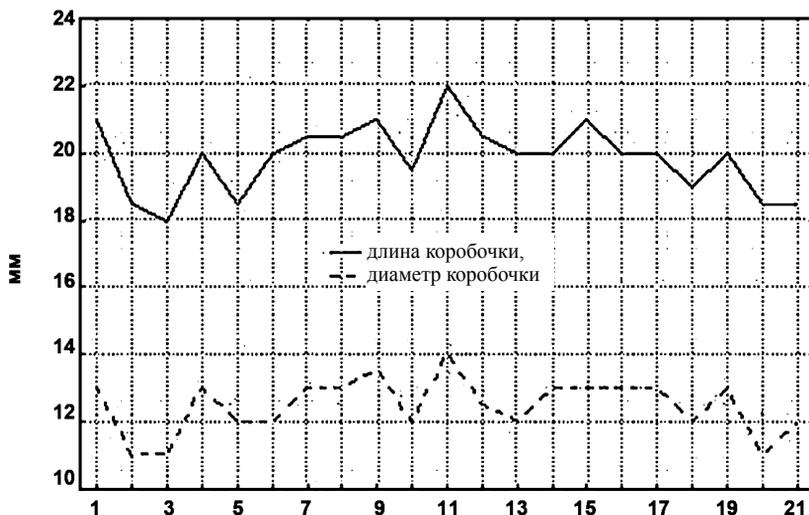
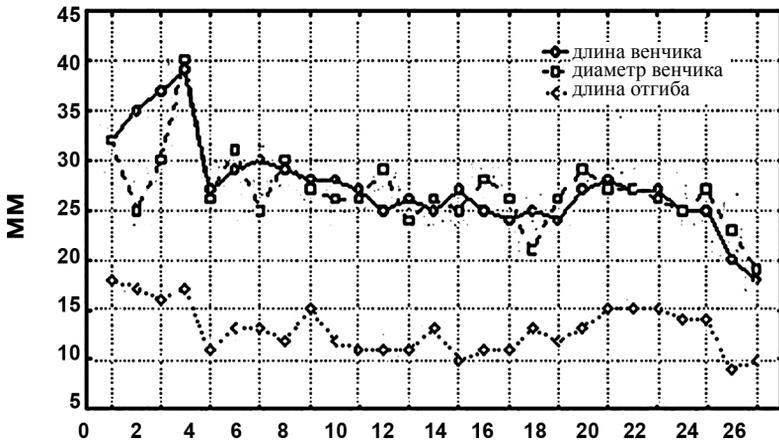
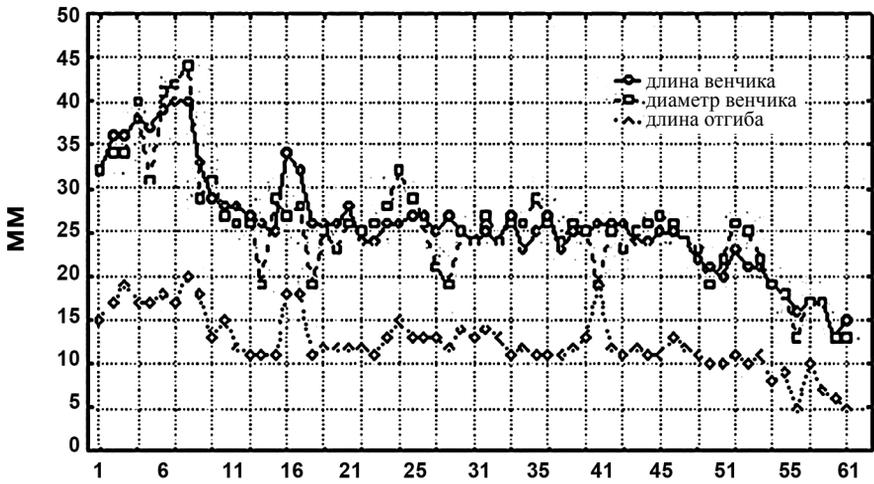


Рис. 19. График изменения размеров плода *C. persicifolia* от основания побега к верхушке

Важные закономерности проявления межмодульной изменчивости получены при изучении видов, имеющих многоглавый каудекс или укороченное корневище с несколькими побегами. Анализ таких растений показывает определенную соподчиненность побегов. Как правило, у особи имеется 1 побег (реже 2–3), отличающийся максимальными значениями признаков как вегетативной (он обычно самый длинный), так и генеративной сферы, он обычно имеет максимальную амплитуду изменчивости. Остальные побеги характеризуются несколько меньшими значениями параметров побега и цветка, а также небольшой амплитудой изменчивости. Так, на рис. 20 показаны кривые распределения размеров цветка на разных побегах *C. persicifolia* по мере их раскрывания на двух монокарпических побегах одной особи. Так, у одного (А) побега (75 см длины, 27 цветков в соцветии) диаметр цветка варьирует от 19 до 40 мм, а у другого (Б) побега (115 см длины, 61 цветок в соцветии) — от 13 до 44 мм.



А



Б

Рис. 20. Графики изменения размеров цветка *C. persicifolia* по мере их раскрытия на разных побегах (А и Б) одной особи

У колокольчиков, как и других травянистых растений, отдельные формы внутриорганизменной изменчивости проследить довольно сложно, так как происходит их наложение и удается зафиксировать только интегрированный результат.

Погодные условия нередко существенно влияют на экологическую обстановку, в которой оказываются особи и, соответственно, на их признаки. Интересные данные нами получены при картировании растений в природных условиях. Как показывают многолетние наблюдения, в разные годы происходит только некоторое смещение вершины кривой распределения признаков, а минимальные и максимальные значения меняются незначительно. В таблице 1 приведены многолетние наблюдения некоторых параметров побегов и цветков.

ТАБЛИЦА 1

**Морфологические показатели побегов и цветков
закартированных особей *C. persicifolia***

Признаки	1985		1986		1987	
Длина побега, см	83	94	77	86	81	90
Длина соцветия, см	21	31	20	27	22	27
Число узлов на побеге	26	28	22	26	25	26
Число цветков	9	14	9	13	10	13
Длина венчика, мм	30	40	30	35	32	26
Диаметр венчика, мм	37	47	35	40	40	40
Длина лист. пластинки, мм	70	95	65	97	65	85
Ширина лист. пластинки, мм	6	7	5,5	7,5	5	5,5

Так, у *C. persicifolia* в 1985 г. одна из закартированных особей имела побег 83 см, в 1986 г. – 77 см, а в 1987 – 81 см. Как показал анализ данных, варьирование изученных признаков незначительно, и они не всегда коррелируют между собой. Сопоставление полученных результатов с данными метеостанции (рис. 21), расположенной близ их произрастания, показывают, что на некоторое уменьшение параметров растений в 1986 г. повлияло, по-видимому, небольшое количество осадков в период разветвления побегов из почек и заложения новых метамеров.

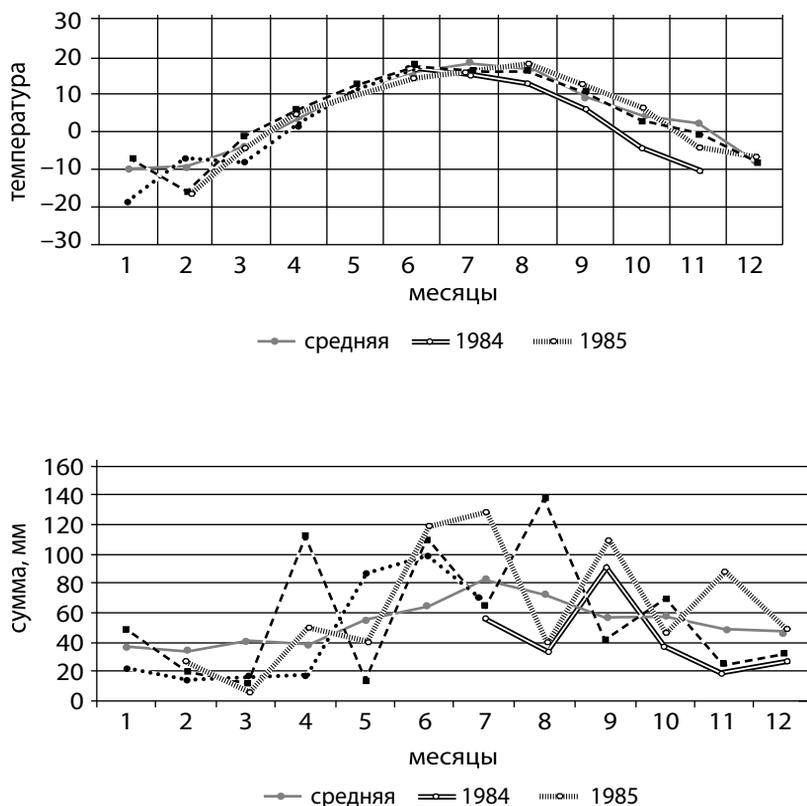


Рис. 21. Диаграммы изменений температуры воздуха и количества осадков

Вследствие небольших размеров травянистых растений, часто затруднительно изучать особенности проявления экологической формы внутриорганизменной изменчивости. Однако и закономерности экологической изменчивости можно проследить. Так, у колокольчиков отмечено проявление закона В. Р. Заленского (1904), указывающего на то, что чем выше лист, тем его структура ксероморфнее, а жизнедеятельность интенсивнее. В пределах побега наблюдается изменение размеров листа (уменьшение длины и ширины листовой пластинки, длины черешка), а также сравнительно раннее отмирание нижних стеблевых листьев (особенно у *C. latifolia*, *C. rapunculoides*, *C. glomerata*, *C. latifolia*, рис. 22). Отмечено также изменение анатомической структуры листа на побеге. Так, у *C. latifolia* в верхней части

листа формируются листья с хорошо выраженным столбчатым мезофиллом, а в нижней – столбчатый мезофилл практически не выражен (рис. 23).

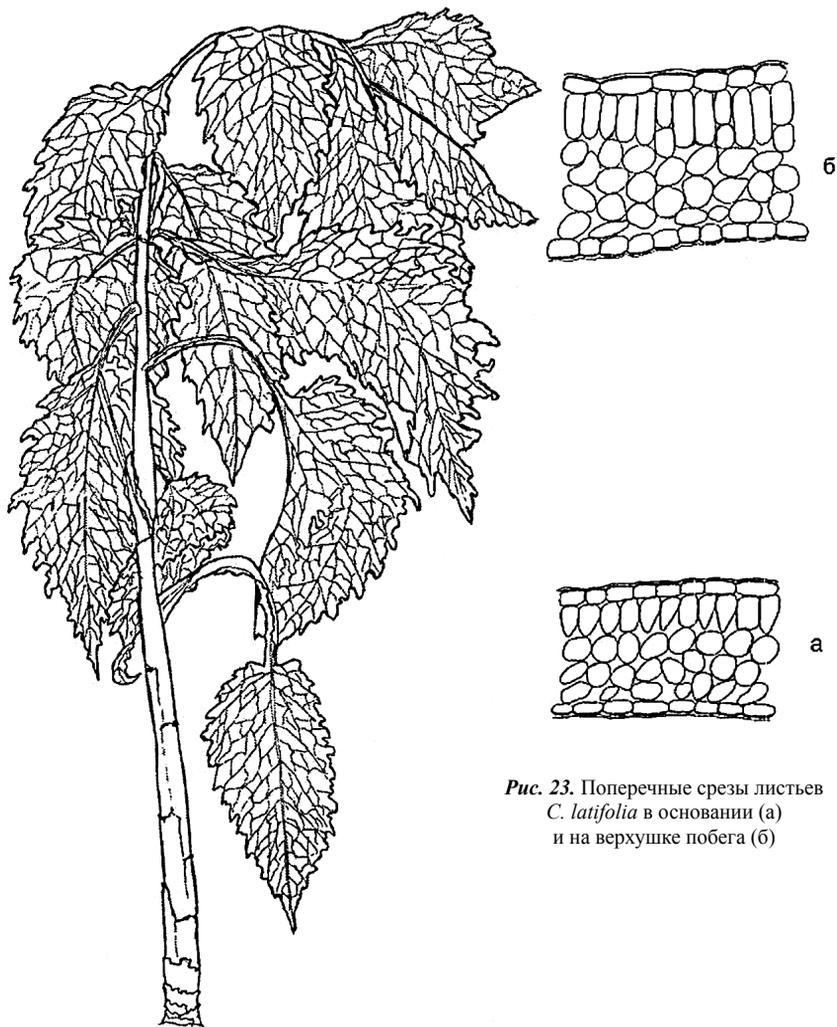


Рис. 23. Поперечные срезы листьев *C. latifolia* в основании (а) и на верхушке побега (б)

Рис.22. Побег *C. latifolia*

И. Г. Серебряков (1952) рассматривал гетерофиллию побега как проявление влияния экологических условий. Гёбель (Goebel, 1896) в экспериментах с *C. rotundifolia* показал изменение формы листьев на побеге в зависимости от условий обитания (светового и водного режима). Так, если поместить побеги *C. rotundifolia* в условия ослабленного освещения и повышенной влажности, то на верхушке побега образуются округлые листья. Обычно же в основании побегов образуются длинночерешковые листья с округлой пластинкой, а выше по стеблю – линейные листья (рис. 24).



Рис. 24. Побеги *C. rotundifolia* в условия ослабленного освещения и повышенной влажности (по И.Г. Серебрякову, 1952)

Все онтогенетические изменения особи – проявление возрастной формы изменчивости. В многочисленных работах (Судакова, 1971, 1973, 1976, 1978, 1983 и др.; Шулькина, 1983 и др.; Васильченко, Кунина, 1985; Викторов, 1999, 2000 и др.) по изучению онтогенеза колокольчиков можно найти немало конкретных данных об изменении качественных и количественных признаков у разных видов.

Приведем для примера особенности строения особей разных возрастных состояний прегенеративного периода *C. latifolia*. Прорастание семян – надземное. Первым появляется главный корень, а затем в воздушной среде разворачивается укороченный побег розеточного типа. Семядоли – светло-зеленые, яйцевидные (4–6 мм длиной и 3–4 мм шириной) с выемкой на верхушке пластинки и черешками до 2,5–3,0 мм длиной. Розеточный побег проростков имеет 2–3 длинночерешковых (2–3 см) листа, опушенных редкими одноклеточными волосками. Листовая пластинка их – широкояйцевидная (1,3 см длиной и 1,5–2,2 см шириной с острой верхушкой, волнистым краем и сердцевидным основанием. Гипокотиль проростка несколько утолщен (1–2 мм в диаметре), заметно варьирует по длине (0,7–1,5 см). От него, как правило, отходит 1–2 тонких придаточных корня. Корневая система – стержневая по форме и смешанная по происхождению (рис. 25).

Ювенильные растения имеют розеточный побег с 1–2 листьями того же типа, что и проростки, но несколько больших размеров: черешок – 2,5 – 4,5 см длиной, пластинка – 1,5 – 3,0 см длиной и 1,7 – 2,5 см шириной. Подсемядольное колено утолщается до 25–30 мм в диаметре, от него отходят несколько придаточных корней. Корневая система – смешанная. Главный корень интенсивно ветвится, достигает 5–6 см длины и продолжает занимать лидирующее положение.

Розеточный побег имматурных растений имеет 3–5 листьев, из них 1–2 ювенильного типа. Листовые пластинки «переходного» типа, округлые или широкояйцевидные (2,0–3,5 см в диаметре) с тупой верхушкой, сердцевидным основанием и городчатым краем, опушены одноклеточными волосками. Черешок достигает 3,0–4,5 см длины. Корневая система – смешанная. Придаточные корни отходят как от гипокотыля, так и от основания укороченного побега. Главный корень удлиняется (10–12 см длиной) и по-прежнему занимает лидирующее положение.

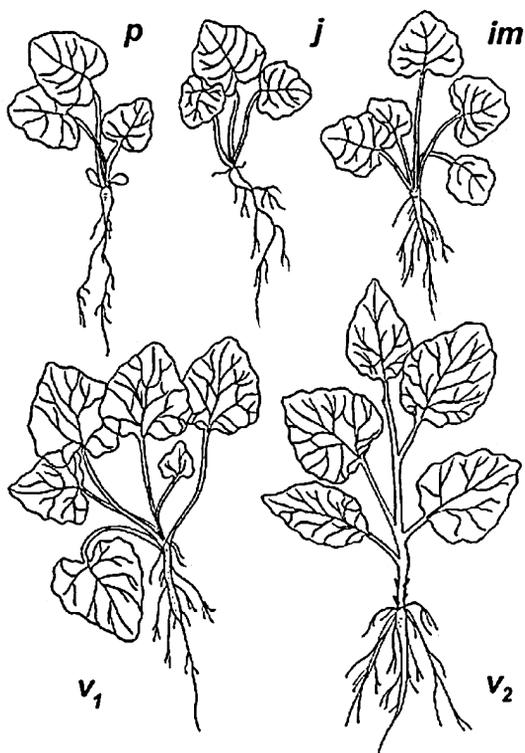


Рис. 25. *C. latifolia*. Прегенеративный период: p – проростки, j – ювенильные, im – имматурные, v₁ – молодые вегетативные, v₂ – взрослые вегетативные

Для *C. latifolia* в пределах виргинильного возрастного состояния выделены молодые и взрослые вегетативные особи. Молодые вегетативные растения имеют розеточный побег с 3–7 длинночерешковыми (4–7 см) листьями. Пластинки их – широкояйцевидные или яйцевидные (3,0–5,0 см длиной и 3,0 – 4,5 см шириной) с тупой или острой верхушкой, сердцевидным основанием и городчатым краем. Корневая система – смешанная. Главный корень занимает лидирующее положение и достигает длины 15 см. Взрослые вегетативные особи имеют удлинённый вегетативный побег (с неполным циклом развития), достигающий 6–27 см и несет 3–8 длинночерешковых (1,5–6,0 см) листьев. Листовые

пластинки остаются широкояйцевидными или яйцевидными (3,5–8,5 см длиной и 2,0–4,5 см шириной) с острой верхушкой, неравнопильчатым краем и сердцевидным основанием. Корневая система – смешанная. Главный корень, как правило, по размерам еще выделяется среди интенсивно развивающихся придаточных корней. Таким образом, в процессе развития *C. latifolia* происходят значительные изменения не только количественных, но и качественных признаков.

В ходе многолетних наблюдений за развитием *C. persicifolia* и *C. trachelium* на закартированных площадках отмечены перерывы в цветении у некоторых особей, находящихся в генеративном состоянии. Обычно в предшествующий год эти растения образовывали мощные генеративные побеги с большим числом цветков. По-видимому, интенсивное развитие генеративного побега в один год отрицательно отражалось на формировании почек возобновления. Подобные изменения следует рассматривать как проявление флуктуирующей формы изменчивости.

Для таксономических целей обычно используют признаки растений генеративного периода. Для колокольчиков, как и для многих других видов, характерны определенные различия особей, находящихся в молодом, средневозрастном и старом генеративном состояниях. Это относится как к признакам вегетативной (жизненная форма, толщина корня, длина побега), так и генеративной сферы (число и размеры цветков и плодов). В молодом генеративном состоянии большинство колокольчиков – стержнекорневые однопобеговые растения. В средневозрастном генеративном состоянии представители рода *Sampanula* имеют разную корневую систему как по форме, так и по происхождению. У одних видов (*C. trachelium*, *C. glomerata*) остается стержнекорневая система, у других (*C. persicifolia*, *C. latifolia*) формируется мочковатая или бахромчатая (рис. 26).

Главный корень может сохраняться длительное время и отмирает незадолго до полной гибели особи (каудексные формы – *C. glomerata*, *C. trachelium*), или относительно рано (у растений, образующих корневища – *C. latifolia*, *C. collina*). Следует отметить, что в питомнике ГБС РАН некоторые особи *C. glomerata* формировали корневища и бахромчатую корневую систему.

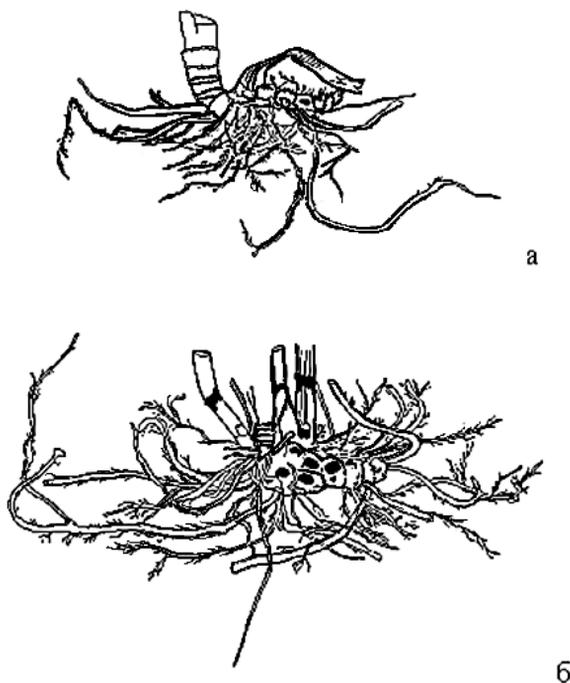


Рис. 26. Подземные органы *C. latifolia* (а – молодое генеративное состояние, б – средневозрастное генеративное состояние)

В молодом генеративном состоянии колокольчики обычно формируют одиночный цветок, значительно меньших размеров, чем в дальнейшем. Верхушечные одиночные цветки молодых генеративных растений *C. latifolia*, *C. persicifolia* и *C. trachelium*, цветущих первый раз, почти в два раза меньше, чем у средневозрастных генеративных растений. Нередко даже диагностически значимые признаки отдельных таксонов в молодом генеративном состоянии не проявляются, а наоборот, указывают на принадлежность к другому таксону. Например, наличие только верхушечного «головчатого» соцветия характерно для всех подвидов *C. glomerata* в молодом генеративном состоянии (Писковацкова, 1972, 1980). Во взрослом генеративном состоянии этот признак проявляется только у *C. glomerata* subsp. *subcapitata* и *C. glomerata* subsp. *caucasica* (рис. 27).

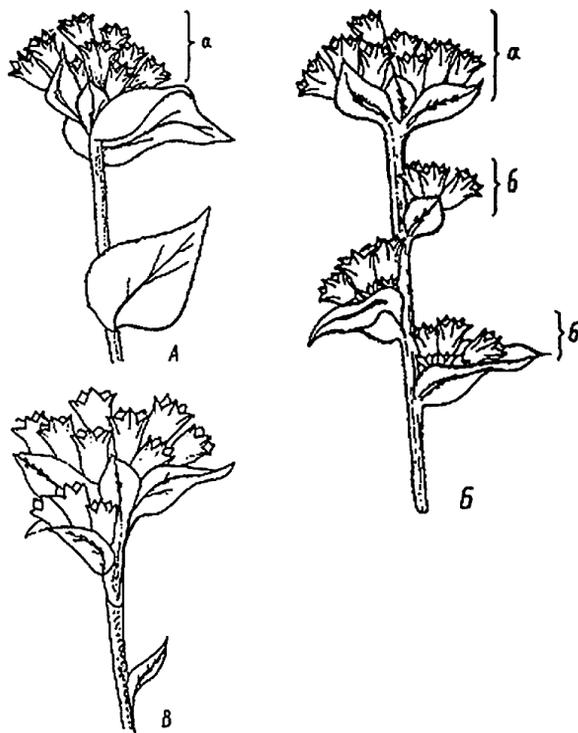


Рис. 27. Соцветия: *C. glomerata* в молодом (А), во взрослом (Б) генеративном состоянии, *C. glomerata* subsp. *subcapitata* (В). а – «головка», б – «пучок»

Особенности проявления сезонной формы очень важны для определения общих закономерностей внутриорганизменной изменчивости. Наличие, степень выраженности и размеры отдельных частей побега у колокольчиков часто весьма существенно отличаются с момента разворачивания почки до отмирания побега. На ранних этапах развития стебли у всех представителей рода зеленые, после цветения они становятся более бледными и даже желтыми, что связано с дифференциацией клеток разных тканей, главным образом, одревеснением оболочек клеток. У некоторых видов (*C. glomerata*, *C. collina* и др.) стебли во время цветения могут приобретать красно-бурый цвет. Этот признак весьма изменчив (экологическая форма) и не имеет таксономического значения даже на уровне вида (подвида) и может служить лишь как признак разновидности или формы.

Длина и диаметр стебля – признаки очень вариабельные и зависят от возрастного состояния растения (возрастная форма изменчивости) и экологических условий (экологическая изменчивость). Диаметр стебля обычно четко коррелирует с его длиной.

Степень опушения стебля может быть разной. Для ряда видов этот признак более или менее стабилен и имеет таксономическое значение. Так, совершенно голые стебли характерны для *C. persicifolia*, *C. stevenii* и др. Густо опушенные стебли имеют *C. cervicaria*, *C. trachelium*, *C. sibirica* и др. По характеру опушения существенно отличаются листья *C. bononiensis* и *C. rapunculoides*. Для первого вида характерно более густое и мягкое опушение, особенно с нижней стороны листа (листья почти сизоватые). У *C. rapunculoides* волоски жесткие и расположены более редко. Как правило, у большинства видов основание стеблей более сильно опушено, а в области соцветия – опушение практически отсутствует.

Для рода *Campanula* характерны, в основном, проростки розеточного типа. У проростка *C. lactiflora* наблюдается вариабельность по длине междоузлий. При изучении онтоморфогенеза представителей рода *Campanula* при интродукции их в Санкт-Петербурге, Т. В. Шулькина (1979) выделила *C. lactiflora* в монотипный род *Gadellia* на основании наличия удлинённых междоузлий у проростка. Е. А. Судакова (1983) отмечает, что для данного вида наблюдается изменчивость в строении проростка. Проростки *C. lactiflora*, выращенные нами в теплице ГБС РАН, также имели длинные междоузлия. Однако проростки с 2–3 настоящими листьями, образующиеся в результате самосева на грядках в питомнике, имели розеточный тип строения. Только позднее, по мере их формирования и разворачивания новых листьев, происходило удлинение эпикотилия и последующих междоузлий (рис. 28). Таким образом, проростки *C. lactiflora* можно отнести к группе временнорозеточных побегов (по терминологии М. В. Маркова, 1989). Следует отметить, что при выращивании в культуре отдельные проростки *C. hypopolia*, *C. lasiocarpa* (Шулькина, 1983) и *C. medium* (Викторов, Халипова, 1999) имели побег с хорошо выраженными междоузлиями.

В бутонах всех видов рода *Campanula* пыльники образуют трубку вокруг столбика. К. Фегри, Л. ван дер Пейл (1982) выделили несколько стадий развития цветка (рис. 29). Вскрываются они со стороны,

обращенной к пестику, пыльца при этом остается на волосках, расположенных в средней и верхней частях столбика. Далее у большинства видов пыльники расходятся, а тычиночные нити слегка изгибаются. Таким образом, во время раскрытия цветков тычинки становятся свободными.



Рис. 28. *C. lactiflora*. Ранние этапы онтогенеза

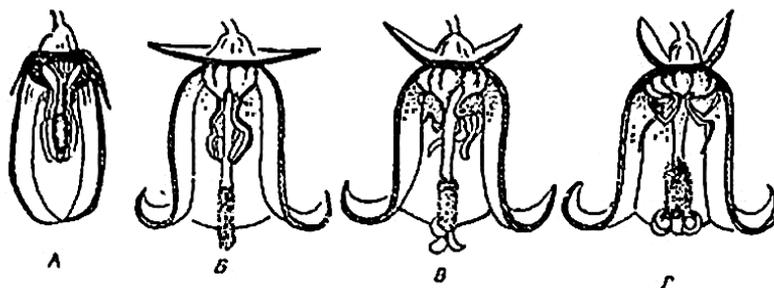


Рис. 29. Стадии раскрытия большинства цветков *Campanula*
(по К. Фегри, Л. ван дер Пейл, 1982).

Ал. А. Федоров (1960) указывает, что у *C. rotundifolia* наблюдается изменчивость соотношения времени созревания тычинок пестика. Автор выделяет для *C. rotundifolia* два типа цветков: 1) пыльца созревает в закрытом цветке, а рыльца раскрываются только спустя сутки после распускания цветков; 2) пыльца и рыльца созревают одновременно. Ал. А. Федоров (1960: 300) отмечает, что «становится понятным значительный полиморфизм указанного вида, возникновению которого способствует перекрестное опыление ... в связи с наличием потенциально самоопыляющихся форм, можно предположить наличие таких вариантов растений, полиморфизм которых окажется меньшим».

У некоторых видов рода *Campanula* при раскрывании цветков часто не происходит разъединения пыльников. Слипшиеся пыльники, по А. Декандоллю (Candolle, 1830), являются диагностическим признаком рода *Symphyandra*. Однако, как показывают исследования разных авторов (Харадзе, 1949; Колаковский, Сердюкова, 1980 и др.), данный признак часто не стабилен. А. А. Колаковский и Н. В. Костылева (2000) отмечают, что на разъединение тычинок могут оказывать влияние экологические и погодные условия. Так, при выращивании в затенении *C. odontosepala*, пыльники цветков постоянно соединены в трубку, а на открытом участке пыльники, как правило, свободные. Во время влажного лета 1993 г. пыльники не разъединялись. Следует отметить, что особи *C. odontosepala* (рис. 30) со слипшимися пыльниками Р. А. Карпизонова в 1979 г. описала в качестве самостоятельного вида *Symphyandra repens* Karpissonova. В ГБС РАН на открытой делянке в сухой период (август 1992 г.) почти все пыльники у *C. odontosepala* были свободные.

А. А. Колаковский и Н. В. Костылева (2000) отмечают, что на открытых площадках *C. pendula* и *C. hofmanii* могут иметь цветки со свободными пыльниками, а *C. trachelium* и *C. alliariifolia* в тенистых условиях иногда имеют цветки с соединенными пыльниками.

Таким образом, слипание тычинок не только связано со стадией развития цветка, но и зависит от экологических условий, т.е. наблюдается проявление не только сезонной, но и экологической формы изменчивости.

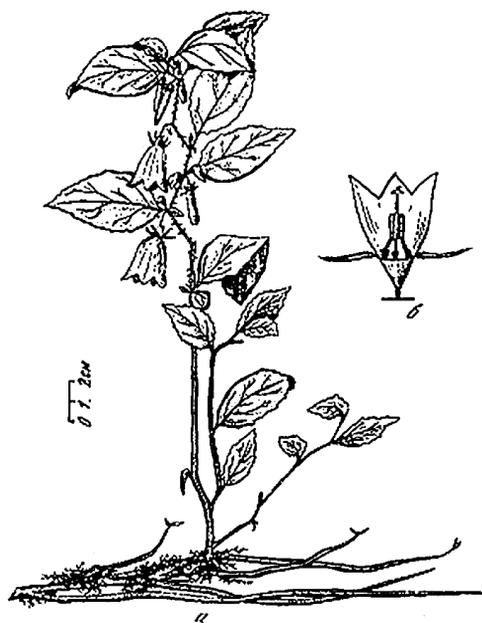


Рис. 30. *Campanula odontosepala* (по Р.А. Карписоновой, 1985): а – общий вид, б – цветок

В диагностике некоторых видов рода *Campanula* часто используются особенности строения пестика: длина пестика (относительно венчика), характер опушения, длина ветвей рыльца и их цвет. Так, например, одним из важных отличительных признаков *C. longistyla* считается очень длинный столбик, превышающий длину венчика. Однако и этот признак оказался в значительной степени изменчив. Длина столбика по мере развития уже раскрывшегося цветка постепенно увеличивается (сезонная изменчивость). По мере развития цветка и формирования плода у многих видов (*C. sibirica*, *C. stevenii*) изменяются размеры зубцов и придатков чашечки, а также форма и размеры завязи. Выше приведенные примеры показывают, что при таксономическом анализе необходимо учитывать проявления сезонной изменчивости.

Многие представители рода *Campanula* весьма декоративны и нередко обрываются на букеты, некоторые входят в пищевой рацион животных. Так, у многих видов колокольчиков после повреждения верхней части побега происходит отрастание новых побегов из почек, расположенных в основании и в средней части полурозеточного побе-

га. Новые побеги (нередко образуются несколько побегов) существенно отличаются от поврежденного как по длине, так и по размерам цветков и плодов. Эти изменения следует относить к посттравматической форме изменчивости. Так, согласно первоописания, *C. darialica* характеризуется интенсивным ветвлением в основании и большими размерами цветков по сравнению с *C. hohenackeri*. Как показывают наблюдения за развитием разных видов *Campanula*, причиной этого могло быть повреждение главного побега и формирование боковых побегов с «вторичным» цветением. Так, например, типовой гербарный экземпляр *C. darialica* действительно отличается интенсивным ветвлением в основании главного побега (главный побег отсутствовал), что может быть следствием его повреждения травоядными животными.



Рис. 31. Соцветие *C. rapunculoides*, пораженное галлицей

К посттравматической изменчивости следует отнести также повреждения побегов в области соцветия у некоторых колокольчиков (*C. rapunculoides* и др.), вызванные галлицей (рис. 31). Поражение

растений галлицей приводит к резкому увеличению завязи, изменению формы и размеров отдельных цветков (уменьшению или увеличению размеров). Массовое заражение цветков приводит к «израстанию» верхушки, а иногда и всего соцветия.

Проследить особенности проявления половой формы изменчивости можно у колокольчиков с факультативной клейстогамией (*C. cashmiriana*, *C. canescens*, *C. incanescens*). О наличии клейстогамных цветков у некоторых представителей рода *Campanula* указывал еще С. И. Коржинский (1998). Он отмечал, что клейстогамные цветки *C. incanescens* образуются на особых очень тонких, иногда ветвящихся побегах с редуцированными листьями, отходящих от корневища и надземного побега (рис. 32).

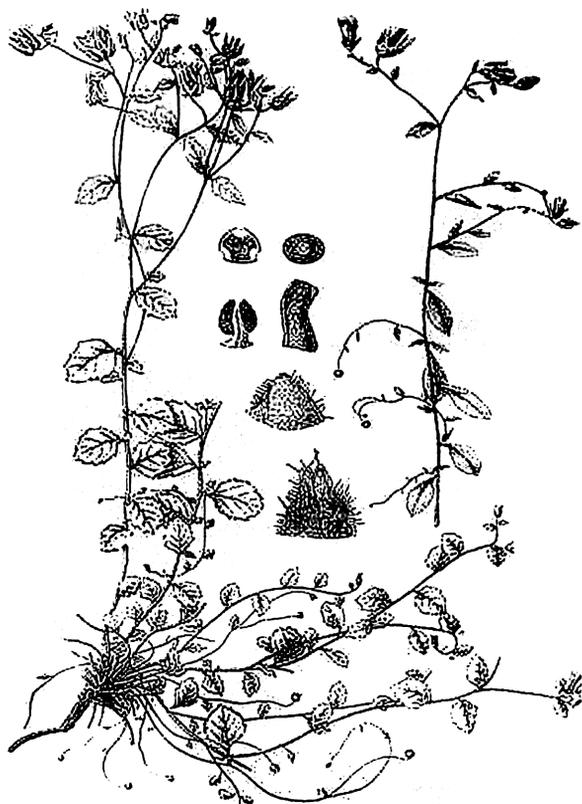


Рис. 32. *C. incanescens* (по С.И. Коржинскому, 1989)

Побеги *C. incanescens*, несущие клейстогамные цветки, горизонтальные или свисающие, от 2–4 см (в основании побега) до 10 см (в соцветии). Цветки их до 1,5–2 мм в диаметре. У обычных цветков завязь обратноконической формы и имеет чашечку, доли которой в 3–4 раза длиннее завязи. У клейстогамных цветков завязь шаровидная, сужена сверху и снабжена маленькими долями чашечки, которые короче завязи. Доли чашечки (0,8–1,2 мм длины) не сомкнуты, как в бутонках нормальных цветков, а отстоят друг от друга. Венчик представлен пятью треугольными зубцами, трубка не выражена. В цветке имеется 5 тычинок. Длина тычиночной нити 0,16–0,2 мм. Пыльники 0,4 мм в диаметре и содержат 60–80 зерен, которые по строению и размерам схожи с хазмогамными. Гнезда пыльника «как бы прижаты тонкими нитями к столбику» (Коржинский, 1898: 428). Завязь цветка около 3 мм в диаметре. В коробочке образуется 50–60 семян.

В гербарии Ботанического института РАН имеется несколько экземпляров *C. cashmiriana* и *C. incanescens* с клейстогамными цветками. Как следует из этикеток, растения произрастали на скалах. С. И. Коржинский (1898) справедливо указывает, что формирование особых побегов с клейстогамными цветками связано с приспособлением к расселению растений в особых условиях. Практически все семена из коробочек, образовавшихся из обычных цветков, попадают на дно ущелья. Только семена, сформировавшиеся в коробочках из клейстогамных цветков, оказываются в трещинах скал и дают потомство.

Таким образом, половая изменчивость, характерная для видов с клейстогамными цветками, связана с изменениями в структуре целых побегов и является приспособлением к особым экологическим условиям. Поэтому в данном случае происходит наложение двух форм изменчивости: половой и экологической.

Анализ внутриорганизменной изменчивости в роде *Campanula* показывает, что многие диагностически значимые признаки могут существенно варьировать у одной особи, и это необходимо учитывать при таксономических исследованиях. При изучении внутриорганизменной изменчивости в роде выявлен высокий уровень варьирования количественных признаков. Качественные признаки (форма цветка, форма листьев на определенном уровне, цвет венчика и др.) в пределах одного возрастного состояния практически не изменялись, за исключением некоторых проявлений (слипание тычинок в зависимости от погодных условий).

2.2. Внутрипопуляционная изменчивость

На внутрипопуляционном уровне признаки видов *Campanula* варьируют весьма существенно, на что указывали многие исследователи. С целью объективной оценки уровня внутрипопуляционной изменчивости в роде *Campanula* необходимо проводить биометрические измерения. Так, в приложении (табл. 1–3) приведены данные, полученные после статистической обработки биометрических измерений в 8 (9) локальных популяциях 4 видов *Campanula* в Московской области у растений средневозрастного генеративного состояния в период максимального цветения. Для каждого показателя приведены: среднее арифметическое с ошибкой ($M \pm m$), минимальное и максимальное значение (lim) и коэффициент вариации ($C_v, \%$). Некоторые абсолютные показатели представленных параметров побега и цветка существенно отличаются от тех, которые указываются в литературе по данным видам (Ворошилов и др., 1966; Маевский, 1954; Федоров, 1957, 1978; Губанов и др., 1995 и др.) и рассматриваются как таксономически значимые. Так, длина побега *C. latifolia* варьирует в Подмоскowie в пределах 70–178 см (60–120 см – Маевский, 1954); длина венчика *C. persicifolia* – 23–45 мм, диаметр венчика – 25–52 мм (оба параметра до 35 мм – Губанов и др., 1995).

ТАБЛИЦА 2

Минимальные и максимальные значения коэффициентов вариации 3 видов рода *Campanula*

Признаки Виды	<i>C. latifolia</i>	<i>C. persicifolia</i>	<i>C. trachelium</i>
Длина побега	7,7–20,4	15,4–18,5	10,8–27,5
Длина соцветия	22,1–46,9	37,8–52,0	28,0–64,2
Число узлов на побеге	9,6–24,9	18,8–23,5	13,3–23,7
Число узлов до соцветия	8,0–16,3	17,3–24,2	26,1–32,1
Число узлов в соцветии	18,4–44,8	27,1–68,8	22,8–40,5
Число цветков	18,0–52,5	31,5–55,2	32,5–68,0
Длина венчика	7,2–15,1	11,2–15,8	10,8–16,0

Признаки / Виды	<i>C. latifolia</i>	<i>C. persicifolia</i>	<i>C. trachelium</i>
Диаметр венчика	8,8–14,7	10,1–16,6	13,7–18,4
Диаметр трубки венчика	7,8–15,0	14,6–15,8	9,8–21,8
Длина стороны зубца	9,8–16,6	10,7–15,6	12,1–16,7
Длина черешка	21,6–36,1	–	25,3–48,0
Длина лист. пластинки	10,4–19,5	14,8–24,5	17,2–27,8
Ширина лист. пластинки	6,8–16,3	25,9–36,1	16,4–26,4

Для определения уровня внутривидовой изменчивости количественных признаков обычно используют коэффициент вариации (Яблоков, 1951; Мамаев, 1969, 1973; Мишуров, 1984 и др.). В таблице 2 приведены крайние значения (\lim) коэффициентов вариации ($C_v\%$) разных признаков, полученные при анализе изменчивости. Максимальные значения уровня изменчивости признаков соответствуют локальным популяциям, которые отличаются большой площадью и разнообразными экологическими условиями (*C. latifolia* – с. Икша; *C. persicifolia* – ПТЗ и пос. Володарского; *C. trachelium* – Боровской курган).

Анализируя изменчивость линейных параметров, можно отметить, что у изученных видов наименьшие значения коэффициента вариации характерны для показателей цветка ($C_v\% = 7,2\text{--}21,8$), по шкале Мамаева (1973) – это средняя степень изменчивости. Выявить общие тенденции вариабельности изученных параметров цветка для исследованных популяций нам не удалось. Значения коэффициентов вариации в значительной степени перекрываются у каждого из видов. Наиболее вариабельным признаком оказалась длина соцветия ($C_v\% = 22,1\text{--}46,9$) – средняя – очень высокая степень изменчивости. Сравнение двух взаимосвязанных признаков – длины побега и длины соцветия показывает, что вариабельность длины соцветия обычно в 2–3 раза больше вариабельности длины побега ($C_v\% = 7,7\text{--}20,4$).

На рис. 33 показаны кривые распределения значений длины соцветия разных локальных популяций *C. latifolia*.

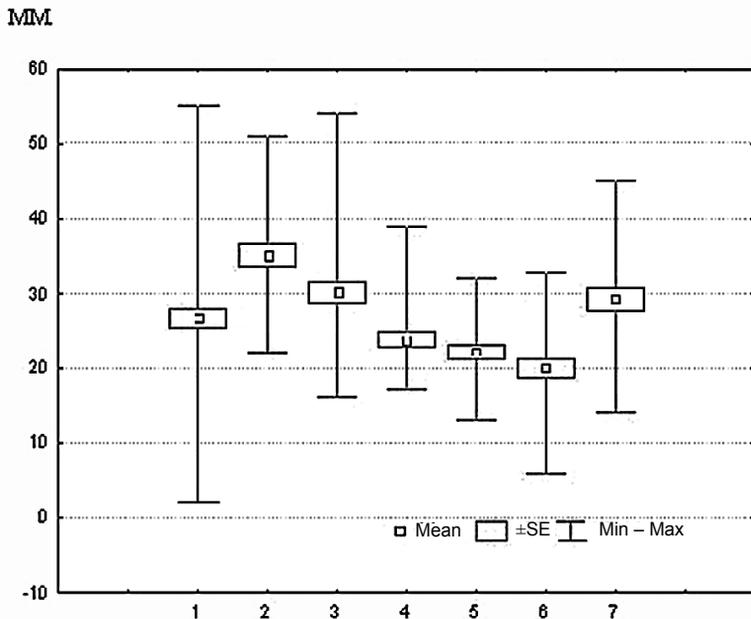


Рис. 33. Варьирование длины соцветия в локальных популяциях *C. latifolia*: 1 – ст. Икша, 2 – п. Возрождение, 3 – ст. Калистово, 4 – Н-Иерусалим, 5 – в-д Гремячий, 6 – Боровской курган, 7 – ГИЗЛ

Высокие значения вариационного коэффициента длины соцветия, прежде всего, связаны с низкими минимальными значениями этого признака в локальных популяциях. Так, при практически равной амплитуде варьирования длины соцветия в популяциях близ п. Возрождение (№ 2 – 29 см) и Боровского кургана (№ 6 – 30 см), вариационные коэффициенты различаются в 1,4 раза ($C_v\% = 22,1$ и $31,9$). При этом минимальные значения данного параметра различаются в 3,7 раза (соответственно 22 см и 6 см), а максимальные всего в 1,4 раза (51 см и 36 см). Наибольший размах внутривидовой изменчивости в выборке из популяции близ ст. Икша связан с разнообразием экологических условий в разных экодемах.

Показатели листа, наиболее пластичного органа растения, варьируют неодинаково в разных популяциях ($C_v\% = 6,8$ – $48,0$) – очень низкая – очень высокая степень изменчивости. Наибольшие значения коэффициентов вариации у *C. latifolia* и *C. trachelium* отме-

чены для длины черешка ($C_v\% = 21,6-48,0$). У двух других видов (*C. cervicaria* и *C. persicifolia*) листья на удлиненной части полурозеточного побега сидячие. Ширина листовой пластинки в исследованных популяциях *C. persicifolia* варьирует несколько больше ($C_v\% = 25,9-36,1$), чем ее длина ($C_v\% = 14,8-24,5$). У *C. trachelium* наблюдается обратная тенденция, т.е. большая вариабельность в изученных популяциях отмечена для длины листовой пластинки. В разных популяциях *C. cervicaria* и *C. latifolia* общих тенденций проявления изменчивости этих показателей не выявлено. В одних популяциях наблюдается большая вариабельность ширины листовой пластинки, в других – ее длины.

Среди меристических показателей максимальные значения коэффициентов вариации у всех видов отмечены для числа узлов в соцветии ($C_v\% = 18,4-68,8$) и числа цветков ($C_v\% = 18,0-68,0$) – средняя – очень высокая степень изменчивости. В соотношении двух других параметров: числа узлов на побеге и числа узлов до соцветия общих закономерностей выявить не удалось. В популяциях *C. trachelium* коэффициенты вариации общего числа узлов на побеге несколько меньше, чем коэффициенты вариации числа узлов до соцветия. У *C. latifolia* наблюдается обратная тенденция, т.е. более вариабельным является общее число узлов на побеге. В одних популяциях *C. cervicaria* и *C. persicifolia* отмечена несколько большая вариабельность общего числа узлов на побеге, в других – числа узлов до соцветия.

При интродукционном изучении ряда видов выявилась высокая внутривидовая изменчивость по ряду признаков (приложение, табл. 1–3). Внутрипопуляционное варьирование морфологических признаков у изученных видов в культуре аналогично природному. Так, у *C. latifolia* в питомнике ГИЗЛ наибольшая вариабельность отмечена для длины соцветия ($C_v\% = 44,6-66,1$), числа узлов в соцветии ($C_v\% = 25,7-52,2$) и числа цветков ($C_v\% = 25,6-41,9$). Наиболее стабильны длина генеративного побега ($C_v\% = 10,5-16,4$) и размеры венчика ($C_v\% = 5,4-14,9$). При выращивании в культуре растений *C. trachelium* происходит уменьшение уровня межпопуляционной изменчивости.

У *C. persicifolia* наблюдается большая вариабельность не только по размерам побега, но и цветка, особенно по опушенности чашечки, окраске и ширине листьев, числу долей венчика (от 4 до 8).

Наибольшая внутривидовая изменчивость отмечена, как и у *C. latifolia*, для длины соцветия ($C_v\%$ до 47,0), числа узлов в соцветии ($C_v\%$ до 54,0) и числа цветков ($C_v\%$ до 74,9). Довольно интересные материалы были получены при выращивании растений из семян одного образца, в питомниках существенно отличающихся по экологическим условиям. Так, в питомнике г. Пушкино (сухая и богатая почва, полная освещенность) особи были низкорослые (до 70 см), сильно ветвистые с большим числом цветков (до 42), но несколько меньших по размеру. В питомнике ГИЗЛ (влажная и бедная почва, боковое затенение) особи сформировались более высокие (до 102 см) с небольшим (до 15) числом цветков.

У *C. cervicaria* отмечена изменчивость по продолжительности прегенеративного периода (растения зацветали на 2–4 год жизни). Абсолютные значения побегов и цветков близки к аналогичным из природных популяций. Уровень внутривидовой изменчивости в культуре оказался невысоким, за исключением числа цветков и длины соцветия. Следует отметить, что растения, выросшие из семян, собранных близ д. Сабурово и перешедшие к цветению на второй год, имели побеги и цветки больших размеров по сравнению с 3-летними растениями. Статистический анализ показал достоверность различий по длине генеративного побега ($t_{st} = 4,3$), длине венчика ($t_{st} = 4,1$) и его диаметру ($t_{st} = 5,8$).

Экспериментальные исследования по интродукции модельных видов показали, что одновременная интродукция одного вида в разные питомники позволяет выявить скрытую изменчивость по ряду признаков. В частности, у *C. glomerata* и *C. trachelium* отмечены особи с венчиком, рассеченным практически до основания (рис. 34).



Рис. 34. Аномалии цветков

Анализ вариабельности признаков в выборках из экодемов¹⁶ (крупных локальных популяций *C. latifolia*, *C. persicifolia* и *C. trachelium*) показывает, что выявленные общие тенденции для локальных популяций этих видов совпадают (приложение, табл. 4.4–4.9). При этом наблюдается некоторое уменьшение значений уровня изменчивости в каждом из экодемов. Так, если коэффициент вариации длины побега в локальной популяции *C. latifolia* (ст. Икша) характеризуется средней степенью ($C_v\% = 20,4$), то в каждом из экодемов – низкой ($C_v\% = 5,9–11,8$). На рис. 35 показано уменьшение амплитуды варьирования длины соцветия в выборках из экодемах по сравнению с общей выборкой.

МММ

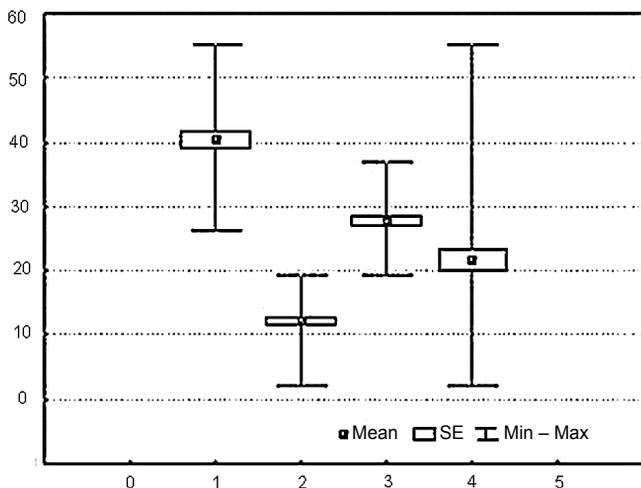


Рис. 35. Варьирование длины соцветия в экодемах *C. latifolia* локальной популяции близ ст. Икша: 1 – опушка хвойно-широколиственного леса, 2 – широколиственный лес, 3 – поляна осинового леса, 4 – общая выборка

Сопоставление степени изменчивости в каждой из выборок не выявил новых общих закономерностей: в одном экодеме отмечены и максимальные, и минимальные значения коэффициентов вариации разных признаков (приложение, табл. 4–6). Не выявлено новых закономерностей и при сопоставлении данных, полученных

¹⁶ Некоторые локальные популяции имеют большие размеры, отдельные участки которых характеризуются разными экологическими условиями. При анализе изменчивости такие участки рассматривались как экодемы.

при измерении в питомнике растений, выращенных из семян, собранных в природных популяциях. У разных видов амплитуда изменчивости признака в питомнике может увеличиваться или уменьшаться. Таким образом, экологические условия существенно влияют не только на проявление признака, но и определяют уровень внутрипопуляционной изменчивости.

В некоторых экодемах *C. latifolia*, *C. persicifolia* и *C. trachelium* были проведены трехлетние наблюдения, что позволило определить влияние разногодичных погодных условий на проявление признаков и степень внутрипопуляционной изменчивости. Полученные данные (табл. 7–9) показывают, что погодные условия неодинаково влияют на уровень изменчивости признаков.

Наиболее консервативные признаки (прежде всего параметры цветка) незначительно реагировали на изменения погодных условий. Другие показатели, в особенности длина соцветия и число узлов, весьма существенно зависели от погодных условий. У *C. latifolia* разногодичная изменчивость выше всего по длине побега и числу цветков на побеге, а у *C. trachelium* – по числу цветков на побеге и по длине венчика. Следовательно, у исследованных видов наблюдается разная реакция разных признаков побега и цветка на изменение погодных условий.

Сравнение погодных условий (среднемесячных значений температуры воздуха, количества осадков и др.) по данным метеонаблюдений разных метеостанций Московской области, расположенных поблизости от изученных популяций, показало, что за период наблюдений они несколько различаются по годам и месяцам (рис. 21). Наиболее изменчивыми признаками у исследованных видов *Campanula* являются длина соцветия ($C_v\% = 22,1-64,2$) и число цветков ($C_v\% = 18,0-68,0$), а общее число узлов на побеге ($C_v\% = 9,6-24,9$) менее вариабельно, чем длина побега и параметры листа. Следует отметить, что эти данные не совпадают с утверждением Г. И. Таршис (1985) о более высокой степени вариабельности счетных признаков по сравнению с мерными.

Дисперсионный (однофакторный) анализ трехлетних выборок из двух экодемов каждого вида в пределах одной локальной популяции позволил определить особенности влияния погодных условий на изменчивость признаков у растений, обитающих в разных эколого-фитоценологических условиях (табл. 3). Анализ полученных материалов по каждому виду позволил выделить 3 группы признаков. В первую –

входят признаки, достоверно изменяющиеся в обоих экодемах одного вида за три года наблюдений; во вторую – не достоверно; в третью – достоверно изменяющиеся в течение трех лет только в одном из экодемов. У каждого вида объем и состав этих групп оказался разным. Только длина побега и длина листовой пластинки во всех выборках трех видов (*C. latifolia*, *C. persicifolia* и *C. trachelium*) достоверно изменялись за годы наблюдений. Таким образом, на изученные признаки каждого из трех видов погодные условия влияют не одинаково.

ТАБЛИЦА 3

Результаты дисперсионного анализа изменчивости признаков генеративного побега в экодемах

Вид	<i>C. latifolia</i>		<i>C. persicifolia</i>		<i>C. trachelium</i>	
	1.	2.	1.	2.	1.	2.
Длина побега	4,91	71,82	5,72	6,29	12,72	5,59
Длина соцветия	2,18	20,70	0,69	1,56	23,13	10,20
Число узлов на побеге	8,88	40,11	0,54	2,39	9,81	10,88
Число цветков	1,56	10,34	0,27	1,62	9,22	7,93
Длина венчика	10,02	10,06	6,06	19,93	2,67	0,41
Диаметр венчика	–	–	5,03	21,85	0,79	4,99
Диаметр трубки венчика	16,55	24,28	–	–	–	–
Длина стороны зубца	–	–	–	–	–	–
Длина черешка	50,78	26,83	–	–	40,30	2,72
Длина лист. пластинки	6,44	20,25	3,57	12,75	7,15	4,73
Ширина лист. пластинки	4,73	1,43	2,49	0,61	3,90	4,09

Примечание: при $n = 30$ разница достоверна при $F \geq 4,0$ ($P = 95\%$).

Наличие третьей группы признаков, достоверно изменяющихся за 3 года только в одной из выборок, позволяет сделать заключение о том, что эколого-фитоценотические условия существенно влияют на зависимость степени изменчивости признаков от погодных условий. Однако ее малочисленность для каждого вида и неоднородность

не позволяют сделать общих выводов. В связи с этим, проведено сравнение значений коэффициентов Фишера (табл. 3), указывающих на степень достоверности изменений признаков за три года наблюдений в каждой из выборок. Так, у *C. persicifolia* наибольшие значения коэффициентов Фишера и, следовательно, большая изменчивость признаков (за исключением ширины листовой пластинки) отмечена на материковом лугу по сравнению с осиновым лесом. Это можно объяснить лесным микроклиматом, что делает влияние погодных условий более опосредованным.

У *C. latifolia* наименьшая изменчивость признаков (за исключением ширины листовой пластинки) выявлена на опушке леса, что можно объяснить тем, что влияние погодных условий менее существенно в оптимальных для вида условиях (на опушке леса были более мощно развитые побеги и крупные цветки).

У *C. trachelium* большая вариабельность признаков (для шести из девяти) отмечена на суходольном лугу. Следовательно, степень влияния погодных условий на изменчивость признаков видоспецифично и зависит от конкретных эколого-фитоценологических условий.

Сходные закономерности внутривидовой изменчивости получены при изучении изменчивости семян колокольчиков (Тихонова, Викторова и др., 1991). На внутривидовом уровне (табл. 4) наиболее константным признаком является масса семян ($C_v\% = 0-9,4$, за иск. 20,2 у *C. glomerata*), сильнее варьируют их размеры: длина ($C_v\% = 6,7-15,9$) и ширина ($C_v\% = 8,1-21,8$). Всхожесть изученных образцов семян также характеризуется невысокой степенью внутривидовой изменчивости ($C_v\% = 2,1-9,1$).

ТАБЛИЦА 4

Некоторые показатели семян видов рода *Campanula*

Вид	Размеры семян, мм		Масса 100 шт., мг.
	длина	ширина	
<i>C. bononiensis</i>	$\frac{1,11 \pm 0,01}{6,8}$	$\frac{0,56 \pm 0,01}{8,1}$	$\frac{5,2 \pm 0,2}{7,9}$
<i>C. cervicaria</i>	$\frac{1,04 \pm 0,02}{12,5}$	$\frac{0,56 \pm 0,02}{15,7}$	$\frac{4,8 \pm 0,1}{4,7}$

Вид	Размеры семян, мм		Масса 100 шт., мг.
	длина	ширина	
<i>C. glomerata</i>	$\frac{1,08 \pm 0,02}{9,1}$	$\frac{0,52 \pm 0,02}{21,8}$	$\frac{4,4 \pm 0,4}{20,2}$
<i>C. latifolia</i>	$\frac{1,85 \pm 0,02}{8,2}$	$\frac{0,81 \pm 0,02}{11,3}$	$\frac{26,4 \pm 0,5}{4,3}$
<i>C. patula</i>	$\frac{0,61 \pm 0,02}{15,7}$	$\frac{0,40 \pm 0,01}{15,4}$	$\frac{2,5 \pm 0,1}{9,4}$
<i>C. persicifolia</i>	$\frac{0,67 \pm 0,02}{12,4}$	$\frac{0,43 \pm 0,01}{13,8}$	$\frac{5 \pm 0}{0}$
<i>C. rapunculoides</i>	$\frac{1,63 \pm 0,02}{6,7}$	$\frac{0,89 \pm 0,02}{10,3}$	$\frac{20,8 \pm 0,2}{1,7}$
<i>C. rotundifolia</i>	$\frac{0,85 \pm 0,02}{15,9}$	$\frac{0,46 \pm 0,01}{18,3}$	$\frac{4,9 \pm 0,1}{4,9}$
<i>C. trachelium</i>	$\frac{1,43 \pm 0,03}{11,6}$	$\frac{0,70 \pm 0,02}{12,2}$	$\frac{18,5 \pm 0,3}{3,1}$

Примечание: В числителе – среднее арифметическое с ошибкой ($M \pm m$), в знаменателе – вариационный коэффициент ($C_v\%$)

Масса семян *C. latifolia* в 7 популяциях Московской области варьирует от 27,2 до 40,7 мг. (табл. 5). Однако в пределах одной популяции относительно стабильна ($C_v\% = 1,7-5,1\%$). Их всхожесть колеблется от 42 до 94%. Внутрипопуляционная изменчивость по всхожести варьирует от 7,6 до 45,9%. Очень сильно изменяется процент покоящихся семян – от 26,0 до 150,5% (несмотря на то, что проводили предварительную обработку фитогормоном – ГК3).

ТАБЛИЦА 5

Масса и лабораторная всхожесть свежесобранных семян *C. latifolia* из различных локальных популяций Московской области

№	Местонахождение локальной популяции	Масса 100 шт., мг	Всхожесть, %	Непроросшие, %	Жизнеспособность, %
1	Дмитровский р-н, ст. Икша, лес	$\frac{31,0 \pm 0,5}{3,4}$	$\frac{55 \pm 9}{30,5}$	$\frac{45 \pm 5}{26,0}$	100
	$t_{st} (1 \text{ и } 2)=$	6,2	2,6	4,3	

№	Местонахождение локальной популяции	Масса 100 шт., мг	Всхожесть, %	Непроросшие, %	Жизнеспособность, %
2	Дмитровский р-н, ст. Икша, опушка леса	$\frac{27,4 \pm 0,3}{2,8}$	$\frac{80 \pm 3}{7,6}$	$\frac{20 \pm 3}{37,6}$	100
3	Ступинский р-н, пойма р. Песочня, лес	$\frac{27,2 \pm 0,6}{5,1}$	$\frac{85 \pm 4}{11,3}$	$\frac{15 \pm 4}{67,7}$	100
4	Пушкинский р-н, ст. Калистово, лес	$\frac{31,4 \pm 0,2}{1,7}$	$\frac{73 \pm 3}{10,4}$	$\frac{23 \pm 3}{27,8}$	96
5	Истринский р-н, Н. Иерусалим, лес	$\frac{28,6 \pm 0,7}{5,1}$	$\frac{42 \pm 9}{45,9}$	$\frac{58 \pm 9}{33,3}$	100
6	Раменский р-н, д. Чулково, лес	$\frac{40,7 \pm 0,6}{3,2}$	$\frac{86 \pm 5}{13,8}$	$\frac{14 \pm 4}{70,3}$	100
7	Ленинский р-н, ГИЗЛ Горки Ленинские, лес	$\frac{31,2 \pm 0,5}{3,5}$	$\frac{86 \pm 4}{9,4}$	$\frac{14 \pm 4}{57,6}$	100
8	Загорский р-н, в-д Гремячий, лес	$\frac{36,8 \pm 0,8}{4,8}$	$\frac{94 \pm 4}{9,0}$	$\frac{6 \pm 4}{150,5}$	100

Примечание: В числителе – среднее арифметическое с ошибкой ($M \pm m$), в знаменателе – вариационный коэффициент ($C_v\%$); t_{st} – коэффициент достоверности разницы (по Стьюденту): при $n = 5$ разница достоверна при $t_{st} \geq 2,3$ ($P = 95\%$)

Всхожесть семян *C. trachelium* очень высокая (от 72 до 91%) и варьирует на внутривидовом уровне в широких пределах ($C_v\% = 2,9-22,7\%$). Вариационный коэффициент жизнеспособности семян в пределах одного образца варьирует несколько меньше ($C_v\% = 2,3-17,1$).

Семена *C. persicifolia* (без покоя) характеризуются высокой всхожестью и низкими значениями вариационного коэффициента ($C_v\% = 1,1-4,8$). Изучение влияния хранения семян разных популяций *C. persicifolia* при низких положительных температурах (табл. 6) показывает, что на длительность сохранения всхожести семян влияет как их происхождение, так и погодные условия года сбора. В ходе исследования внутривидовой изменчивости колокольчиков отмечено варьирование не только количественных, но и качественных признаков.

Большинство образцов за 12–15 лет достоверно снизили свои посевные качества (t_{st} до 45). Внутрипопуляционная изменчивость сохранения всхожести семян у *C. cervicaria* варьирует очень существенно ($C_v\% = 2,6–149$). Таким образом, наблюдается разный уровень внутрипопуляционной изменчивости по сохранению всхожести семян, что необходимо учитывать при проведении работ по сохранению семян в банках, а также при работе по интродукции и реинтродукции *Campanula*.

ТАБЛИЦА 6

Влияние хранения семян *C. persicifolia* при низких положительных температурах (+ 40°C) на их лабораторную всхожесть

Происхождение семян	Год сбора	Начальная всхожесть	t_{st}	Всхожесть на 06. 2000 г.
с. Хатунь	1985	97 ± 2 (3,4)	9,2	64 ± 3 (9,6)
	1986	97 ± 2 (4,3)	2,8	87 ± 3 (8,8)
	1987	971 (2,8)	4,9	90 ± 1 (3,6)
ПТЗ, луг	1986	97 ± 1 (2,4)	4,8	82 ± 3 (8,6)
	1987	99 ± 1 (1,8)	1,3	96 ± 2 (4,5)
ПТЗ, лес	1986	97 ± 2 (4,3)	2,8	87 ± 3 (8,8)
	1987	98 ± 1 (2,2)	1,9	96 ± 1 (3,4)
ст. Шугарово	1983	96 ± 2 (4,1)	2,5	85 ± 4 (9,3)
	1986	96 ± 2 (2,3)	5,7	84 ± 1 (3,1)
	1987	922 (4,1)	2,5	85 ± 4 (9,3)
пос. Соколова пустынь	1985	96 ± 2 (2,6)	28,1	33 ± 1 (7,1)
	1986	97 ± 2 (4,8)	8,5	59 ± 4 (13,6)
	1987	962 (4,0)	6,9	71 ± 3 (10,3)
д. Сабурово	1986	98 ± 1 (1,8)	1,4	96 ± 1 (2,3)
	1987	98 ± 2 (4,4)	45,0	1,2 ± 0,8 (149,1)
пос. Володарского, лес	1986	98 ± 1 (2,2)	0	98 ± 1 (2,6)
	1987	98 ± 1 (1,7)	3,4	84 ± 4 (10,9)

Происхождение семян	Год сбора	Начальная всхожесть	t_{st}	Всхожесть на 06. 2000 г.
пос. Володарского, луг	1987	96 ± 1 (1,7)	85,0	$0,8 \pm 0,5$ (136,9)
Горки Ленинские	1986	99 ± 1 (1,1)	1,8	95 ± 2 (4,8)

Примечание: в скобках приведены значения коэффициента вариации (C_v); t_{st} – коэффициент достоверности разницы (по Стьюденту): при $n = 5$ разница достоверна при $t_{st} \geq 2,3$ ($P = 95\%$)

Систематики традиционно используют форму венчика как диагностический признак. Он у представителей рода колокольчик может быть колокольчатым, воронковидным, трубчато-колокольчатым, реже почти колесовидным. Однако нередко наблюдается изменчивость формы венчика. Ал. А. Федоров (1960) отмечает вариабельность формы и окраски венчика *C. rotundifolia* (рис. 36). Кроме того, автор указывает на значительное число аномалий в строении цветка у данного вида (табл. 7), характерных почти для всех частей цветка: венчика, чашечки, пестика. Тычинки характеризуются меньшим числом аномалий. На рисунках 37–38 показаны основные аномалии строения цветка.

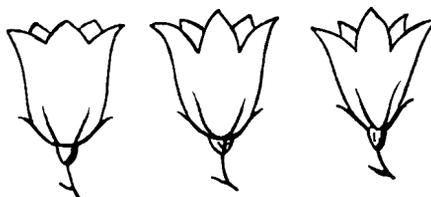


Рис. 36. Основные варианты формы венчика *C. rotundifolia* (по Ал. А. Федорову, 1960): а – цветок типичного строения; б, в – уклоняющиеся формы

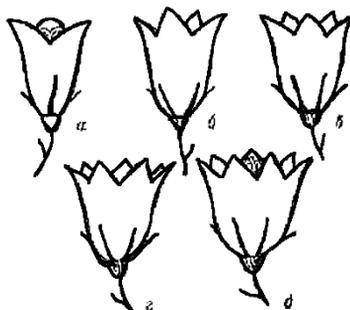


Рис. 37. Основные типы уклонений в структуре цветка венчика *C. rotundifolia* (по Ал. А. Федорову, 1960); а – д – цветки с различным числом (3–7) долей венчика

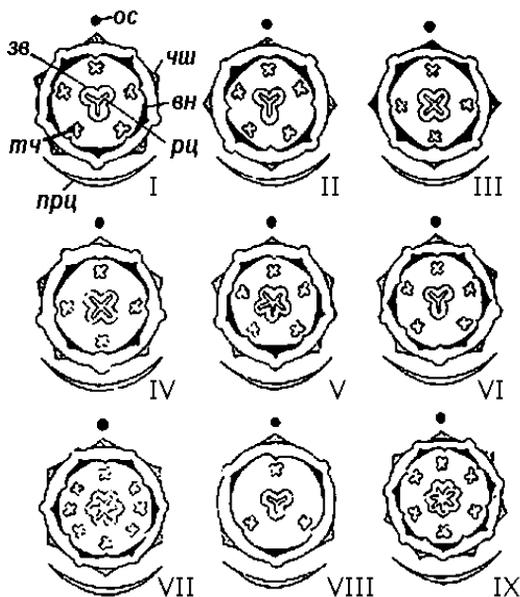


Рис. 38. Диаграммы нормального цветка *C. rotundifolia* и его аномалий (по Ал. А. Федорову, 1960): I – нормальный цветок, II – IX – аномалии. Ос – ось соцветия, прц – прицветник, чш – чашечка, вн – венчик, тч – тычинка, зв – завязь, рц – рыльце

ТАБЛИЦА 7

**Наличие аномалий в строении цветка *C. rotundifolia*
(по Ан. А. Федорову, 1960)**

Характеристика растения	Количество цветков* (в %) с различным числом их частей														
	чашечка						венчик						рыльце		
	3	4	5	6	7	8	3	4	5	6	7	8	2	3	4
Особи, обитающие на обогащенных перегноем почвах (заброшенные огороды)	–	7	83	8	0	2	1	5	89	4	1	–	2	89	8
Особи, обитающие на обедненных (песчаных) почвах	–	5	90	4	1	–	–	6	89	4	1	–	1	91	7

Примечание: * значения каждого показателя даны на основе анализа 100 цветков.

Для представителей рода *Campanula* характерны, в основном, цветки синего цвета (от бледно-голубого до фиолетового). При этом интенсивность окраски в локальных популяциях обычно одинаковая (*C. bononiensis*, *C. lactiflora*), реже изменяется в меньшей или большей степени (*C. persicifolia*, *C. glomerata*). Некоторые виды имеют практически белые цветки с желтоватым (*C. pendula*) или розовым (*C. alliariifolia*) оттенком. Некоторые из них ранее были описаны в качестве отдельных видов (*C. letschumensis*, *C. ochroleuca*, *C. makaschvilii*) и форм. Характер распределения окраски обычно стабильный признак. Венчики большинства видов (*C. latifolia*, *C. persicifolia*) окрашены равномерно, а у *C. tridentata* окраска постепенно темнеет от основания венчика к его зубцам. Следует отметить, что у многих видов (*C. latifolia*, *C. persicifolia*, *C. glomerata* и др.) отмечены «альбиносы» – особи с белыми цветками. Так, в локальной популяции *C. latifolia* с Боровского кургана наряду с синими цветками отмечено несколько особей с белыми венчиками, а близ с. Гостилицы (Ленинградская обл.) около 40% особей имели белые цветки.

У многих колокольчиков на внутрипопуляционном уровне проявляется изменчивость по опушенности разных частей побега и цветка. В природных популяциях *C. persicifolia* выделены формы по опушенности чашечки. Нередко совместно произрастают растения с опушенной и совершенно голой чашечкой. В средней полосе России побеги и цветки *C. latifolia* практически голые, но на Кавказе наблюдается внутрипопуляционная изменчивость по опушенности и выделены формы с сильно опушенными вегетативными побегами и плодами. В результате таксономического анализа видов группы *C. bellidifolia* s.l. (Викторов, 2001) подтвержден высокий уровень внутрипопуляционной изменчивости опушения цветочной трубки, выявленный М. Э. Оганесян (1993 и др.). Ранее этот признак рассматривался как таксономически значимый в этой группе. Важное диагностическое значение для *C. steveni* subsp. *beauverdiana* имеют пузыревидные волоски, образующие опушение трубки чашечки. В зоне интерградации встречаются особи с пузыревидными волосками и без них, т.е. наблюдается внутрипопуляционная изменчивость по этому признаку.

Большинство видов *Campanula* имеют закрытые, монотелические (по Troll, 1964) соцветия. Для некоторых видов (*C. rotundifolia*, *C. alliariifolia*, *C. persicifolia* и *C. rapunculoides*) этот признак не ста-

билен, т.е. наряду с закрытыми соцветиями встречаются особи с открытыми соцветиями (рис. 39). Так, в пределах одной локальной популяции *C. persicifolia* от 15 до 60% особей могут иметь открытые соцветия. Подробно морфогенез побегов в связи с формированием побегов у *C. rapunculoides* изучен Е. А. Седовой и О. В. Гребенщиковой (2001). Авторы уточнили понятие *открытое соцветие* и указывают, что только 4% изученных особей имели открытые соцветия (терминальная апикальная меристема вегетативная или паранхиматизирующая, отмирающая).

Соотношение открытых и закрытых соцветий
C. persicifolia

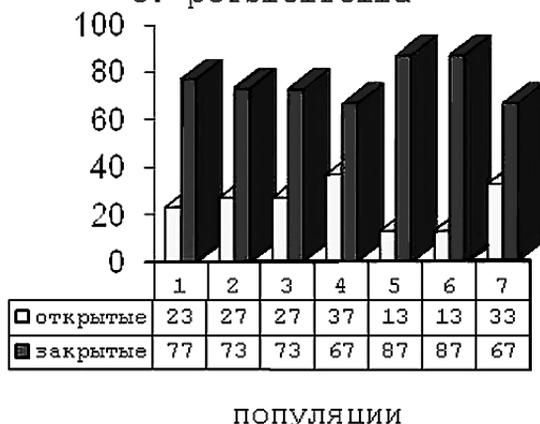


Рис. 39. Диаграмма процентного соотношения открытых и закрытых соцветий в локальных популяциях *C. persicifolia*. Цифрами 1–7 обозначены популяции (экодемы): 1 – ПТЗ (луг); 2 – ПТЗ (лес); 3 – п. Володарского (лес); 4 – п. Володарского (луг); 5 – Шугарово; 6 – Сабурово; 7 – Хатунь

В питомнике у разных видов также отмечено образование открытых боковых соцветий (паракладиев, по Troll, 1964). Следует отметить, что изменчивость соцветий по наличию верхушечного цветка главного и боковых соцветий несколько усложняет их анализ с позиций типологического подхода В. Тrolля (Troll, 1964 и др.).

У представителей рода *Campanula* отмечен разный порядок раскрывания цветков в соцветии (Викторов, 2000). У одного вида обычно наблюдается одинаковый порядок раскрывания цветков. Однако и этот признак может варьировать даже в пределах одной популяции. Так, еще Ал. А. Федоров (1960) показал, что у *C. rotundifolia* наблюдается

внутрипопуляционная изменчивость по порядку раскрытия цветков. На рис. 40 и 41 показаны всевозможные варианты раскрытия цветков в простых и сложных соцветиях: центробежный, центростремительный и смешанные (дивергентный).

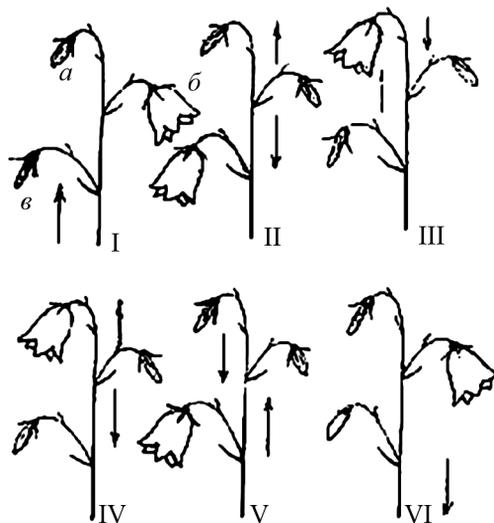


Рис. 40. Порядок раскрытия цветков в простом соцветии *C. rotundifolia* (по Ал.А. Федорову, 1960). Варианты: I – центробежный, II – V – смешанные, VI – центростремительный; а – бутон, б – распутившийся цветок, в – отцветший цветок

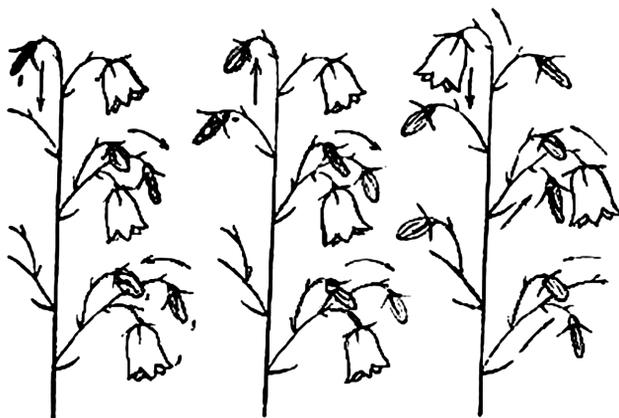


Рис. 41. Порядок раскрытия цветков в сложном соцветии *C. rotundifolia* (по Ал.А. Федорову, 1960). Варианты: I – центростремительный, II – центробежный, III – смешанный; а – бутон, б – распутившийся цветок, в – отцветший цветок

Растения всех видов *Campanula* при выращивании в питомнике быстрее проходили прегенеративный период. Уже к концу первого года жизни у большинства особей изученных видов образуются растения виргинильного возрастного состояния, имеющие хорошо развитый розеточный побег; на второй год – растения зацветают. Единичные особи *C. glomerata*, *C. rapunculoides* и *C. persicifolia* на питомниках с полной освещенностью (Измайловский, Пущино) цвели в августе – сентябре первого года жизни (яровые формы).

В питомниках ГИЗЛ и Измайловском отмечена изменчивость по продолжительности жизни растений. Так, отдельные особи *C. persicifolia* и *C. trachelium* становились малолетниками, а некоторые особи даже монокарпиками. На второй год они образовывали очень мощные ветвистые побеги с большим количеством цветков. На третий год у перезимовавших растений (часть особей отмирает осенью второго года) размеры побегов и их отдельные параметры значительно уступали прошлогодним (табл. 8). В питомнике в г. Пущино несколько особей *C. persicifolia* зацвели в первый год. При выращивании рассады в теплице ГБС РАН и последующей пересадке ее на питомник, в первый же год зацветали *C. bononiensis* и *C. rotundifolia*.

ТАБЛИЦА 8

**Морфологические показатели генеративных побегов и цветков
C. persicifolia в питомнике ГИЗЛ**

Морфологические показатели	2 год жизни	3 год жизни
Длина побега, см	82,1 ± 2,8	60,0 ± 2,2
Длина соцветия, см	13,9 ± 2,0	7,7 ± 1,3
Число узлов	20,3 ± 0,8	20,8 ± 0,7
Число узлов до соцветия	–	15,3 ± 0,6
Число узлов в соцветии	–	5,5 ± 0,3
Число цветков	6,9 ± 0,8	4,3 ± 0,8
Длина венчика, мм	30,5 ± 0,7	27,5 ± 0,7
Диаметр венчика, мм	37,9 ± 0,8	34,1 ± 1,1
Диаметр трубки, мм	–	24,0 ± 0,6
Длина стороны зубца, мм	–	13,1 ± 0,4
Длина листовой пластинки, мм	–	115,7 ± 4,4
Ширина листовой пластинки, мм	7,5 ± 0,4	9,0 ± 0,5

2.3. Межпопуляционная изменчивость

В Московской области в один год были проведены биометрические измерения растений 4 видов колокольчиков: *C. latifolia*, *C. persicifolia*, *C. trachelium* и *C. sergicaria* в 6–7 локальных популяциях. Полученные данные статистически обработаны (Приложение, табл. 1–3). Локальные популяции, а также экодемы каждого из трех видов (*C. latifolia*, *C. persicifolia*, *C. trachelium*) отличаются не только по эколого-фитоценотическим условиям, но и по плотности и численности популяций. Наибольшая плотность генеративных побегов отмечена у *C. latifolia*.

Выборки из популяций по большинству из изученных признаков отличаются между собой, что связано с проявлением экологической формы изменчивости. На межпопуляционном уровне у *C. latifolia* отмечена высокая амплитуда варибельности длины соцветия (размах колебаний в 1985 г. – 3,5 раза, в 1986 г. – в 2,5 раза), число цветков на побеге (в 1985 г. – в 3,2 раза, в 1985 г. – в 3,5 раза); остальные признаки отличаются менее значительно (в 1,2–1,6 раза). Наиболее стабильны размеры цветка (рис. 42).

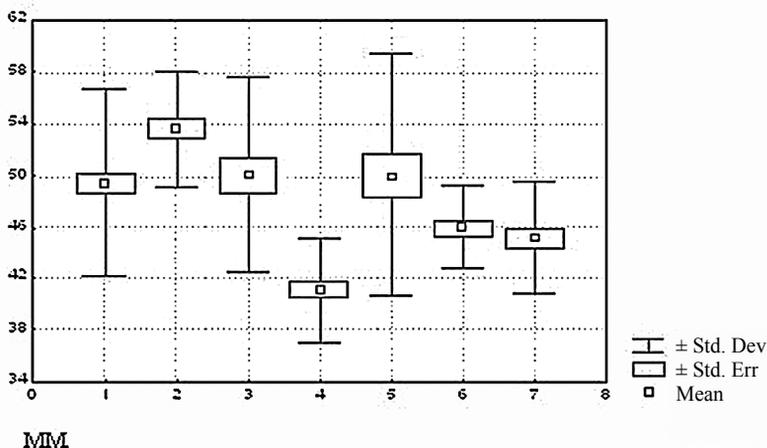


Рис. 42. Варьирование длины венчика в разных локальных популяциях *C. latifolia*: 1 – ст. Икша, 2 – п. Возрождение, 3 – в-д Гремячий, 4 – Боровской курган, 5 – ст. Калистово, 6 – Н. Иерусалим, 7 – ГИЗЛ

У других видов наибольшая варибельность на межпопуляционном уровне также отмечена для длины соцветия и числа цветков. В 1987 г. в разных популяциях у *C. persicifolia* длина соцветия различается

в 2,4 раза, число цветков в 1,9 раза; у *C. trachelium* в 3,3 раза и в 2 раза соответственно. Таким образом, высокий уровень внутри- и межпопуляционной изменчивости характерен для длины соцветия и числа цветков на побеге, а наиболее стабильны у всех видов размеры цветка и число узлов на побеге.

Выращивание растений *C. latifolia* в питомнике ГИЗЛ показало, что размах межпопуляционной изменчивости морфологических показателей побега и цветка при интродукции по сравнению с природными популяциями несколько уменьшился по длине побега и соцветия, числу узлов и цветков на побеге, длине венчика и одновременно несколько увеличился по длине и ширине листа. Однако данный вывод не совсем корректен, т.к. в природных условиях проведено сравнение средневозрастных генеративных особей, а в питомнике растения 3-го года жизни – молодых генеративных растений. Наиболее вариабельными в культуре оказались длина соцветия (в 2,7 раза), число цветков (в 1,8 раза).

При выращивании *C. persicifolia* в питомнике ГИЗЛ происходит увеличение длины побега (до 1,0–1,6 м, в природе до 0,8–1,1 м), возрастает длина соцветия, число узлов на побеге, увеличиваются размеры венчика (приложение, табл. 2). Уровень межпопуляционной изменчивости растений в питомнике оказался меньше, чем в природе, за исключением размеров венчика. Наиболее вариабельными признаками в культуре оказались длина соцветия, число цветков и длина генеративного побега. В Измайловском питомнике (оптимальном по экологии) побеги сформировались более высокие с мощными соцветиями, по сравнению с природой, а число узлов на побеге и размеры венчика практически не изменились.

Выращивание в питомнике ГИЗЛ растений *C. trachelium* привело к увеличению длины побега (средние значения в природе – 61–106 см, в культуре – 93–127 см), длина соцветия (соответственно 13–41 см и 38–52 см), число узлов (17–21 и 20–27) и размеры венчика. В частности, в 1987 г. длина венчика в локальной популяции (Боровской курган) составила $31,7 \pm 0,8$ мм, а в культуре (потомство той же природной популяции) – $43,3 \pm 0,9$ мм, а диаметр венчика соответственно $28,9 \pm 0,9$ и $42,2 \pm 1,0$. Сравнение полученных значений с помощью коэффициента Стьюдента выявило достоверные различия и по длине венчика ($t_{st} = 9,7$) и его диаметру ($t_{st} = 9,9$) на 99,9% доверительном уровне.

Таким образом, при интродукции один из наиболее константных признаков может значительно изменяться.

Сравнительное изучение морфологических показателей растений *C. cervicaria* в локальных популяциях и культуре показывает, что в питомнике почти не изменяется длина побега (средние значения в локальных популяциях – 96–109 см, в культуре 72–117 см), уменьшается длина соцветия (соответственно 20–60 см и 28–42 см), слабо изменяется число узлов (18–44 и 26–35) и число цветков (66–150 и 70–120).

Дисперсионный (однофакторный) анализ выборок показал, что локальные популяции трех видов (*C. latifolia*, *C. persicifolia*, *C. trachelium*) достоверно различаются по большинству изученных признаков (табл. 9). Полученные результаты можно объяснить адаптивными изменениями, лежащими в пределах нормы реакции, на что указывают и перекрывающиеся лимиты разных признаков (приложение, табл. 1–3). Однако наблюдаемые различия могут возникнуть и в результате действия дрейфа генов и разных форм отбора в конкретных эколого-фитоценотических условиях, что приводит к разнице генофонда локальных популяций.

ТАБЛИЦА 9

Результаты дисперсионного анализа изменчивости признаков генеративного побега в локальных популяциях

Вид	<i>C. latifolia</i>		<i>C. persicifolia</i>		<i>C. trachelium</i>	
	1	2	1	2	1	2
Длина побега	14,29	40,53	13,52	5,44	40,06	25,36
Длина соцветия	9,28	26,33	11,76	8,43	21,25	14,27
Число узлов	8,85	17,58	4,48	1,92	3,75	5,67
Число узлов до соцветия	14,52	27,22	6,59	7,50	2,35	4,79
Число узлов в соцветии	6,97	18,85	5,32	6,04	6,75	6,77
Число цветков	4 38	27,12	5,97	4,76	11,30	9,60
Длина венчика	16,75	50,60	8,57	1,42	2,46	1,18
Диаметр венчика	7,05	13,45	6,32	7,19	3,35	4,25
Диаметр трубки венчика	9,82	19,75	4,98	2,78	5,18	4,16
Длина стороны зубца	9,77	25,94	4,56	3,95	5,52	7,89
Длина черешка	2,76	8,05	–	–	8,16	15,81

Вид	<i>C. latifolia</i>		<i>C. persicifolia</i>		<i>C. trachelium</i>	
	1	2	1	2	1	2
число факторов	1	2	1	2	1	2
Длина лист. пластинки	11,58	31,15	9,23	1,98	8,15	12,98
Ширина лист. пластинки	4,86	24,31	10,55	5,25	13,08	11,38

Примечание: при $n = 30$ разница достоверна при $F \geq 4,0$ ($P = 95\%$), число факторов: 1 – анализ выборок природных популяций, 2 – с учетом выборок из питомника.

Для того чтобы оценить природу выявленных достоверных различий между локальными популяциями, проанализированы выборки из локальных популяций и питомника (семенного потомства популяций) с помощью двухфакторного анализа.

Полученные результаты (табл. 9) показали, что выборки из локальных популяций *C. latifolia* различаются по всем выбранным показателям на высшем уровне достоверности. Единственный признак, по которому в результате двухфакторного анализа не обнаружены различия между локальными популяциями *C. trachelium* – длина венчика. У *C. persicifolia* – 3 признака, по которым не выявлено достоверных различий: длина венчика (как и у *C. trachelium*), а также число узлов на побеге и длина листовой пластинки.

Таким образом, наблюдаемые различия между локальными популяциями *C. latifolia*, *C. persicifolia* и *C. trachelium* нельзя объяснить только изменениями признаков в пределах нормы реакции; по-видимому, существуют различия в соотношении аллелей. Наибольшая степень гетероморфности видовых популяций в пределах Московской области выявлена у *C. latifolia*, наименьшая – у *C. persicifolia*.

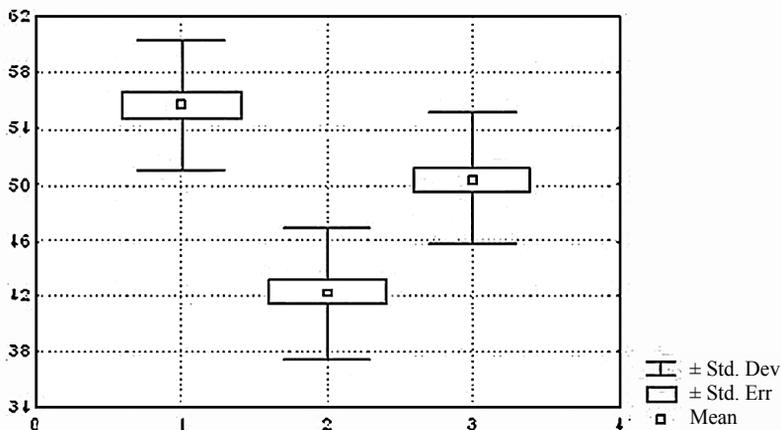
В таблице 10 представлены результаты дисперсионного анализа выборок экомемов природных и интродуцированных популяций в пределах одной локальной популяции. Три экодема *C. latifolia* различаются по всем показателям на высоком уровне достоверности, что является проявлением, главным образом, экологической формы изменчивости. Так, на рис. 43 показано варьирование длины венчика в 3 экодемах *C. latifolia*. Выборки из экодемов характеризуются невысоким размахом изменчивости по этому признаку. Максимальные и минимальные значения длины побега, длины соцветия и диаметра трубки венчика двух экодемов (1 и 2) с резко различными экологическими условиями не перекрываются (приложение, табл. 4).

**Результаты дисперсионного анализа изменчивости признаков
генеративного побега в экодемах**

Вид	<i>C. latifolia</i>		<i>C. persicifolia</i>				<i>C. trachelium</i>	
	Икша		дер. Родники		пос. Володарского		Боровской курган	
число факторов	1	2	1	2	1	2	1	2
Длина побега	140,04	53,49	10,38	0,73	5,45	0,05	5,76	1,65
Длина соцветия	209,32	34,45	7,97	2,41	7,73	1,83	3,98	1,03
Число узлов	68,68	23,10	0,04	2,25	0,26	0,51	0,10	0,17
Число узлов до соцветия	25,53	15,06	0,83	0,13	0,06	0,16	9,17	7,62
Число узлов в соцветии	73,35	21,54	1,01	5,42	0,32	0,42	7,66	6,93
Число цветков	93,64	24,82	0,69	9,45	0,09	0,02	0,05	0,09
Длина венчика	49,66	22,91	7,00	2,64	0,53	0,54	18,57	44,98
Диаметр венчика	13,79	9,61	0,29	0,01	0,20	0,11	18,05	11,58
Диаметр трубки венчика	56,28	17,22	10,16	0,37	0,50	0,24	30,51	14,94
Длина стороны зубца	23,67	9,35	0,24	0,23	0,33	0,63	7,22	5,34
Длина черешка	10,34	2,86	–	–	–	–	54,01	17,05
Длина лист. пластинки	37,34	14,08	0,62	2,83	5,72	3,13	20,70	18,97
Ширина лист. пластинки	14,25	6,06	26,78	27,51	9,58	1,78	18,32	9,65

Примечание: при $n=30$ разница достоверна при $F \geq 4,0$ ($P = 95\%$), число факторов: 1 – анализ выборок природных популяций, 2 – с учетом выборок из питомника.

Двухфакторный анализ подтвердил различия между выборками по всем признакам, за исключением длины черешка. Таким образом, наблюдаемые различия между экодемами *C. latifolia* нельзя объяснить только экологическими условиями, отражаемыми в пределах нормы реакции. В данном случае, по-видимому, существует также разница в соотношении аллелей, сформировавшаяся в результате низкой степени обмена генетической информацией между экодемами в пределах одной локальной популяции.



ММ.

Рис. 43. Варьирование длины венчика в экодемах локальных популяций *C. latifolia* (ст. Икша): 1 – опушка хвойно-широколиственного леса, 2 – широколиственный лес, 3 – осиновый лес

У *C. persicifolia* проанализированы выборки из 4 экодемов двух локальных популяций (приложение, табл. 5). В одной из локальных популяций 2 экодема граничат друг с другом (ПТЗ, около дер. Родники Серпуховского р-на), в другом – находятся на расстоянии около 1 км. (пос. Володарского, Раменский р-н). Однофакторный анализ выборок из обеих локальных популяций показал, что экодемы отличаются по длине побега, длине соцветия и ширине листовой пластинки.

Близко расположенные экодемы (ПТЗ) достоверно различаются еще по длине венчика и диаметру трубки, а далеко расположенные – по длине листовой пластинки. Двухфакторный анализ подтвердил различия между экодемами, расположенными около дер. Родники, только по ширине листовой пластинки и одновременно выявил – по числу цветков и числу узлов в соцветии. Между экодемами пос. Володарского различия по всем показателям оказались недостоверны. Следовательно, обмен генетической информацией между экодемами одной локальной популяций *C. persicifolia*, по видимому, идет достаточно интенсивно.

Анализ двух экодемов *C. trachelium* (приложение, табл. 6) показал, что они достоверно различаются по большинству признаков,

за исключением длины соцветия, общего числа узлов на побеге и числа цветков. Двухфакторный анализ подтвердил выявленные различия по этим признакам, кроме длины побега. Таким образом, у изученных экодемов *C. trachelium*, как и *C. latifolia*, по-видимому, наблюдается разница в соотношении аллелей в результате низкого уровня обмена генетической информации.

Таким образом, природные популяции исследованных видов колокольчиков характеризуются высокой степенью изменчивости не только признаков вегетативной части побега, но и размеров цветка. Изученные популяции гетерогенны по целому ряду признаков. Однако выявленный широкий размах изменчивости количественных признаков генеративного побега в природных популяциях модельных видов в Московской области можно рассматривать как естественное состояние видовых популяций колокольчиков, придающий им устойчивость.

У ряда видов отмечена изменчивость морфологии корневищ в зависимости от экологических условий (Рысин, Рысина, 1987). У *C. persicifolia* также выявлена корреляция между длиной корневища и фитоценозом (рис. 44). На лугах, при большой сомкнутости травянистого покрова (до 100%), формируется короткорневищная жизненная форма – длина ежегодных приростов 0,5–1,0 см. В березовых и осиновых лесах, при сомкнутости травянистого покрова (до 80%), формируется длиннокорневищная жизненная форма – длина ежегодных приростов 5–10 см.



Рис. 44. Подземные органы *C. persicifolia* (а – лес, б – луг)

В тенистых лесах длина системы корневища *C. latifolia* не превышает 6 см и ежегодно от него отходит один генеративный побег (очень редко два). Возраст отдельных систем корневищ, как показывает подсчет пеньков от отмерших генеративных побегов, достигает 10 лет, при условии, что ежегодно формируется только один побег (рис. 45). На опушках и вырубках общая длина корневища увеличивается до 10–15 см. От нее, как правило, ежегодно отходит несколько (от 2–3 до 5) надземных побегов. Таким образом, для побегов некоторых видов характерна экологическая форма изменчивости (Викторов, 1993).

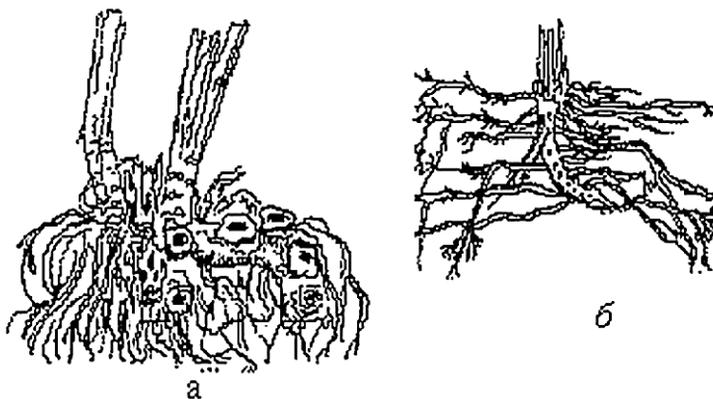


Рис. 45. Подземные органы *C. latifolia* (а – тенистый широколиственный лес, б – опушка хвойно-широколиственного леса).

У некоторых видов отмечена экологическая форма изменчивости в строении корневой системы. Так, для *C. persicifolia* характерна смешанная или придаточная корневая система, мочковатая на лугах и бахромчатая в лесных фитоценозах. Л. П. Рысин и Г. П. Рысина (1987) указывают на зависимость длины придаточных корней *C. persicifolia* не только от типа леса, но и от ассоциации, в которой произрастают особи. Так в редкотравно-зеленомошном сосняке их длина не превышает 15–25 см, а в «пятнах мхов» – до 50 см. Длина корней 1-го порядка – 20–30 см (диаметр – до 3 мм), 2-го порядка – до 6 см (0,3–0,4 мм), 3-го – до 3 см (0,2 мм), 4-го – до 5 мм (0,1 мм). Чаше ветвление продолжается только до 3-го порядка, реже в сосняке разнотравно-брусничном – до 2-го. Глубина проникновения корней обычно не превышает

25–30 см при ширине простираения 50–60 см. По данным В. Н. Голубева (1962), корни *C. persicifolia* в снытевой дубраве уходят на глубину до 60 см, а в степных сообществах даже до 2 м.

Не менее изменчива корневая система *C. rotundifolia*. Так, Л. П. Рысин и Г. П. Рысина (1987) для данного вида выделяют два основных типа подземных органов: 1) корневая система состоит из глубоко идущего главного корня и ветвящихся плагиотропных тонких корневищ и 2) от корневищ вертикально вниз отходят многочисленные придаточные корни; боковые корни ветвятся, длина корней 3 и 4-го порядков не превышает 0,5–1,0 см (рис. 46). Стержневой корень на глубину 25–30 см в сосняке брусничном на 1 м и более – в сосняке зеленомошном. В степных сообществах корень достигает 180 см (Голубев, 1962).

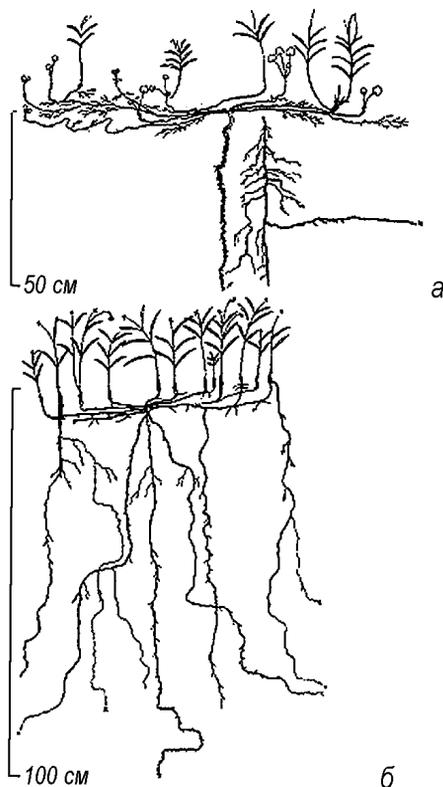


Рис. 46. Подземные органы *C. rotundifolia*: а – в сосняке редкотравно-зеленомошном, б – в разреженных сосновых культурах (по: Рысин, Рысина, 1987)

Следует отметить, что Ал. А. Федоров (1960) указывал на корреляцию размеров цветка *C. rotundifolia* с условиями обитания. Так, особи, обитающие на обогащенных перегноем почвах (заброшенные огороды), имели цветки 20–23 (24) см длины, а обитающие на обедненных (песчаных) почвах – (12) 15–18 (20) см.

Для рода *Campanula* характерны фрондулезные, простые или сложные соцветия. Простые соцветия колокольчиков по форме являются, как правило, кистевидными, сложные – метельчатыми (рис. 47).



Рис. 47. *Campanula sibirica*. Сложное соцветие

Виды с широкой экологической амплитудой могут иметь и простые, и сложные соцветия, что демонстрирует проявление экологической формы изменчивости. Порядок ветвления и количество цветков зависят от условий, в которых произрастают особи. При хорошей освещенности и на достаточно богатых почвах, в том числе при выращивании

в питомнике, *C. alliariifolia*, *C. trachelium*, *C. sibirica*, *C. rapunculoides*, *C. persicifolia* (рис. 48) и др. формируют сложные соцветия. Ветвления осей может доходить до 4–5 порядка. Особи тех же видов, произрастающие на бедных почвах, в условиях более низкой освещенности или более высокой поясности, имеют меньший порядок ветвления и соответственно меньше цветков. Для них характерны, как правило, простые соцветия.



Рис. 48. Варианты строения соцветий *Campanula persicifolia*: А – сложное закрытое соцветие, Б – простое открытое соцветие, В – простое закрытое соцветие

Некоторые из изученных видов имеют только простые соцветия (*C. rotundifolia*, *C. alpina*), другие – сложные (*C. glomerata*, *C. cervicaria*). Следует отметить, что для разных видов *Campanula* наблюдается изменчивость в количестве цветков в соцветии. Только отдельные таксоны (*C. ciliata*, *C. tridentata*), обитающие в альпийском и субальпийском поясах, формируют одиночные цветки.

Важный критерий характеристики формы соцветия в роде *Campanula* – длина цветоножек. Колокольчики имеют цветоножки разной длины, что является нередко диагностическим признаком. Большинство видов имеют цветоножки среднего размера. Для некоторых таксонов характерны очень длинные цветоножки (*C. alpina*), для других – короткие (*C. bononiensis*). Следует отметить, что лектотип

C. bononiensis ([Ic.], Morison, 1715, Pl. Hist. Univ. Oxon. 2, sect. 5, tab. 4, fig. 38. – Викторов (2002)) имеет нетипичные для таксона соцветия с цветками с хорошо выраженными цветоножками. Как показал анализ гербарного материала из Западной Европы, на данной территории произрастает форма *C. bononiensis* с хорошо развитыми цветоножками.

Интересные закономерности были получены при изучении семенной продуктивности у модельных видов (табл. 11). Они в целом сходны с закономерностями, полученными при сравнении показателей генеративных побегов.

Таблица 11

Семенная продуктивность некоторых видов рода *Campanula*

Вид	Происхождение семян	Кол-во семян в 1 коробочке	Кол-во коробочек на 1 побеге	Реальная семенная продуктивность
<i>C. cervicaria</i>	Сабурово	$\frac{275 \pm 26}{(168 - 354)}$	$\frac{81 \pm 10}{(53 - 157)}$	22382 ± 3553
	п-к, 2 г.ж.	$\frac{289 \pm 20}{(113 - 454)}$	$\frac{89 \pm 10}{(24 - 194)}$	28320 ± 3445
<i>C. latifolia</i>	Икша, опушка	$\frac{370 \pm 11}{(224 - 470)}$	$\frac{23 \pm 1}{(15 - 37)}$	8510 ± 433
	t	24,0	12,0	18,2
	Икша, шир. лес	$\frac{80 \pm 5}{(28 - 127)}$	$\frac{6 \pm 1}{(2 - 11)}$	430 ± 85
	t	2,9	4,3	4,4
	Икша, смеш. лес	$\frac{115 \pm 11}{(39 - 223)}$	$\frac{12 \pm 1}{(6 - 18)}$	1380 ± 175
	t	16,4	7,8	15,3
	п-к, 4 г.ж.	$\frac{447 \pm 18}{(301 - 601)}$	$\frac{18 \pm 1}{(14 - 33)}$	7958 ± 453
	п-к, 2 г.ж.	$\frac{157 \pm 13}{(70 - 371)}$	$\frac{2 \pm 1}{(1 - 6)}$	388 ± 78
<i>C. persicifolia</i>	ПТЗ, лес.	$\frac{289 \pm 32}{(43 - 658)}$	$\frac{6 \pm 1}{(3 - 12)}$	1734 ± 348
	t	0,4	0,7	0,8
	ПТЗ, луг	$\frac{305 \pm 29}{(79 - 552)}$	$\frac{7 \pm 1}{(2 - 17)}$	2135 ± 480
	п-к, 2 г.ж.	$\frac{780 \pm 38}{(334 - 1037)}$	$\frac{19 \pm 2}{(7 - 38)}$	14744 ± 1580

Вид	Происхождение семян	Кол-во семян в 1 коробочке	Кол-во коробочек на 1 побеге	Реальная семенная продуктивность
<i>C. trachelium</i>	ГИЗЛ	$\frac{172 \pm 10}{(82 - 278)}$	$\frac{16 \pm 2}{(6 - 45)}$	2776 ± 415
	п-к, 2 г.ж.	$\frac{125 \pm 13}{(34 - 298)}$	$\frac{31 \pm 2}{(13 - 65)}$	3863 ± 490
	t	2,7	4,8	5,2
	п-к, 2 г.ж.	$\frac{168 \pm 9}{(106 - 276)}$	$\frac{57 \pm 5}{(15 - 123)}$	9469 ± 964

Примечание: при n = 25 разница достоверна при $F \geq 2,0$ (P = 95%)

Между 3 экодемами *C. latifolia* были выявлены достоверные различия по всем показателям. Наибольшее число коробочек (23 ± 1), наибольшее число семян в одной коробочке (370 ± 11) и соответственно самая высокая реальная семенная продуктивность (8510 ± 433) отмечены на опушке хвойно-широколиственного леса, а наименьшие показатели (почти в 20 раз) – в темном широколиственном лесу (реальная семенная продуктивность – 430 ± 85). Сравнительный анализ разных показателей семеношения у *C. persicifolia* в двух экодемах, расположенных в осиновом лесу и на материковом лугу, не выявил существенных различий между ними.

Сравнение семеношения растений в природе и у их потомства в питомнике показало, что в условиях питомника семенная продуктивность побега, как правило, выше, чем в природе. Наиболее ярко это проявляется у *C. persicifolia*, у которого семенная продуктивность в питомнике (14744 ± 1580) почти в 7 раз выше, чем в природных условиях (2135 ± 364). Показатели семенной продуктивности изменяются с возрастом (возрастная форма изменчивости). Так, у *C. latifolia* на 2-ом году жизни формируется в 9 раз меньше коробочек, по сравнению с 4-х летними растениями.

Масса семян *C. latifolia* (табл. 5) в 7 локальных популяциях Московской области варьирует в 1.5 раза ($27,2 - 40,7$ мг). При сравнении массы семян из двух экодемов одной локальной популяции (Дмитровский р-н, ст. Икша) выявлены достоверные различия ($t_{st} = 6,2$). При последующем перенесении *C. latifolia* в культуру на 3 год растения сформировали вполне полноценные семена. Их масса ($35,0 \pm 0,4$) существенно превосходила ($t_{st} = 15,2$) природные ($27,4 \pm 0,3$) семена.

Изучение всхожести семян *C. latifolia* показало высокий уровень их межпопуляционной изменчивости (табл. 5). Семена, собранные под Н. Иерусалимом (Истринский р-н) имели всхожесть ($42\% \pm 9$) в 2 раза меньше, чем близ в-да Гремячий (Загорский р-н) – $94\% \pm 4$. Более существенно варьирует процент покоящихся семян 6 ± 4 и 58 ± 9 соответственно. Кроме того, выявлены достоверные различия по всхожести ($t_{st} = 2,6$) и проценту покоящихся ($t_{st} = 4,3$) семян, собранных в двух экодемах близ ст. Икша.

Для всхожести семян *C. persicifolia* (табл. 12) выявлен не только невысокий уровень внутривидовой, но и межпопуляционной изменчивости. Длительное хранение (12–15 лет) большинства образцов привело к достоверному понижению их всхожести. Следует отметить, что некоторые образцы (пос. Володарского, лес – $t_{st} = 0$) практически не изменили свои посевные качества. Выявлен высокий уровень внутри- и межпопуляционной изменчивости по сохранению их посевных качеств. Во всех образцах семян *C. persicifolia* заметно увеличивается вариационный коэффициент (в образце из д. Сабурово, 1987 г. $C_v \% -$ с $4,4\%$ до $149,1\%$).

Таблица 12

Влияние сверхглубокого замораживания семян видов рода *Campanula* на их всхожесть и жизнеспособность

Вид	Происхождение семян	Всхожесть			Жизнеспособность		
		К	t_{st}	БЗ	К	t_{st}	БЗ
<i>C. bononien-sis</i>	с. Хатунь Питомник	75 ± 7	0,1	76 ± 6	79 ± 5	0,2	80 ± 3
		90 ± 1	0,9	88 ± 2	92 ± 1	0,6	90 ± 3
<i>C. cervicaria</i>	Питомник пос. Возрождение д. Сабурово пл. Садовая	44 ± 6	1,4	53 ± 5	50 ± 6	0,3	47 ± 6
		38 ± 7	1,1	53 ± 11	61 ± 7	0,7	69 ± 8
		63 ± 7	0,6	57 ± 8	70 ± 8	0,2	72 ± 4
		90 ± 3	3,2	74 ± 4	94 ± 2	2,5	85 ± 3
<i>C. glomerata</i>	д. Сабурово пос. Володарского Боровской курган с. Хатунь ГИЗЛ Питомник	67 ± 4	1,1	73 ± 4	73 ± 4	2,2	83 ± 2
		52 ± 7	2,4	70 ± 3	84 ± 2	0	84 ± 2
		64 ± 5	1,6	82 ± 10	92 ± 1	0	92 ± 1
		41 ± 8	5,8	70 ± 3	46 ± 8	3,0	72 ± 3
		73 ± 4	0,7	78 ± 6	86 ± 4	0,5	89 ± 4
	28 ± 5	2,0	40 ± 3	90 ± 1	1,6	85 ± 3	

Вид	Происхождение семян	Всхожесть			Жизнеспособность		
		К	t _{st}	БЗ	К	t _{st}	БЗ
<i>C. latifolia</i>	Икша (опушка)	32 ± 7	0,2	30 ± 7	82 ± 5	0	82 ± 3
	Икша (лес)	33 ± 4	0,3	31 ± 4	84 ± 4	0,4	86 ± 2
	Икша (поляна в лесу)	41 ± 2	1,1	49 ± 7	91 ± 3	0	91 ± 3
	Питомник	40 ± 5	4,5	14 ± 3	74 ± 4	3,9	52 ± 4
<i>C. persicifolia</i>	ПТЗ (лес)	98 ± 1	0	98 ± 1	98 ± 1	0	98 ± 1
	ПТЗ (луг)	97 ± 1	1,1	95 ± 1	97 ± 1	1,1	95 ± 1
	пос. Володарского	98 ± 1	0	98 ± 1	98 ± 1	0	98 ± 1
	Питомник	92 ± 2	1,3	95 ± 1	92 ± 2	1,3	95 ± 1
<i>C. trachelium</i>	Питомник	48 ± 4	3,0	65 ± 4	67 ± 4	1,6	77 ± 5
	Боровской курган (лес)	73 ± 3	0,6	76 ± 4	90 ± 2	0,3	89 ± 3
	Боровской курган (луг)	62 ± 3	0,6	59 ± 4	84 ± 2	1,9	91 ± 3

Примечание: БЗ – быстрое замораживание в жидком азоте, t_{st} – коэффициент Стьюдента, при n = 5 разница достоверна при t ≥ 2,3 (P = 95%)

С целью определения оптимального режима сохранения семян¹⁷ были проведены эксперименты по замораживанию семян в жидком азоте. Одномесячное замораживание семян (табл. 12) показало, что семена, собранные в один год в разных природных популяциях и в разных экологических условиях, могут по разному реагировать на криоконсервацию. Так, быстрое замораживание (БЗ) в жидком азоте семян двух изученных популяций *C. bononiensis* не повлияло ни на их всхожесть, ни на жизнеспособность. Семена, собранные в условиях питомника, близкого по экологическим условиям к природным популяциям (гряды на солнце, *C. bononiensis* – луговой вид), реагировали на криоконсервацию подобно природным.

Тенденция к снижению всхожести после замораживания семян *C. cervicaria* (табл. 12) подтвердилась при изучении образцов семян из четырех популяций, но разница по всхожести между контролем и опытом достоверна только для одного образца (пл. Садовая, t_{st} = 3,2). У образца семян из другой популяции (пос. Возрождение) всхожесть даже имела тенденцию к повышению, но разница недостоверна (t_{st} = 1,1). На общее число жизнеспособных семян криоконсервация не повлияла.

¹⁷ В лабораторных условиях семена *Campanula* очень быстро теряют всхожесть (Тихонова, Виктор, 2004).

У образцов семян *C. glomerata*, собранных в 5 природных популяциях и в питомнике (гряды в тени, условия резко отличные от природных), наблюдается устойчивое повышение всхожести после криоконсервации ($t_{st} = 0,7-5,8$). У семян, собранных в питомнике, всхожесть была низкой, по-видимому, из-за глубокого периода покоя семян как в контроле, так и при БЗ. Замораживание при сверхнизких температурах больше влияет на процент всхожих семян, чем на общий процент семян, сохраняющих жизнеспособность.

Семена *C. latifolia*, собранные в 3 экодемах одной локальной популяции, оказались весьма близкими по всхожести и в контроле, и после замораживания. Семена, собранные в питомниках, имели большую всхожесть, чем из природных местообитаний. В питомнике «на солнце» (неоптимальной экологии) сформировались семена, плохо перенесшие БЗ: отмечено достоверное снижение всхожести ($t_{st} = 4,5$) и жизнеспособности ($t_{st} = 3,9$). Семена *C. persicifolia* как из природных популяций, так и из питомника, практически не реагировали на замораживание. Быстрое замораживание семян *C. trachelium* повысило всхожесть семян из питомника ($t_{st} = 3,0$), но мало повлияло на семена из природных популяций.

Таким образом, результаты замораживания семян одной популяции (особенно собранные в культуре) еще не определяют видовой реакции на криоконсервацию. Изучение генетически разнородного материала из разных экологических условий показывает, что их реакция на замораживание может быть неодинаковой.

2.4. Гибридная изменчивость в роде *Campanula*

Гибридогенное видообразование, по-видимому, играло существенную роль в формировании современного облика рода *Campanula* и семейства *Campanulaceae* в целом, а некоторые группы образовались в результате гибридизации. Однако исследователи нередко переоценивают роль гибридизации в видообразовании растений. Следует внимательно относиться к замечанию К. М. Завадского (1968), что гибридная форма является только «видом в возможности». От особи, возникшей гибридным путем (гибрида), до гибридогенного вида огромное расстояние во времени. Кроме того, некоторые формы, очень отличные от типичной, легко принять за гибриды или даже виды гибридогенного происхождения.

В роде *Campanula* описано немало гибридов, часто используемых в цветоводстве. Селекционерами выведено множество сортов (форм) в результате гибридизации между разными видами. Нередко образуются гибриды в ботанических садах при совместном выращивании на участке видов, которые в природных условиях никогда не произрастают вместе. Так, Крук (Crook, 1951) в своей известной монографии “*Campanulas. Their cultivation and classification*” приводит сведения о 52 гибридах. В частности, он указывает, что наибольшее число гибридов образуется у *C. carpatica* и *C. rotundifolia* с другими видами. Многие из них очень декоративны и используются в озеленении.

В литературе время от времени появляются новые сведения о гибридизации колокольчиков и описываются новые таксоны гибридогенного происхождения. Так, например, W. Dress (1961) отмечает, что *C. punctata* subsp. *hondoensis* – гибрид между *C. latifolia* и *C. medium*. Об образовании нового гибридного вида – *C. x spryginii* Sakson. et Tzvel. на территории Жигулевского заповедника в результате гибридизации *C. rapunculoides* и *C. bononiensis* указывают Н. Н. Цвелев и С. В. Саксонов (1995). Авторы отмечают, что этот таксон отличается от *C. rapunculoides* более мелкими цветками (чашечкой и венчиком), более многоцветковым и менее однобоким соцветием, а от *C. bononiensis* – более крупными цветками, очень короткими и опушенными (а не голыми) чашечками и довольно рассеянно опушенными листьями. В 1999 году М.В. Олонова для Западной Сибири и Восточного Урала описала *C. glomerata* subsp. *krylovii*, имеющий, по мнению автора, гибридное происхождение между *C. glomerata* и *C. farinosa*. Новый таксон очень похож на *C. farinosa*, но не имеет сероватой войлочной опушения. Согласно первоописания, от *C. glomerata* subsp. *glomerata* он отличается опушенным снаружи венчиком, а от *C. glomerata* subsp. *farinosa* – волосистыми, а не густоволосистыми на нижней стороне листьями.

Анализируя указания разных авторов (Dress, 1961; Gadella, 1967; Цвелев, Саксонов, 1995; Олонова, 1999 и др.) о гибридизационных процессах, следует очень осторожно относиться к выводам о гибридогенном видообразовании в разных группах. В частности, сложно согласиться с выделением Н. Н. Цвелевым и С. В. Саксоновым (1995)

популяции, характеризующейся гибридной изменчивостью, как отдельного вида – *C. x sprygini*, т.к. на той же территории произрастают *C. rapunculoides* и *C. bononiensis* и между ними, по-видимому, до сих пор происходит переопыление.

Еще сложнее признать *C. glomerata* subsp. *krylovii*, описанный М. В. Олоновой (1999), на основании того, что растения не похожи на типичные (по мнению автора) особи *C. farinosa*. Более того, как показывает сравнительный анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости *C. glomerata* в Европейской части России, *C. farinosa* представляет собой лишь экологическую форму, не имеющую самостоятельного ареала. Это вполне согласуется с указаниями А. К. Скворцова (1968), что за гибриды часто принимают формы, связанные с внутривидовой изменчивостью.

Возникает немало вопросов относительно утверждения W. Dress (1961) о признании *C. punctata* subsp. *hondoensis* в качестве гибрида между *C. latifolia* и *C. medium*, т.к. доказательств этому нет. Кроме того, в работе автор не приводит и своего представления о происхождении самого *C. punctata*, который тоже может быть гибридного происхождения (*C. latifolia* x *C. medium*), что требует специального обсуждения и доказательств.

Весьма интересные данные о гибридизации *C. persicifolia* и *C. latiloba* приведены в работе Th. Gadella (1967). Автор приводит сравнительную характеристику обоих видов и гибрида (табл. 13).

Таблица 13

Характеристика *C. persicifolia*, *C. latiloba* и гибрида

Характеристики	<i>C. persicifolia</i>	гибрид	<i>C. latiloba</i>
Высота стебля, см	до 100	до 45	до 60
Диаметр стебля в основании, мм	до 4	до 3	до 8
Верхние стеблевые листья	намного короче нижних	не короче нижних	
Край базальных листьев	слабо зубчатый	четко зубчатый	
Длина цветоножки, мм	50 (30–70)	30 (20–30)	1 (1–2)
Длина венчика, мм	35 (34–36)	20	22–24
Длина чашечки, мм	16 (15–17)	12 (11–12)	11
Форма венчика	ширококолокольчатый	колокольчатый	

Характеристики	<i>C. persicifolia</i>	гибрид	<i>C. latiloba</i>
Глубина венчика, мм	25	13	16
Диаметр венчика, мм	35	20	20–25
2n =	16	16	16

В ходе полевых исследований в разных регионах бывшего СССР, в питомниках, а также при изучении гербарных образцов в разных коллекциях отмечено образование x особей гибридного происхождения между разными видами (Викторов, 2000). В частности, наблюдается образование гибридных форм между *C. trachelium* и *C. rapunculoides* на территории парка в ГИЗЛ «Горки Ленинские», где популяции обоих видов произрастают совместно. Так, наряду с типичными особями были отмечены растения, обладающие промежуточными признаками (в том числе таксономически значимыми): длина венчика, отношение длины зубцов чашечки к длине венчика, форма листьев, характер опушения и др.

В Северной Осетии и на Лагонакском нагорье, а также питомнике ГБС РАН, отмечены особи из подрода *Scapiflorae*, имеющие листья с хорошо выраженными тремя зубцами на верхушке листовой пластинки и редкозубчатым краем. Подобные особи были описаны в качестве самостоятельных таксонов. Так, *C. circassica*, по мнению автора (Фомин, 1905), занимает промежуточное положение между *C. saxifraga* и *C. tridentata* и является гибридной по происхождению формой между ними (отличается несколькими островатыми зубцами на верхушке листьев) (Викторов, 2005).

В монографии «Растительность и флора Карпат» М. Г. Поповым (1949) был выделен *C. subcapitata*. Как отмечает автор, этот вид из ближайшего родства *C. glomerata*, и высказывает предположение о его гибридогенном происхождении между *C. glomerata* и *C. multiflora*. Он указывает, что полиморфизм *C. glomerata* возник за счет гибридизации с близким видом группы *C. cervicaria*, а возможно, с видами типа *C. bononiensis*. Отличительные признаки *C. subcapitata*: мелкие цветки (длиной до 15 мм), горизонтальное корневище и доли чашечки, еще более удлиненные, чем у *C. glomerata*.

Усиление антропогенного фактора может приводить к нарушению изолирующих механизмов и тем самым образованию зон гибридизации между видами (Викторов, 1998 и др.). Так, современное состояние

в группе *C. sibirica* s.l., где выделено 8 подвидов, можно объяснить образованием таких зон. По нарушениям, особенно вдоль дорог, растения разных видов могли мигрировать, происходило переопыление, т.к. отсутствовали механизмы репродуктивной изоляции и возникали зоны вторичной интерградации. Вследствие этого ряд видов потеряли свою самостоятельность, и мы в настоящее время рассматриваем их в качестве подвидов и форм (Викторов, 1999).

Большое количество (*C. woronovii*, *C. calcarata*, *C. dzyschrica* и др.), близких к *C. collina* и *C. sarmatica* узкоэндемичных видов, произрастающих на Кавказе, обладают сходным набором признаков и некоторые, по-видимому, имеют гибридное происхождение. Высказано предположение (Викторов и др., 1998 и др.), что весь их комплекс можно рассматривать как сингамеон. Однако для подобного утверждения необходимы специальные исследования с применением генетических методов, т.к. эти таксоны могли возникнуть и в результате мутаций.

При изучении внутривидовой изменчивости ряда видов в природе и гербарных образцов в различных хранилищах выделены особи, отличающиеся от типичных особей по одному или нескольким диагностически значимым признакам (Викторов, 2005). В частности, в гербарии БИН РАН обнаружены особи *C. sibirica* subsp. *hohenacheri*, у которых отсутствовали придатки чашечки, при сохранении комплекса видовых признаков. Отсутствие придатков чашечки можно объяснить как гибридизацией (гибридная изменчивость), так и возможными мутациями (внутривидовая изменчивость). Следует отметить, что наличие или отсутствие придатков чашечки и их форма считаются надежным диагностическим признаком вида и подвида, а также используются и на более высоких уровнях (секция). Альфонс Декандоль (Candolle, 1830) рассматривал данный признак как важнейший для систематики рода *Campanula*. Однако и этот признак оказывается варибельным.

В ходе таксономического анализа высказано предположение, что монотипный подрод *Odontocalyx* занимает промежуточное положение между подродом *Campanula* и подродом *Rapunculus* (Викторов, 2002). *C. lasiocarpa*, по-видимому, гибрид между *C. dasyantha* subsp. *chamissonis* (subgenus *Campanula*) и одним из видов subgenus *Rapunculus*, возможно *C. stevenii* subsp. *turczaninovii*. По внешнему виду (жизненная форма, вегетативные органы) он сходен с первым

видом, а коробочками, раскрывающимися у верхушки тремя порами, сходен с *C. stevenii* subsp. *turczaninovii*.

Подводя итог, можно отметить, что появление сильно уклоняющихся форм в роде *Campanula* может быть следствием гибридизации между видами или полиморфизма. Установить истинную природу выявленных форм возможно только с учетом проявления закона гомологических рядов наследственной изменчивости и применением генетических методов исследования. Выявление и изучение гибридогенных видов может значительно прояснить весьма сложную таксономическую ситуацию не только в роде *Campanula*, но и в семействе *Campanulaceae*.

Создание коллекций в ботанических садах позволяет решить множество задач, в том числе способствовать сохранению видов. Интродукция колокольчиков, как и других растений, имеет ряд сложностей. В частности, при близком выращивании в питомнике видов из различных регионов (особенно при привлечении видов не только отечественной, но и мировой флоры) происходит их переопыление, невозможное в природе (в силу различий в ареале), и образование разнообразных гибридных форм. Кроме того, в культуре, вследствие смены экологических условий, теряются многие формы, свойственные природным популяциям и, следовательно, происходит обеднение генофонда. Этот недостаток, по-видимому, можно частично устранить при наличии нескольких участков для интродукции, удаленных друг от друга и отличающихся экологическими условиями (однако это требует дополнительных затрат, прежде всего финансовых).

2.5. Использование закономерностей внутривидовой изменчивости при таксономическом анализе

При таксономическом анализе широкоареальных видов основное внимание уделяется анализу изменчивости географических популяций. В соответствии с географо-морфологическим методом, изменчивость растений рассматривается с учетом экологических условий и географического положения популяции (ареала). Большое значение имеет разносторонний анализ внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивости. Необходимо также учитывать различные проявления внутриорганизменной изменчивости. Таким образом, только

при всестороннем анализе различных объектов, категорий и форм изменчивости можно получить объективные выводы.

В сложных таксономических ситуациях, наряду с методами одномерной статистики, часто используют различные методы многомерной статистики (кластерный, факторный и дискриминантный анализы). Разберем несколько конкретных таксономических ситуаций в группах, традиционно считающихся дискуссионными в роде *Campanula*.

2.5.1. Секция *Sibiricae*

Одной из традиционно сложных в таксономическом отношении групп в роде *Campanula* является секция *Sibiricae*. Это объясняется рядом причин: 1) широкое распространение таксонов (Европа, Западная Сибирь, Западная и Средняя Азия, Кавказ), 2) высокий уровень внутри- и межпопуляционной изменчивости признаков локальных и географических популяций, 3) большое влияние экологических условий на степень изменчивости признаков, 4) отсутствие ярко выраженной изоляции между выделенными таксонами, 5) единый тип стратегии – эксплеренты.

Всесторонний таксономический анализ в группе *C. sibirica* s.l. с применением методов одномерной и многомерной статистики показал, что многие выделенные таксоны весьма изменчивы и не имеют изолированных ареалов, а некоторые представлены единичными экземплярами. В результате проведенного исследования (Викторов, 2000) сделан вывод: на территории бывшего СССР произрастает только один вид *C. sibirica*, остальные же, ранее выделявшиеся таксоны заслуживают более низкого ранга.

Результаты статистического анализа выборок из разных регионов Европейской части России, Западной Сибири и Средней Азии (приложение, табл. 10) показывают, что они несколько отличаются друг от друга по абсолютным и относительным показателям. Однако значения всех признаков в значительной степени перекрываются. Это связано, прежде всего, с высоким уровнем внутривидовой изменчивости. Наибольшие значения коэффициента вариации во всех выборках отмечены для длины побега ($C_v\% = 27,0-43,0$), числа узлов в соцветии ($C_v\% = 26,3-47,9$) и особенно длины соцветия ($C_v\% = 39,0-79,9$) и число цветков ($C_v\% = 60,6-101,7$). Весьма существенно на внутривидовом уровне варьируют размеры придатков чашечки: их

длина (в 2–8 раз), отношение к ним длины зубцов чашечки (до 20 раз). Кроме того, высокие коэффициенты вариации отмечены для двух индексов: длина/ширина придатков чашечки ($C_v\% = 23,2–55,2$) и длина завязи/длина придатков завязи ($C_v\%$ – до 46,2). Последние признаки являются таксономически значимыми в данной группе. Следует отметить, что кроме перечисленных признаков в каждой выборке имеется еще группа признаков с высоким уровнем внутривидовой изменчивости, в других же выборках наблюдается низкий уровень внутривидовой изменчивости этих признаков. Так, индекс длина венчика/длина столбика в выборке из Красноярского края варьирует на очень высоком уровне ($C_v\% = 87,2$), а в Башкирии – довольно низким ($C_v\% = 9,0$). В выборке из Красноярского края наблюдается очень высокий уровень внутривидовой изменчивости индекса – длина венчика/диаметр венчика ($C_v\% = 127$), а в выборке из Казахстана – низкий ($C_v\% = 9,6$) уровень.

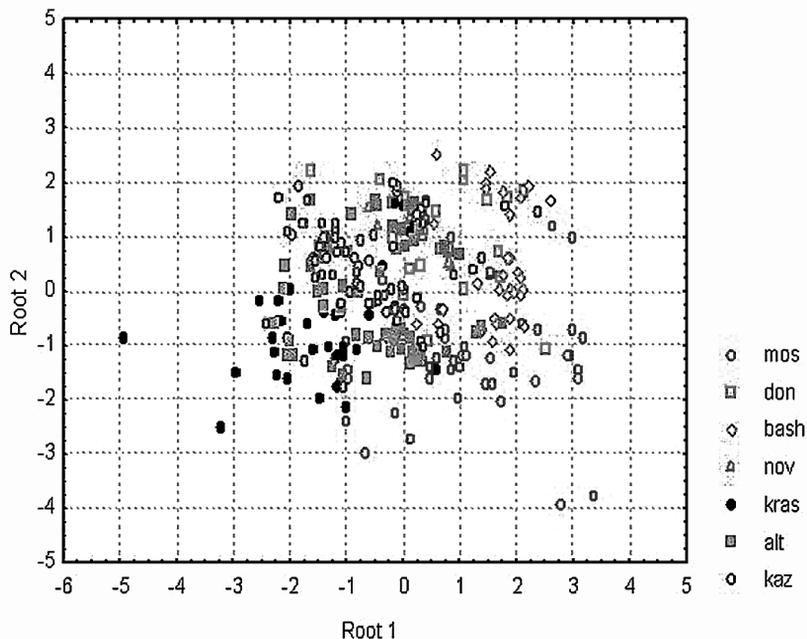


Рис. 49. Результаты дискриминантного анализа выборки из разных популяций *C. sibirica* s.l. (mos – Московская обл., don – Донецкая обл., bash – Башкирия, nov – Новосибирская обл., kras – Красноярский край, alt – Алтай, kaz – Казахстан)

Результаты дискриминантного анализа (см. рис. 49) подтверждают сходство выборок из разных географических популяций. Таким образом, несмотря на высокий уровень внутривидовой изменчивости (в первую очередь за счет экологической формы) на территории Европейской части России, Западной Сибири и Средней Азии, степень межпопуляционной изменчивости низкая и не может служить основанием для выделения даже подвидовых таксонов.

На территории Кавказа и Крыма таксономическая ситуация обстоит несколько иначе. Ан. А. Федоров (1957) во «Флоре СССР» приводит для данной территории 14 таксонов, описанных разными исследователями (Фомин 1904; Малеев, 1930; Гроссгейм 1949; Харадзе, 1953; Федоров, 1957 и др.) в ранге вида.

В Крыму, согласно представлениям Ан.А. Федорова (1957), произрастают 3 вида из родства *C. sibirica*: *C. talievii*; *C. charkeviczii* и *C. taurica*, которых автор (Федоров, 1973) в дальнейшем понизил до ранга подвида. Основные различия между ними связаны с размерами побега и цветка. Таксоны данного родства распространены в Крыму довольно широко. Отдельные локальные популяции (из разных экологических условий) действительно различаются между собой (особенно произрастающие близ Байдарской яйлы). Однако между локальными популяциями наблюдается обмен генетической информацией, т.к. отсутствуют изолирующие механизмы. Кроме того, выявлен высокий уровень внутривидовой изменчивости. Даже в *locus classicus* каждого таксона встречаются особи с переходными признаками.

Проведенный сравнительный анализ изменчивости признаков растений произрастающих в Крыму и обитающих на территории бассейна р. Днепр (область распространения типового подвида) и в Предкавказье показывает высокий уровень внутривидовой изменчивости. Отсутствие хиатуса позволяет нам признать только один из подвидов *C. sibirica* subsp. *taurica*, а *C. talievii*; *C. charkeviczii* отнести в синонимы. Наличие переходных форм между *C. sibirica* subsp. *elatior* и subsp. *taurica*, позволило Л. А. Приваловой (1972) привести *C. elatior* для территории Крыма, что подтверждает выводы о высоком уровне внутривидовой изменчивости *C. sibirica* s.l.

А. В. Фомин (1907) по материалам с юга Европейской части России, Украины, из Предкавказья и Дагестана описал *C. sibirica* f. *elatior*, имеющую «более высокий рост и более крупные цветки... ланцетные

или линейно-ланцетные стеблевые листья и узкую метелку трубковидных цветков» (с. 24). Позднее А. А. Гроссгейм (1949) придал этому таксону ранг вида. Ан. А. Федоров, признав его в 1957 г., в 1973 г. понизил его ранг до подвида, сохранив границы ареала. Как показывают наблюдения, уровень внутрипопуляционной изменчивости признаков данного таксона особенно высок на юге Европейской России и Украины. Эту территорию следует рассматривать как зону интерградации. По совокупности изученных признаков нам представляется более целесообразным ограничить ареал данного таксона только областью Западного Предкавказья и считать наиболее важным отличием между ним и типовым подвидом соотношение размеров придатков чашечки и завязи. Так, у *C. sibirica* subsp. *elatior* придатки чашечки длиннее завязи, а у *C. sibirica* subsp. *sibirica* наблюдается обратная тенденция.

Просмотренные аутентики *C. ciscaucasica* Charadze, собранные 1 августа 1946 г. в сев. Кавказе (окр. Клухори), имеют явные повреждения, (по видимому, после поедания животными), т.е. наблюдается проявление посттравматической изменчивости. Основным отличительным признаком этого вида, согласно А. Л. Харадзе (1953), – сетчатость придатков чашечки – очень изменчив на внутрипопуляционном уровне и характерен для ряда таксонов этой группы. Кроме того, этот признак может варьировать даже в пределах особи (внутриорганизменная изменчивость). Все это позволило отнести *C. ciscaucasica* в синонимы *C. sibirica* subsp. *elatior*. О сходстве между *C. sibirica* subsp. *elatior* и *C. sibirica* subsp. *taurica* говорит тот факт, что Ан. А. Федоров (1957) *C. ciscaucasica* отнес в синонимы к *C. taurica*, включив в ареал последнего Предкавказье.

Согласно данным Ан. А. Федорова (1957) и А. А. Колаковско-го (1980) на территории Западного и Северо-Западного Закавказья произрастают 4 таксона: *C. longistyla*, *C. schischkinii*, *C. bzybica* и *C. komarovii*. Первые два таксона описаны практически из одного места. Основные различия между ними, по мнению их авторов, связаны с размерами побега, формой и размерами венчика, а также длиной столбика. У *C. schischkinii* венчик более крупный (до 5 см), как и общие размеры особей (побеги около 100 см), у *C. longistyla* столбик длиннее венчика. На территории произрастания обоих таксонов выявлен высокий уровень внутрипопуляционной изменчивости по разным признакам, в том числе таксономически значимым

(размеры венчика и длина столбика). Кроме того, нами выявлена внутриорганизменная изменчивость по индексам цветка: длина/диаметр венчика и по длине столбика. Для большинства особей в Западном Закавказье отмечен относительно больший размер длины столбика по отношению к другим кавказским популяциям (рис. 50). Однако, как показал статистический анализ, варьирование индекса – длина венчика/длина столбика в Западном Закавказье укладывается в пределы изменчивости типового подвида.

IVIVL

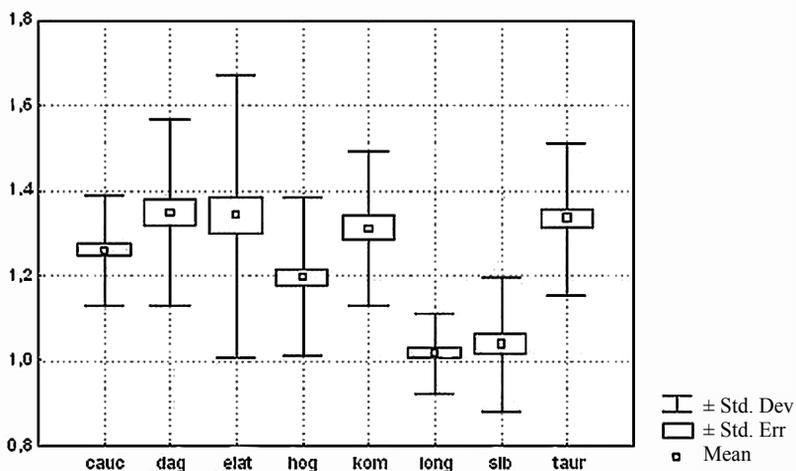


Рис. 50. Варьирование индекса длина венчика / длина столбика в популяциях *C. sibirica* s.l. (cauc – subsp. *caucasica*, dag – subsp. *daghestanica*, elat – subsp. *elatior*, hoh – subsp. *hohenackeri*, kom – subsp. *komarovii*, long – subsp. *longistyla*, sib – subsp. *sibirica*, taur – subsp. *taurica*)

Корреляционный анализ показал, что размеры венчика (длина и диаметр) имеют высокий коэффициент корреляции (81). Несколько больший коэффициент корреляции (83) имеют длина венчика и столбика. Два других показателя: диаметр венчика и длина столбика скоррелированы более слабо (65).

Все это позволило свести *C. schischkinii* в синонимы к *C. longistyla*. Кластерный анализ подтвердил единство данного таксона (рис. 51). Между особями *C. schischkinii* и *C. longistyla* наблюдается высокий уровень сходства, на что указывают взаимные расстояния.

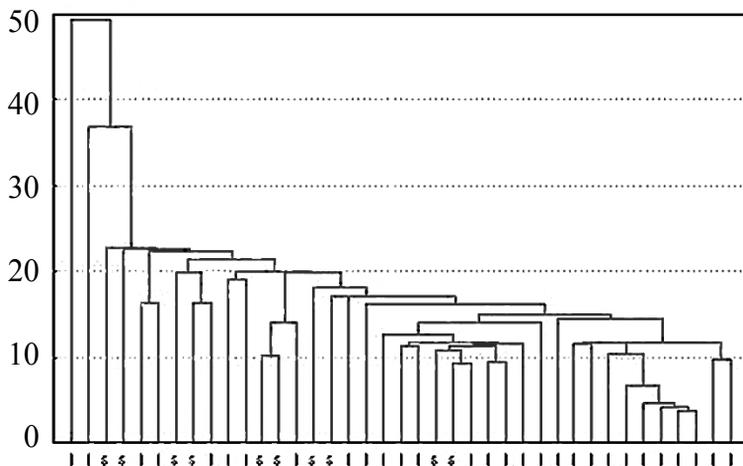


Рис. 51. Результаты кластерного анализа *C. schischkinii* (s) и *C. longistyla* (l).

C. bzybica, эндемик Бзыбского и Гагрского хребтов (Колаковский, 1991), отличается, по мнению автора, низкорослыми побегами, коротким венчиком и не выступающим столбиком. Как показывает проведенный анализ, наблюдается внутри- и межпопуляционная изменчивость по перечисленным признакам. А. А. Колаковский (1991: 65) отмечает, что у *C. bzybica* «в культуре сильно увеличивается в размерах, достигая высоты 120 см, и несет до 450–500 цветков». Поэтому мы, как и М. Э. Оганесян (1995), считаем *C. schischkinii* и *C. bzybica* синонимами *C. longistyla*.

Для севера Западного Закавказья (между Новороссийском и Геленджиком) В. П. Малеев (1930) описал *C. komarovii*. Указание Ан. А. Федорова (1957), что особи данного таксона произрастают от моря до вершин хребта Мархот не совсем точно. На известняковых горных склонах произрастают типичные особи данного таксона, обладающие очень своеобразным общим обликом (сильная опушенность и ветвистость), который отмечается всеми исследователями. Однако среди арчевого редколесья (даже в районе Кабардинки) встречаются особи, сочетающие признаки *C. longistyla* и *C. komarovii*. Следует отметить также высокий уровень внутривидовой изменчивости особей *C. komarovii* даже на известняковых горных склонах (прежде всего для длины соцветия ($C_v\% = 56,2$),

длины побега ($C_v\% = 47,2$), числа цветков на побеге ($C_v\% = 51,8$) и размеров листа ($C_v\% = 27,2-51,9$). В районе Геленджика возрастает уровень внутривидовой изменчивости, в том числе по таксономически значимым признакам. Здесь можно встретить типичные особи *C. longistyla* и *C. komarovii* и переходные формы. Эту территорию следует рассматривать как зону интерградации. В связи с этим ранг *C. komarovii* был понижен до подвида. Следует отметить, что *C. sibirica* subsp. *komarovii* несколько отличается от других таксонов по индексу длина венчика/длина зубцов чашечки (рис. 52).

ММ.

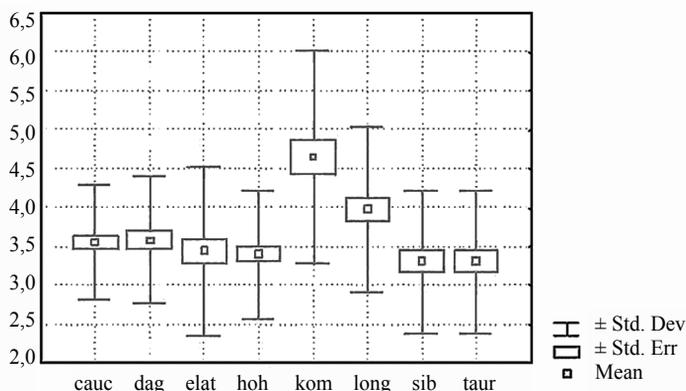


Рис. 52. Варьирование индекса длина венчика/длина зубцов чашечки в популяциях *C. sibirica* s.l. (cauc – subsp. *caucasica*, dag – subsp. *daghestanica*, elat – subsp. *elator*, hoh – subsp. *hohenackeri*, kom – subsp. *komarovii*, long – subsp. *longistyla*, sib – subsp. *sibirica*, taur – subsp. *taurica*)

По данным Ан. А. Федорова (1957), на обширной территории Кавказа, за исключением северо-западной части (Западного и Северо-Западного Закавказья) произрастают 7 таксонов (*C. hohenackeri* Fisch. et C. A. Mey, *C. darialica* Charadze, *C. charadzae* Grossh., *C. czerepanovii* Fed., *C. brassicifolia* Sommier et Levier, *C. schelkownikowii* Grossh., *C. imeretina* Rupr.), ранг которых оспаривался разными авторами (Dambolt, 1976; Сердюкова, 1982; Oganessian, 1995; Колаковский, 1991). В частности, А. А. Колаковский (1991: 70) отмечает: «просмотр большого материала

по *C. sibirica* s.l., *C. hohenackeri* и *C. imeretina* показал, что морфологическая изменчивость, проявляемая в пространстве, сводится больше к вегетативным органам и подвержена значительным изменениям, усугубленным еще внешними антропогенными факторами, такими как притаптывание, погрыва животными и т.п. ... деформированные экземпляры *C. hohenackeri* были отнесены к особому виду *C. imeretina*».

C. darialica, *C. charadzae*, *C. czerepanovii*, *C. brassicifolia*, *C. schelkownikowii* и *C. imeretina* – узколокальные эндемики, не имеющие изолированных ареалов. Наблюдения в природе, а также анализ обширного гербарного материала, показывают высокий уровень внутривидовой изменчивости многих вегетативных и генеративных признаков, в том числе традиционно считающихся таксономически значимыми (размеры и особенности строения частей венчика, размеры и ветвистость побега и др.). Изменчивость локальных популяций, главным образом, связана с особенностями их местообитаний и представляет собой экологическую форму¹⁸. К теневой форме *C. hohenackeri*, произрастающей в ущелье Кондора, А. А. Колаковский (1991) отнес *C. brassicifolia*.

C. darialica отличается от *C. hohenackeri* голыми, не сетчатыми придатками чашечки, крупным венчиком, длинными цветоножками и одиночным сильно ветвистым стеблем с оттопыренным опушением, однако эти признаки весьма изменчивы на обширной территории произрастания *C. sibirica* s.l. Л. Б. Сердюкова (1982) указывает, что этот таксон можно рассматривать лишь в качестве разновидности *C. hohenackeri*. Ан. А. Федоров (1957) и А. А. Колаковский *C. charadzae* сближают с *C. longistyla*, а М. Э. Оганесян отмечает, что первый таксон слабо отличается от *C. hohenackeri*, главным образом, более широким венчиком и общим более мезоморфным обликом и рассматривает в качестве подвида *C. sibirica* subsp. *charadzae* (Grossh.) Ogan. *C. schelkownikowii*, по мнению Ан. А. Федорова, отличается ширококолокольчатым венчиком, щитовидными придатками, нитевидными цветоножками. Эти признаки весьма изменчивы на территории ареала *C. hohenackeri*.

¹⁸ В этом убеждает также находка в Туапсинском районе аномальной формы *C. sibirica* subsp. *longistyla* (под скалой близ п. Кривеньковское были собраны несколько растений, отличающихся от произрастающих рядом, в условиях нормальной освещенности).

По *C. imeretina* имеется только 3 гербарных листа в Тбилиси, собранные в конце прошлого века в «locus classicus» («Colchis. Imeretia. Pr. Kutais, in sylvaticus rupes, ad rivul. Rubrum, 15 Nov. 1861. Ruprecht»). Современные сборы, соответствующие его описанию, отсутствуют. Эти экземпляры скорее всего надо рассматривать в качестве формы (или экотипа) *C. sibirica* subsp. *hohenackeri*, сформировавшейся в особых условиях (сильно тенистых) Имеретии. По той же причине сведен в синонимы к subsp. *hohenackeri* и *C. czerepanovii*. Имеются только 4 экземпляра, собранные С. К. Черепановым 10 июля 1961 года в «locus classicus» («Дагестанская АССР, Акушинский р-н, между селениями Акуша и Амеркмаха по дороге на Гергель, под навесом скалы»). Они отличаются от очень полиморфного subsp. *hohenackeri* только приподнимающимися побегами и количеством цветков. В качестве подвидов оставлены субальпийский *C. sibirica* subsp. *dagestanica* (Fomin) Victorov и альпийский *C. sibirica* subsp. *caucasica* (Bieb.) Victorov. Между этими таксонами и *C. sibirica* subsp. *hohenackeri* можно найти переходные формы, но наличие отчетливо выраженной высотной приуроченности позволяет призвать их в ранге подвидов.

Статистический анализ (одномерный и многомерный) выявил наличие на Кавказе нескольких географических популяций, обладающих комплексом диагностически значимых признаков. Однако наличие зон интерградации и ряда переходных форм определило их таксономический ранг как подвиды. Дискриминантный анализ выборки географических популяций (рис. 53) подтвердил их относительную обособленность. Наиболее ярко выделяются *C. sibirica* subsp. *komarovii*, *C. sibirica* subsp. *longistyla* и *C. sibirica* subsp. *dagestanica*. Другие подвиды более четко различаются по различным показателям цветка (рис. 54). В частности, *C. sibirica* subsp. *sibirica* отличается от *C. sibirica* subsp. *elatior* небольшими придатками чашечки; а от *C. sibirica* subsp. *hohenackeri* – размерами венчика и числом побегов.

Усиление антропогенного влияния приводит к нарушению изолирующих механизмов и, тем самым, к образованию зон интерградации и гибридизации. Так, современное состояние в группе *C. sibirica* s.l. можно объяснить образованием вторичных обширных зон интерградации.

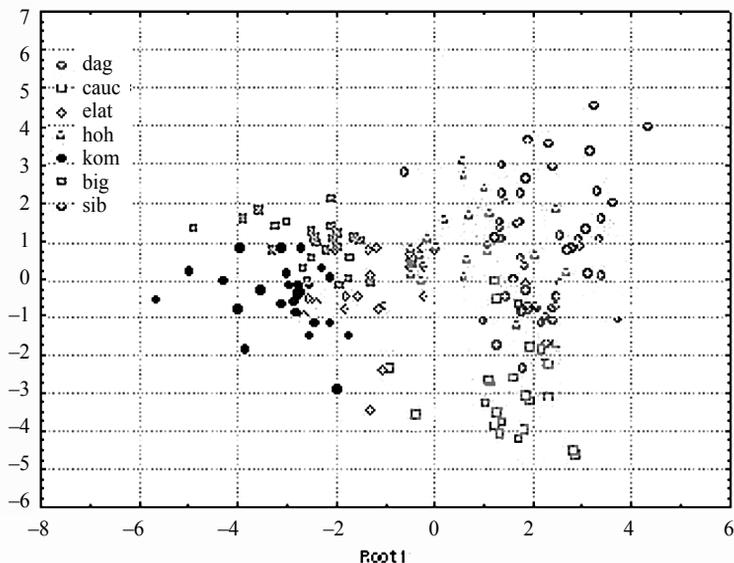
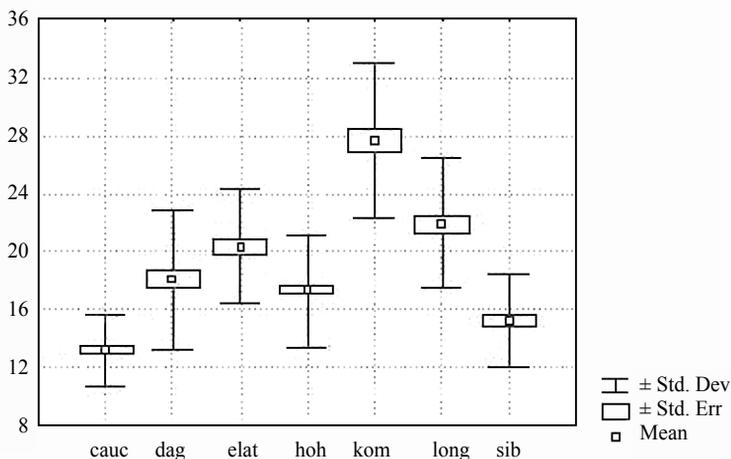


Рис. 53. Результаты дискриминантного анализа выборок из разных популяций *C. sibirica* s.l. (cauc – subsp. *caucasica*, dag – subsp. *daghestanica*, elat – subsp. *elator*, hoh – subsp. *hohenackeri*, kom – subsp. *komarovii*, long – subsp. *longistyla*, sib – subsp. *sibirica*, taur – subsp. *taurica*)



ММ.

Рис. 54. Варьирование длины венчика в популяциях *C. sibirica* s.l. (cauc – subsp. *caucasica*, dag – subsp. *daghestanica*, elat – subsp. *elator*, hoh – subsp. *hohenackeri*, kom – subsp. *komarovii*, long – subsp. *longistyla*, sib – subsp. *sibirica*)

2.5.2. *Campanula tridentata*

История этого достаточно полиморфного вида очень сложная. Шребер (Schreber, 1766), М. Биберштейн (Bieberstein, 1808), Рэмер и Шультегс (Roemer et Schultes, 1819), Рупрехт (Ruprecht, 1867), Траутфеттер (Trautvetter, 1879), А.В. Фомин (1904) независимо описали таксоны разного ранга (последние два в ранге формы), о чем достаточно подробно изложено Ан. А. Федоровым (1957) во «Флоре СССР» в примечании к принятым им двум видам (*C. tridentata* и *C. biebersteiniana*). А. В. Фомин (1904), а позднее и некоторые другие авторы (Damboldt, 1978; Колаковский, 1991¹⁹) не признавали самостоятельность этих видов. М. Э. Оганесян (1993), изучая изменчивость выделенных таксонов, предложила рассматривать их в ранге подвидов: *C. tridentata* subsp. *tridentata* и *C. tridentata* subsp. *biebersteiniana*. Она приводит следующий ключ для определения подвидов:

1. Цветоносы 2–8 (12) см выс. Венчик 1,5–2 (2,5) см дл. Опушение краев листьев, зубцов и придатков чашечки реснитчатое или волосистое. Розеточные листья 1,5–4 (7) см дл. subsp. *tridentata*

+ Цветоносы (7) 10–15 см выс. Венчик 3–4 (5) см дл. Опушение краев листьев, зубцов и придатков чашечки шерстистое. Розеточные листья 3–10 см дл. subsp. *biebersteiniana*

Как отмечает М. Э. Оганесян (1993), *C. tridentata* subsp. *tridentata* встречается на Малом Кавказе и Армянском нагорье, а *C. tridentata* subsp. *biebersteiniana* – по всему Большому Кавказу от верховьев реки Псецуапсе на западе до окрестностей сел. Конахкенд на востоке (южная граница – Триалетский хребет, где встречаются переходные формы). Последние также довольно часто попадают в восточной части Большого Кавказа.

Как следует из определительного ключа (Оганесян, 1986), оба таксона отличаются размерами венчика, остальные признаки перекрываются. Использование статистических методов (Викторов, 2002) выявило высокий уровень внутривидовой изменчивости признаков у растений данного родства в разных локальных и географических популяциях (длине побега – $C_v\% = 22,3\text{--}57,9$, числу узлов – $C_v\% = 17,7\text{--}39,7$), в том числе по размерам венчика – $C_v\% = 12,5\text{--}42,4$ (табл. 14).

¹⁹ А.А. Колаковский (1991) включил *C. tridentata* subsp. *biebersteiniana* в синонимы к *C. tridentata* еще до его обнаружения в 1993 г.

Морфологические показатели побегов и цветков *C. tridentata*

Признаки	Азербайджан	Армения	Аджария	Северная Осетия	Лагонакское нагорье
N =	35	30	35	40	40
Длина генеративного побега, см	$\frac{8,4 \pm 1,2}{3,0-16}$ 57,9	$\frac{9,4 \pm 0,7}{5,5-14}$ 28,9	$\frac{8,8 \pm 0,4}{3,5-11}$ 25,2	$\frac{9,2 \pm 1,3}{4,2-20}$ 53,8	$\frac{10,0 \pm 0,6}{4,0-12}$ 22,3
Число стеблевых узлов	$\frac{5,8 \pm 0,3}{5-8}$ 17,7	$\frac{6,3 \pm 0,5}{4-10}$ 26,3	$\frac{3,8 \pm 0,2}{3-5}$ 24,4	$\frac{4,9 \pm 0,5}{4-8}$ 39,7	$\frac{5,7 \pm 0,4}{3-8}$ 23,1
Длина венчика, см	$\frac{2,1 \pm 0,2}{1,4-3,3}$ 29,9	$\frac{2,8 \pm 0,1}{1,8-4,0}$ 18,2	$\frac{3,4 \pm 0,3}{2,1-5,0}$ 28,1	$\frac{3,0 \pm 0,2}{1,9-5,0}$ 24,9	$\frac{2,9 \pm 0,2}{2,0-4,5}$ 20,9
Диаметр венчика, см	$\frac{1,9 \pm 0,2}{0,8-3,6}$ 39,3	$\frac{2,4 \pm 0,1}{2,1-3,2}$ 12,8	$\frac{2,5 \pm 0,1}{1,7-3,2}$ 22,2	$\frac{2,7 \pm 0,2}{1,5-3,9}$ 25,8	$\frac{2,4 \pm 0,1}{1,8-3,5}$ 21,5
Длина зубца чашечки, см	$\frac{1,0 \pm 0,1}{0,5-1,7}$ 42,4	$\frac{1,2 \pm 0,8}{0,6-1,8}$ 25,0	$\frac{1,6 \pm 0,1}{1,3-2,1}$ 12,5	$\frac{1,3 \pm 0,1}{1,0-1,7}$ 14,5	$\frac{1,2 \pm 0,1}{0,7-1,7}$ 23,5

Примечание: для каждого показателя приведены следующие значения: среднее арифметическое с ошибкой ($M \pm m$), минимальное и максимальное значение (lim) и коэффициент вариации ($C_v, \%$)

При выделении подвидов *C. tridentata* subsp. *tridentata* (Малый Кавказ и Армянское нагорье) и *C. tridentata* subsp. *biebersteiniana* (Большой Кавказ) М. Э. Оганесян (1993) указывает на различия в размерах генеративного побега и венчика. Однако наблюдается высокий уровень внутривидовой изменчивости по этим признакам (рис. 55), а также эти признаки весьма слабо скоррелированы (0,21).

Дисперсионный и кластерный анализы (рис. 56, 57) подтвердили высокую степень внутривидовой изменчивости географических популяций. В Лагонакском нагорье и Северной Осетии наблюдается временная изменчивость по размерам венчика (например, в Северной Осетии амплитуда длина венчика за неделю изменилась с 2,9–5,0 мм до 1,9–3,8 мм. Таким образом, следует признать, что на Кавказе, в пределах бывшего СССР, произрастает один вид – *C. tridentata*. Выделение подвидовых категорий нецелесообразно.

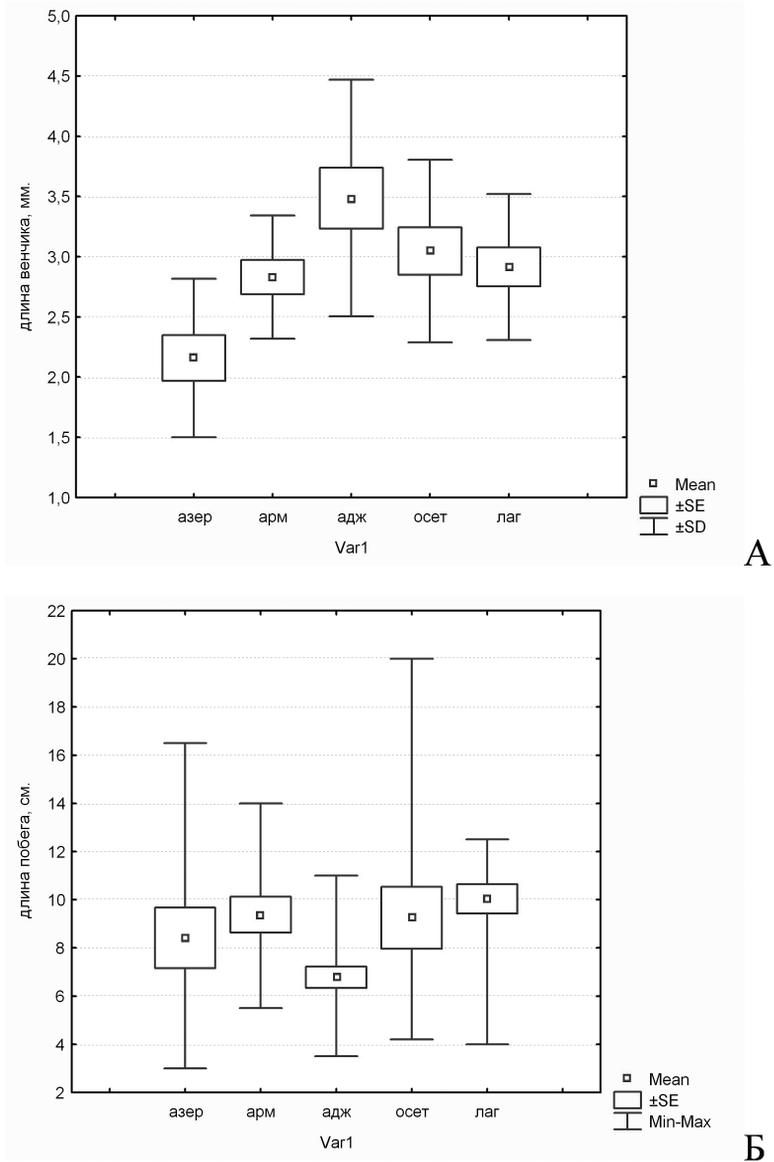


Рис. 55. Варьирование длины венчика (А) и длины генеративного побега (Б) в популяциях *C. tridentata*: (азер.– Азербайджан; арм – Армения; адж – Аджария; осет – Северная Осетия; лаг – Лагонакское нагорье)

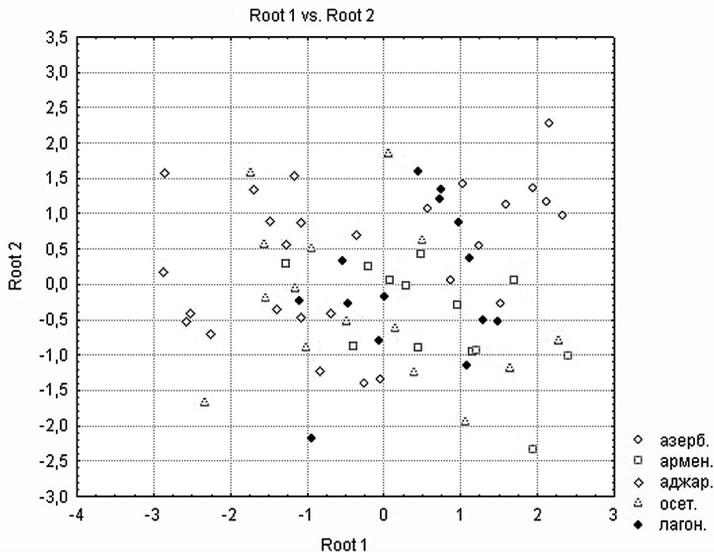


Рис. 56. Результаты дискриминантного анализа выборок из разных популяций *C. tridentata*: азерб. – Азербайджан; армен. – Армения; аджар. – Аджария; осет. – Северная Осетия; лагон. – Лагонакское нагорье

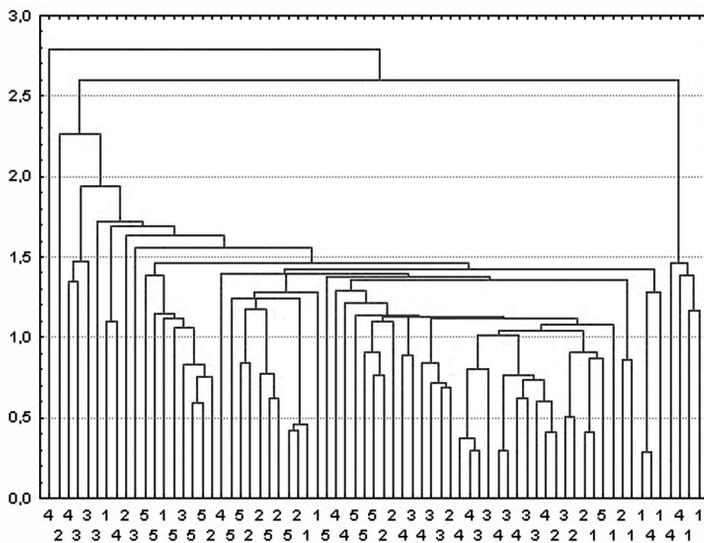


Рис. 57. Результаты кластерного анализа выборки из популяций *C. tridentata*: 1 – Азербайджан, 2 – Армения, 3 – Аджария, 4 – Северная Осетия, 5 – Лагонакское нагорье

Следует отметить, что Ш. А. Гусейнов (1970) и А. П. Хохряков (1991) описали еще два таксона в ранге вида: *C. akuschensis* Gussejnov, *C. scapifoliola* Khokhr. М. Э. Оганесян (1996) совершенно правильно свела их в синонимы к *C. tridentata*, т.к. признаки, по которым авторы выделили указанные виды, весьма вариабельны в пределах локальных и географических популяций (у первого – степень рассеченности венчика, у второго количество узлов, общая скученность и опушенность цветоносного побега). Кроме того, на гербарном листе, обозначенным А. П. Хохряковым как тип *C. scapifoliola* «Дагестан, Куруш, р. Чахи-Чай, луговой пологий склон с-в экспозиции, выс. 2700–2800 мб 7.07.1990, Хохряков и Ракитов» (MW), смонтировано несколько особей, отличающихся по ряду признаков, в том числе по тем, на основании которых был выделен автором данный таксон, т.е. наблюдается высокий уровень внутривидовой изменчивости по разным признакам, в том числе диагностически значимым.

2.5.3. *Campanula dichotoma*

C. dichotoma была описана С. Linnaeus в 1759 г. в результате выделения ее из *C. sibirica*. В первом издании *Specium plantarum* (1957) этого вида нет, а первоописание *C. sibirica* является смешанным. Первая часть является оригинальной и соответствует *C. sibirica*, вторая же представляет собой ссылку на работы Р. Воссоне (1674) и Р. Морисона (1715): «*Campanula hirsuta ocyimifolia caulem ambiente, flore pendulo*». Позднее Линней (Linnaeus, 1759) на ее основании выделяет для Сицилии и Сирии новый вид – *C. dichotoma*.

В 1835 году Ф. Б. Фишер и К. А. Мейер описали *C. propinqua* по экземплярам из Ирана. В первоописании авторы сравнивают ее как с *C. dichotoma*, так и *C. strigosa* Bance et Sol. По их мнению, от первого вида она отличается «sed corollis infundibuliformibus (non hypocrateriformibus), capsulis quadruplominoribus, seminibus auteum fere sextuplo majoribus ab illa abunde distincta» и от второго «foliis denticulatis, carycibus corolla duplo brevioribus aliisque notis differre videtur». Многие авторы (Фомин, 1903–1907, Колаковский, 1991 и др.) отмечают близость *C. propinqua* к *C. sibirica*, а А. В. Фомин (1907) расположил их даже в пределах одного ряда *Sibiricae* Fom. Позднее эти два вида оказывались в группах разного ранга. Так, Ан. А. Федоров объединил с *C. erinus* L. в подсекцию *Annuae* (Boiss.) Fed., Дамболт (Dambolt,

1976) и М. Э. Оганесян (Oganesian, 1995) рассматривали *C. propinqua* в подроде *Megalocallex* Dambolt., а А. А. Колаковский (1991 и др.) даже в пределах рода *Megalocallex* (Dambolt.) Kolak.

Практически все исследователи признали *C. propinqua*. Буасье (Boisser, 1875 и др.) описал еще несколько близких таксонов в ранге вида (*C. kremeri* Boiss., *C. balansae* Boiss et Haunsskn., *C. reuterana* Boiss. et Bal., *C. stellaris* Boiss. и др.). Однако большинство из них не были признаны систематиками и флористами. Позднее были описаны и другие близкие виды, например, *C. dimoprhantha* Schweinf. из Египта и *C. saxonurum* Gandoger из Турции.

Проведенные нами наблюдения в питомнике ГБС РАН и сравнительный анализ гербарного материала показали высокий уровень изменчивости растений родства *C. dichotoma* (Викторов, Еленевский, 1998). Особенно вариабильными оказались количественные признаки, характеризующие как размеры всего растения, так и его отдельных органов, в том числе цветка и коробочки. Их размеры отличались в 2–3 и более раз (длина побега – в 5 раз, длина венчика – в 2,5 раза), а также присутствовали особи с переходными величинами. Несомненно, что на многие из признаков существенное влияние оказывают экологические условия. Наиболее таксономически значимым оказался признак, характеризующий характер опушения. При этом растения с крупными цветками имеют, как правило, щетинистое опушение, с более мелкими цветками – кроющее. Сравнение типовых экземпляров *C. dichotoma* (Лектотип: [Ис.], Voccone P. 1674. Icones et descriptiones, f.83, t.45 – Викторов, Еленевский (1998)) и *C. propinqua* (Тип: «In locis siccis aridis distr. Khoi, 11.V.1828, Szovits» (LE!)) также упрочило суждение об общности этих таксонов.

Таким образом, необходимо более широко понимать *C. dichotoma*, а *C. propinqua* следует свести в синонимы к *C. dichotoma*, расширив ее ареал до Кавказа.

Несомненно, значительное сходство *C. dichotoma* обнаруживает и с *C. strigosa*, описанным из Сирии J. Banks и D. Solander (in Russell). Наряду с размерами венчика наиболее таксономически значимым оказался признак, характеризующий опушение побега. При этом растения с крупными цветками имеют длинные «щетинистые» волоски, а с более мелкими цветками – короткие. Однако наблюдается полное отсутствие хиатуса по этим признакам. Поэтому можно предположить,

что он является одним из подвидов *C. dichotoma*. Следует также обратить внимание на большое число видов данного родства распространенных в Турции. Кроме *C. strigosa* и *C. dichotoma* Дамбольдт (Damboldt, 1978) для данной территории отмечает: *C. stellaris* Boiss., *C. rimarum* Boiss., *C. reuterana* Boiss. et Bal. in Boiss., *C. balansae* Boiss. et Hausskn. in Boiss и *C. saxonorum* Gandoger (первые 4 из них эндемики Турции). Различия между ними сводятся, в основном, к размерам частей цветка (в приведенном ключе многие из них перекрываются). Перечисленные выше таксоны произрастают в разных экологических условиях и их различия связаны с экологической формой изменчивости. Перечисленные выше таксоны представляют формы более полиморфного *C. dichotoma*.

2.5.4. *Campanula lactiflora*

По материалам с Кавказа («Legi in pratis circa castellum Wladi-Kawkas et in alpe Kaischaur») в 1808 г. М. Биберштейн во «Flora Taurico Caucasica» описал *Campanula lactiflora*. В «Monographie des Campanulees» Альфонс Декандоль (Candolle, 1830) при описании данного таксона допустил существенную ошибку, связанную со способом раскрытия коробочки («коробочка раскрывается базальными порами»). Вследствие этого автор поместил этот вид в одну секцию с *C. trachelium* и *C. rapunculoides*. Несколько позже Е. Boissier (1875) указал, что коробочка у *C. lactiflora* открывается на верхушке, и включил его в секцию *Rapunculus*. Ан. А. Федоров (1957) при обработке рода для «Флоры СССР» оставляет его в секции *Rapunculus*.

Т. W. J. Gadella (1964) при цитологическом исследовании *Campanulaceae*, отметил своеобразие *C. lactiflora* по хромосомному набору ($2n = 36$) и предложил выделить этот таксон из типового рода. В ходе изучения онтоморфогенеза *Campanula* Е. А. Судакова (1973) так же высказывает мнение о необходимости тасономического обособления *C. lactiflora*, т.к. были выявлены существенные отличия от других видов рода, особенно по формированию безрозеточных побегов. В 1979 году в результате комплексного биоморфологического изучения представителей семейства *Campanulaceae* Т. В. Шулькина выделила *C. lactiflora* в монотипный род *Gadellia*, занимающий промежуточное положение между *Adenothora* и *Campanula*. Главными

признаками, отличающими данный таксон от представителей рода *Campanula*, по мнению автора, является формирование безрозеточного побега проростка и отсутствие розеточной фазы у взрослых генеративных растений. Кроме того, Т. В. Шулькина указывает и на другие признаки, отличающие новый род от *Campanula*: семядоли без выемки; тычиночные нити не имеют расширенных оснований и не образуют сомкнутого кольца закрывающего нектар; пыльца высыпается на тыльную сторону рылец, а не на столбик; пыльцевые зерна, как правило, 2-поровые, редко – 3-поровые; аксикорны не оформленные; число хромосом резко отличное от других колокольчиков ($2n = 36$). Несмотря на то, что ряд исследователей (Колаковский, 1991; Оганесян, 1996) признали *Gadellia*, накоплен большой материал, оспаривающий целесообразность его выделения.

В 1983 г. Е. А. Судакова, подводя итог многолетнего изучения мофогенеза представителей рода *Campanula*, отмечает, что у *C. lactiflora* при посеве в конце лета в условиях короткого дня образуется розетка. Указывая на непостоянство данного признака, она не соглашается с Т. В. Шулькиной относительно обособления этого вида в отдельный род. Е. А. Судакова утверждает, что при использовании данных морфогенеза в целях систематики, необходимо руководствоваться закономерностями развития растений, а не отдельными признаками. Нами также изучены особенности онтоморфогенеза *C. lactiflora* в культуре. В результате исследования отмечен высокий уровень внутривидовой изменчивости по ряду признаков, как вегетативной, так и генеративной сферы, в том числе по степени выраженности эпикотили и первых междоузлий. Кроме того, отмечено проявление сезонной внутриорганизменной изменчивости. В частности, проростки даже с появлением 2–3-го настоящего листа, как правило, имеют розеточный тип строения и только позднее, по мере их формирования и развертывания новых листьев, происходит удлинение эпикотили и последующих междоузлий (Викторов, Халипова, 1999), т.е. наблюдается формирование временно-розеточного побега. При этом наибольшее развитие междоузлия достигают при выращивании растений в условиях слабой освещенности. *C. lactiflora* характерен для субальпийского высокогорья и вытянутость междоузлий главного побега, по-видимому, обеспечивает

выживание особи в специфических условиях, связанных с сильным затенением. Следует отметить, что в культуре отдельные особи *C. medium* также имели хорошо развитый эпикотиль и первые 2–3 междоузлия, а вышерасположенные междоузлия были практически не выражены.

Семядоли у представителей рода *Campanula* очень маленькие (1–3 мм) с небольшой выемкой на верхушке. У некоторых видов (*C. carpatica*, *C. sarmatica*) выемка появляется только при формировании 1-го настоящего листа (Судакова, 1983). Как показали наблюдения в теплице ГБС РАН, у проростков *C. sarmatica*, *C. glomerata* и *C. lactiflora* наблюдается вариабельность по этому признаку, т.е. отдельные особи не имели выемку.

Степень выраженности столбика – очень вариабельный признак в роде *Campanula*, наблюдается как сезонная внутриорганизменная (например, у *C. sibirica* subsp. *longistyla* столбик обычно выставляется в период цветения), так и внутрипопуляционная изменчивость. У *C. lactiflora* столбик практически не выражен и пыльца высыпается на тыльную сторону рылец. Такая же картина характерна для *C. rapunculoides*, *C. carpatica*, *C. alliariifolia* и др. Нерасширенные основания тычиночных нитей также характерны и для некоторых других видов, в том числе *C. primulifolia*, однако его родство с *C. lactiflora* весьма сомнительно (Оганесян, 1996). Е. М. Аветисян (1967, 1986) относит пыльцевые зерна *Gadellia* к типу *Campanula*. Отсутствие акси-корнов характерно для колокольчиков разных групп (*C. hieracioides*, *C. dzaaku*, *C. karakuschensis*), что не мешает относить их к типовому роду. А. А. Беляев (1984), изучив ультраструктуру поверхности семян в семействе *Campanulaceae*, относит семена *C. lactiflora* к типу с длиннороздчатой поверхностью, характерной также для *C. hypopolia* и *C. komarovii*.

На непостоянство числа хромосом у некоторых видов *Campanula* указывают многие исследователи. Для *C. lactiflora* наряду с $2n = 36$ (Gadella, 1963; 1964; Podlech, Dambolt, 1963), есть указание на $2n = 34$ (Sugiura, 1938, 1942; Gadella, 1962; Магулаев, 1984), что свойственно многим видам *Campanula*. Кроме того, $2n = 36$ отмечена для *C. primulifolia*, а $2n = 18$ для *C. multiflora* (Baksay, 1958), *C. lusitanica* (Fernandes, 1962). В серологическом отношении данный таксон относится к имунногруппе «*Rapunculus*» (Гудкова, 1990).

Таким образом, наблюдается несомненная близость *C. lactiflora* к другим представителям рода *Campanula*. Следует отметить, что Т. В. Шулькина (1988) безрозеточный тип побега у *Gadellia* рассматривала как вторичное явление. Все это указывает на нецелесообразность выделения *C. lactiflora* в монотипный род *Gadellia*. В ходе составления критического таксономического конспекта рода *Campanula* данный таксон отнесен в подрод *Gadellia*, тем самым отметив его своеобразие.

Заключение по главе 2

При изучении внутриорганизменной изменчивости, особенно у вегетативно подвижных растений, возникают трудности, связанные со сложностью пространственного определения границы особи (например, у *C. rapunculoides* побеги могут находиться на расстоянии до 1,5 м). При анализе видов *Campanula*, имеющих многоглавый каудекс или укороченное корневище, удалось показать соподчиненность побегов: обычно самый длинный побег имеет максимальную амплитуду изменчивости признаков вегетативной и генеративной сферы.

Внутриуровневая (внутримодульная) изменчивость монокарпических побегов может быть весьма существенной. Так, по длине побега изменяются все параметры листа: длина черешка (от длинночерешковых до сидячих), форма пластинки (от широкояйцевидных до узколанцетных) и т.д. Проявление гетерофиллии и закона В. Р. Заленского (1904) можно рассматривать как проявление экологической формы изменчивости. Как показали наблюдения, весьма существенно варьируют признаки не только вегетативной, но и генеративной сферы. Так, длина венчика *C. rapunculoides* у одной особи колеблется от 15 до 32 мм, т. е. наблюдается перекрывание по этому признаку (традиционно используемому в определительных ключах) с другим близким видом – *C. bononiensis*, что часто приводит к неточности при их идентификации.

Для всех видов *Campanula* характерны различия между особями разных возрастных состояний (возрастная изменчивость). Некоторые таксономически значимые признаки в молодом генеративном состоянии могут указывать на принадлежность к другим таксонам. Так,

верхушечное «головчатое» соцветие имеют все подвиды *C. glomerata* в молодом генеративном состоянии, а во взрослом – этот признак проявляется только у *C. glomerata* subsp. *subcapitata* и *C. glomerata* subsp. *caucasica*. Как сезонную форму изменчивости можно рассматривать наличие временнорозеточного побега у проростков *C. lactiflora*. При развитии цветка у ряда видов изменяются размеры зубцов чашечки, форма и размеры завязи. Так, у *C. sibirica* в процессе цветения увеличивается длина столбика. В бутоне у *Campanula* пыльники плотно прижаты к столбику; в дальнейшем у большинства из них они расходятся, а у представителей секции *Symphandriiformes* могут остаться слипшимися. Кроме того, погодные условия существенно влияют на этот признак. У многих видов колокольчиков после повреждения различными животными (травоядными млекопитающими, насекомыми) и человеком отмечено проявление посттравматической формы изменчивости, проявляющейся как в изменении общего габитуса растения, так и его отдельных органов, в том числе цветков и плодов.

Исследование внутриорганизменной изменчивости выявило широкую амплитуду варьирования количественных признаков (за исключением временной изменчивости). Качественные признаки (форма цветка и плода, цвет венчика и др.) в пределах одного возрастного состояния изменялись незначительно.

При таксономическом изучении часто не учитываются проявление внутриорганизменной изменчивости, что приводит к увеличению уровня внутри- и межпопуляционной изменчивости.

На внутривидовом уровне некоторые признаки *Campanula* варьируют очень существенно, что определяется наложением разных форм изменчивости. Половая форма характерна для видов с факультативной клейстогамией (*C. cashmiriana*, *C. incanescens*).

Анализ изменчивости линейных признаков показал, что наименее вариабельны показатели цветка, наиболее – длина соцветия (коэффициенты вариации длины соцветия в 2–3 раза больше длины побега). Показатели листа, наиболее пластичного органа, варьируют неодинаково в разных популяциях. Среди меристических показателей наиболее вариабельными оказались число узлов в соцветии и число цветков. Эти же параметры существенно зависели от погодных условий, в отличие от параметров цветка. Анализ многолетних наблюдений

в разных экодемах показал, что эколого-фитоценологические условия существенно влияют на зависимость степени изменчивости признаков от погодных условий; влияние погодных условий менее существенно в оптимальных для вида условиях.

В пределах локальных популяций ряда видов (*C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. stevenii*) наблюдаются различия по интенсивности окраски венчика. Некоторые из форм *C. alliariifolia* с желтым и розовым оттенком цветков неоправданно описаны в качестве самостоятельных видов (*C. letschumensis*, *C. ochroleuca*, *C. makaschvilii*). У многих таксонов на внутривидовом уровне проявляется изменчивость по опушенности разных частей побега и цветка. Подтвержден выявленный М. Э. Оганесян (1996) высокий уровень вариабельности опушения цветочной трубки *C. bellidifolia* s.l. На внутривидовом уровне отмечена изменчивость по структуре соцветия. Так, у *C. rotundifolia*, *C. alliariifolia* и *C. persicifolia* часть особей имеет открытые соцветия, другая – закрытые.

При выращивании всех видов в питомнике растения быстрее проходили прегенеративный период: к концу первого года жизни образуются особи виргинильного возрастного состояния, на второй год – зацветают. Отмечено единичное цветение в августе – сентябре в первый год (яровые формы) у *C. glomerata*, *C. rapunculoides* и *C. persicifolia*. Интродукционное изучение видов выявило высокую внутривидовую изменчивость по ряду признаков. Так, у *C. glomerata* сильно варьируют размеры, окраска и опушение побегов, число, размеры и окраска цветков, форма и размеры соцветия; удалось выявить сезонные расы: 1) низкорослая с мелкими листьями и цветками; 2) высокорослая с крупными листьями и цветками; между формами наблюдались всевозможные переходы. У *C. glomerata* и *C. trachelium* отмечены особи с рассеченным до основания венчиком. У ряда видов проявляется изменчивость по количеству одноименных частей цветка.

При определении таксономических различий проводился анализ межпопуляционной изменчивости. Дисперсионный анализ выборок из природных местообитаний модельных видов (*C. latifolia*, *C. persicifolia*, *C. trachelium*) и питомника (их семенного потомства) показал, что локальные популяции отличаются на высоком уровне достоверности. Наблюдаемые различия между локальными попу-

лящими нельзя объяснить только изменениями признаков в пределах нормы реакции, по-видимому, существуют различия в соотношении аллелей. Одно- и двухфакторный анализ выборок из экодемов *C. latifolia* и *C. trachelium* также указывает на разницу в аллелях, сложившуюся в результате низкого уровня обмена генетической информации между ними. Весьма интересным оказалось, что выборки из двух экодемов *C. latifolia* не перекрываются по длине побега и соцветия, диаметру трубки венчика. Выявленный широкий размах изменчивости количественных признаков генеративного побега рассматривается как естественное состояние видовых популяций, придающее им устойчивость.

Экологические условия не одинаково влияют на семенную продуктивность. При увеличении освещенности у *C. latifolia* наблюдается достоверное увеличение семенной продуктивности по всем показателям, а у *C. persicifolia* различия не достоверны. В условиях питомника семенная продуктивность, как правило, выше, чем в природе. На внутривидовой популяционном уровне наиболее константна масса семян, сильнее варьируют их размеры: длина и ширина. Межпопуляционная изменчивость семян колокольчиков проявляется по всхожести и жизнеспособности семян, а также длительности сохранения ими их посевных качеств. Оказалось, что межпопуляционная изменчивость проявляется так же в реакции на замораживание семян в жидком азоте.

Гибридогенное видообразование, по-видимому, играло существенную роль в формировании современного облика рода *Campanula* и семейства *Campanulaceae*. Исследователи нередко переоценивают значимость проявлений гибридной изменчивости, придавая высокий таксономический ранг отдельным гибридным формам. Появление сильно уклоняющихся форм в роде *Campanula* можно объяснить как результатом гибридизации между отдельными видами, так и полиморфизмом. Для определенных утверждений необходимо применение специальных методов, а также твердо различать гибрид и гибридогенный вид.

При таксономическом анализе широкоареальных видов основное внимание уделяется анализу изменчивости географических популяций. В соответствии с географо-морфологическим методом, изменчивость растений рассматривается с учетом экологических

условий и географического положения популяции (ареала). Большое значение имеет разносторонний анализ внутривидовой и межвидовой изменчивости. Необходимо также учитывать различные проявления внутриорганизменной изменчивости. Таким образом, только при всестороннем анализе различных объектов, категорий и форм изменчивости можно получить объективные выводы.

В сложных таксономических ситуациях наряду с методами одномерной статистики часто используют различные методы многомерной статистики (кластерный, факторный и дискриминантный анализы). Разберем несколько конкретных таксономических ситуаций в группах, традиционно считающихся сложными в роде *Campanula*.

Список основной литературы к главе 2

1. *Аветисян Е. М.* Морфология пыльцы сем. *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphaenocleaceae*, *Lobeliaceae*, *Cyphiaceae*) в связи с вопросами их систематики и филогении // Труды Ботанического ин-та АН АрмССР. – 1967. – Т. 16. – С. 5–41.
2. *Амирханов А. М., Комжа А. Л.* Новые виды колокольчиков Центрального Кавказа // Бот. исслед. в заповедн. РСФСР. – М., 1984. – С. 135–140.
3. *Беляев А. А.* Анатомия семян некоторых представителей семейства *Campanulaceae* // Ботанический журнал. – 1984а. – Т. 69. – № 5. – С. 585–594.
4. *Викторов В. П.* Систематический обзор видов группы *Campanula sibirica* L. s.l. России и сопредельных стран // Новости систематики высших растений. – 1999 б. – Т. 32. – С. 162–169.
5. *Викторов В. П.* Морфология и основные направления эволюции соцветий в роде *Campanula* (*Campanulaceae*) // Ботанический журнал. – 2000а. – Т. 85. – № 40. – С. 80–90.
6. *Викторов В. П.* Род Колокольчик // Биологическая флора Московской области. – Вып. 14. – М., 2000б. – С. 181–211.
7. *Викторов В. П.* О гибридогенном видообразовании в роде *Campanula* L. // Проблема вида и видообразования. – Томск, 2000 в. – С. 26–27.
8. *Викторов В. П., Еленевский А. Г.* О таксономии *Campanula dichotoma* и *C. propinqua* (*Campanulaceae*) // Ботанический журнал. – 1998. – Т. 83. – № 10. – С. 57–58.
9. *Викторов В. П.* О таксономии группы родства *Campanula bellidifolia* (*Campanulaceae*) // Ботанический журнал. – 2001 г. – Т. 85. – № 40. – С. 80–90.
10. *Викторов В. П.* Внутриорганизменная и внутривидовая изменчивость растений (на примере рода *Campanula* L.) – М., 2005. – 288 с.
11. *Карписонова Р. А.* Новый вид симфиадры // Бюл. МОИП. – 1979. – Т. 84. – № 6. – С. 121–123.
12. *Колаковский А. А.* Колокольчиковые Кавказа. – Тбилиси, 1991. – 176 с.
13. *Колаковский А. А., Сердюкова Л. Б.* К методике изучения биосистематики колокольчиковых // Сообщ. АН ГССР. – 1983. – Т. 109. – № 2. – С. 369–372.

14. *Оганесян М. Э.* Роды *Campanula* L. и *Symphyanandra* A.DC. в Южном Закавказье // Ботанический журнал. – 1981. – Т. 66. – № 3. – С. 399–408.
15. *Олонова М. В.* Новый подвид *Campanula glomerata* L. s.l. из Западной Сибири // Turczaninowia. – 1999. – № 2, 3. – С. 7–9.
16. *Писковацуква Н. П.* Колокольчик скученный // Биологич. флора Моск. обл. – 1980. – Вып. 5. – С. 156–168.
17. *Ростова Н. С.* Внутривидовые фенологические формы у растений // Вестник ЛГУ. Сер. Биологии. – 1957. – Вып. 4. – С. 146–148.
18. *Рысин Л. П., Рысина Г. П.* Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. – М. Наука, 1987. – 208 с.
19. *Рысина Г. П.* Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. – М.: Наука, 1973. – 216 с.
20. *Сердюкова Л. Б.* Ботанико-географический обзор некоторых кавказских представителей родов *Campanula* L. и *Symphyanandra* A.DC. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). – 1978. – Вып. 35. – С. 55–63.
21. *Сердюкова Л. Б.* Заметки о некоторых колокольчиках секции *Sibiricae* (Fomin) Char. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). – 1982б. – Вып. 38. – С. 18–21.
22. *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Высшая школа, 1952. – 391 с.
23. *Скворцов А. К.* Внутривидовая изменчивость и новые подходы к интродукции растений // Бюлл. ГБС АН СССР. – 1986. – Вып. 140. – С. 18–25.
24. *Судакова Е. А.* Онтогенетический морфогенез некоторых представителей разных жизненных форм *Campanula* L. в культуре // Изв. Тимирязевской сельхоз. акад. – 1983. – Вып. 3. – С. 48–51.
25. *Тахтаджян А. Л.* Порядок колокольчиковые (Campanulales) // Жизнь растений. – М., 1981. – Т. 5. Ч. 2. – С. 447–460.
26. *Тихонова В. Л.* Ресурсы внутривидовой изменчивости дикорастущих травянистых растений, их изучение, сохранение и использование: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – СПб., 1992. – 40 с.
27. *Тихонова В. Л., Викторов В. П., Разумова М. В., Поздова Л. В.* Внутривидовая изменчивость семян *Campanula latifolia* L. в природных популяциях Подмосковья и в культуре // Раст. ресурсы. – 1989 – Т. 27. – № 1. – С. 61–67.
28. *Фегри К., ван дер Пейл Л.* Основы экологии опыления. – М.: Мир, 1982. – 379 с.

29. Федоров А. А. Особенности цветения и степень изменчивости некоторых колокольчиков // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. – М.; Л.: Наука, 1960. – С. 289–301.
30. Фомин А. В. Сем. *Campanulaceae* // Материалы для флоры Кавказа. – Юрьев, 1903–1907. – Т. 4. – Вып. 6. – С. 6–157.
31. Харадзе А. Л. Географические расы и их таксономический ранг в связи с некоторыми вопросами истории флоры Кавказа // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). – 1969. – Вып. 27. – С. 114–127.
32. Цвелев Н. Н., Саксонов С. В. О двух колокольчиках (*Campanula*, *Campanulaceae*) из родства *C. rapunculoides* s.l. // Ботанический журнал. – 1994. – Т. 79. – № 10. – С. 98–100.
33. Шулькина Т. В. К вопросу о систематическом положении *Campanula lactiflora* Vieb. // Новости сист. высш. раст. – 1979а. – Т. 16. – С. 175–179.
34. Шулькина Т. В. О значении биоморфологических признаков в систематике растений // Ботанический журнал. – 1986. – Т. 71. – № 5. – С. 569–579.

**Морфологические показатели побегов и цветков *C. persicifolia*
в локальных популяциях и их потомства в питомнике**

Локальные популяции	Природные условия					
	ПТЗ	п. Володарского	Шугарово	Хатунь	Сабурово	Соколова пустынь
№	60	60	30	30	30	30
Длина побега, см	$80,5 \pm 1,9$ $\frac{52-123}{17,7}$	$76,1 \pm 1,5$ $\frac{56-104}{15,4}$	$65,2 \pm 2,2$ $\frac{45-104}{18,5}$	$64,2 \pm 1,8$ $\frac{43-80}{15,8}$	$82,7 \pm 2,8$ $\frac{59-113}{16,7}$	$81,3 \pm 2,4$ $\frac{60-110}{15,9}$
Длина соцветия, см	$14,1 \pm 0,9$ $\frac{3-35}{49,3}$	$17,3 \pm 1,2$ $\frac{6-42}{52,0}$	$10,0 \pm 0,9$ $\frac{3-23}{50,9}$	$10,4 \pm 0,7$ $\frac{4-20}{39,0}$	$16,7 \pm 1,3$ $\frac{6-40}{37,8}$	$21,8 \pm 1,7$ $\frac{10-31}{43,2}$
Число узлов	$19,5 \pm 0,6$ $\frac{10-31}{23,1}$	$17,0 \pm 0,5$ $\frac{11-29}{23,5}$	$16,7 \pm 0,6$ $\frac{13-29}{20,5}$	$17,7 \pm 0,6$ $\frac{12-24}{19,1}$	$17,8 \pm 0,7$ $\frac{15-33}{18,8}$	$20,3 \pm 0,8$ $\frac{12-25}{21,5}$
Число узлов до соцветия	$13,9 \pm 0,4$ $\frac{8-24}{23,2}$	$11,1 \pm 0,3$ $\frac{7-17}{24,2}$	$12,0 \pm 0,5$ $\frac{9-19}{21,4}$	$12,7 \pm 0,4$ $\frac{8-18}{19,0}$	$12,0 \pm 0,4$ $\frac{10-23}{17,3}$	$13,2 \pm 0,5$ $\frac{9-16}{20,8}$
Число узлов в соцветии	$5,7 \pm 0,3$ $\frac{2-10}{36,4}$	$6,0 \pm 0,3$ $\frac{3-12}{37,8}$	$4,7 \pm 0,2$ $\frac{3-10}{27,5}$	$4,9 \pm 0,2$ $\frac{3-9}{27,1}$	$5,8 \pm 0,6$ $\frac{4-14}{30,7}$	$7,0 \pm 0,4$ $\frac{4-9}{68,8}$
Число цветков	$6,6 \pm 0,4$ $\frac{2-17}{47,0}$	$7,9 \pm 0,6$ $\frac{4-30}{55,2}$	$5,0 \pm 0,2$ $\frac{3-11}{31,5}$	$5,3 \pm 0,3$ $\frac{4-13}{32,2}$	$7,0 \pm 0,6$ $\frac{4-13}{39,6}$	$8,6 \pm 0,8$ $\frac{4-14}{48,8}$
Длина венчика, мм	$32,7 \pm 0,7$ $\frac{25-45}{15,1}$	$32,3 \pm 0,7$ $\frac{23-45}{15,8}$	$31,3 \pm 0,7$ $\frac{25-36}{11,7}$	$29,0 \pm 0,7$ $\frac{25-35}{12,7}$	$29,0 \pm 0,6$ $\frac{25-42}{11,2}$	$35,1 \pm 0,7$ $\frac{24-35}{11,3}$
Диаметр венчика, мм	$39,2 \pm 0,9$ $\frac{27-50}{16,6}$	$34,5 \pm 0,6$ $\frac{25-50}{14,0}$	$37,3 \pm 1,1$ $\frac{26-50}{15,8}$	$38,7 \pm 1,0$ $\frac{25-49}{14,3}$	$35,6 \pm 0,7$ $\frac{25-52}{10,1}$	$39,5 \pm 1,0$ $\frac{26-40}{14,1}$
Диаметр трубки, мм	$24,3 \pm 0,5$ $\frac{18-37}{15,8}$	$23,3 \pm 0,5$ $\frac{15-32}{15,6}$	$23,7 \pm 0,6$ $\frac{17-32}{14,6}$	$25,3 \pm 0,7$ $\frac{20-32}{14,9}$	$23,0 \pm 0,6$ $\frac{21-34}{13,5}$	$26,8 \pm 0,7$ $\frac{18-26}{14,1}$
Длина стороны зубца, мм	$13,8 \pm 0,3$ $\frac{9-17}{13,7}$	$12,7 \pm 0,2$ $\frac{8-17}{14,1}$	$13,6 \pm 0,4$ $\frac{10-18}{14,5}$	$13,2 \pm 0,4$ $\frac{10-17}{15,6}$	$12,9 \pm 0,3$ $\frac{11-17}{12,7}$	$14,4 \pm 0,3$ $\frac{10-15}{10,7}$
Длина листовой пластинки, мм	$106,6 \pm 2,8$ $\frac{70-170}{19,6}$	$99,8 \pm 3,0$ $\frac{55-145}{23,5}$	$104,1 \pm 4,6$ $\frac{60-140}{24,5}$	$127,2 \pm 3,4$ $\frac{80-160}{14,8}$	$117,8 \pm 4,0$ $\frac{65-130}{17,2}$	$97,8 \pm 3,0$ $\frac{90-150}{16,6}$
Ширина листовой пластинки, мм	$7,0 \pm 0,3$ $\frac{4-14}{36,1}$	$7,2 \pm 0,3$ $\frac{3-13}{30,3}$	$7,5 \pm 0,4$ $\frac{5-12}{30,7}$	$10,2 \pm 0,5$ $\frac{7-16}{26,7}$	$9,6 \pm 0,5$ $\frac{4-13}{25,9}$	$7,5 \pm 0,4$ $\frac{6-13}{31,1}$

Примечание: для каждого показателя приведены следующие значения: среднее арифметическое с ошибкой ($M \pm m$), минимальное и максимальное значение (lim) и коэффициент вариации ($C_v, \%$); № – объем выборки.

ТАБЛИЦА 1
(ОКОНЧАНИЕ)

Питомник (ГИЗЛ-II)					
ПТЗ	п. Володарского	Шугарово	Хатунь	Сабурово	Соколова пустынь
30	3	30	30	30	30
$\frac{104,7 \pm 2,8}{69-165}$ 17,1	$\frac{95,3 \pm 2,1}{69-120}$ 16,0	$\frac{90,5 \pm 13,5}{77-104}$ 21,1	$\frac{93,0 \pm 7,9}{61-121}$ 26,6	$\frac{99,9 \pm 7,5}{71-154}$ 19,9	$\frac{100,1 \pm 5,2}{65-118}$ 22,7
$\frac{37,7 \pm 2,4}{15-74}$ 40,8	$\frac{42,9 \pm 2,0}{20-69}$ 34,7	$\frac{44,5 \pm 12,5}{32-57}$ 39,7	$\frac{44,0 \pm 7,8}{18-66}$ 47,0	$\frac{44,3 \pm 7,0}{20-114}$ 49,9	$\frac{57,6 \pm 6,2}{21-71}$ 46,9
$\frac{25,9 \pm 1,2}{12-46}$ 28,5	$\frac{25,3 \pm 0,8}{15-37}$ 24,6	$\frac{27,0 \pm 3,0}{24-30}$ 15,7	$\frac{26,4 \pm 2,6}{17-35}$ 25,0	$\frac{29,3 \pm 2,4}{14-47}$ 21,5	$\frac{26,8 \pm 2,0}{17-35}$ 33,2
$\frac{13,7 \pm 0,6}{6-23}$ 27,6	$\frac{13,0 \pm 0,5}{6-22}$ 26,8	$\frac{8,5 \pm 0,5}{8-9}$ 8,3	$\frac{14,4 \pm 1,3}{9-17}$ 23,3	$\frac{14,9 \pm 1,6}{5-14}$ 28,1	$\frac{9,3 \pm 0,6}{9-20}$ 26,2
$\frac{12,1 \pm 0,7}{6-25}$ 39,1	$\frac{12,1 \pm 0,6}{5-29}$ 37,8	$\frac{13,5 \pm 1,5}{12-15}$ 15,7	$\frac{13,3 \pm 2,5}{7-20}$ 49,3	$\frac{14,4 \pm 1,8}{6-39}$ 32,5	$\frac{17,5 \pm 2,2}{7-21}$ 54,0
$\frac{19,8 \pm 1,9}{7-44}$ 61,9	$\frac{20,2 \pm 1,5}{6-54}$ 53,0	$\frac{21,0 \pm 3,0}{18-24}$ 20,2	$\frac{20,4 \pm 4,3}{6-37}$ 55,2	$\frac{25,7 \pm 4,3}{9-58}$ 44,1	$\frac{31,6 \pm 5,4}{8-44}$ 74,9
$\frac{36,8 \pm 0,6}{32-45}$ 10,7	$\frac{37,1 \pm 0,5}{32-50}$ 10,1	$\frac{42,5 \pm 2,5}{40-45}$ 8,3	$\frac{39,1 \pm 0,8}{30-42}$ 5,6	$\frac{37,1 \pm 1,8}{30-40}$ 13,1	$\frac{35,6 \pm 0,7}{30-40}$ 8,7
$\frac{42,5 \pm 0,8}{33-52}$ 12,5	$\frac{39,9 \pm 0,6}{30-50}$ 12,3	$\frac{50,0 \pm 5,0}{43-55}$ 14,0	$\frac{43,7 \pm 1,9}{35-52}$ 11,6	$\frac{44,3 \pm 1,4}{33-50}$ 8,2	$\frac{41,4 \pm 1,4}{40-50}$ 14,4
$\frac{28,3 \pm 0,5}{22-38}$ 11,7	$\frac{27,6 \pm 0,5}{21-40}$ 14,3	$\frac{32,5 \pm 2,5}{30-35}$ 10,9	$\frac{30,0 \pm 1,9}{27-38}$ 16,3	$\frac{30,6 \pm 0,6}{22-35}$ 5,3	$\frac{27,5 \pm 0,9}{28-32}$ 13,6
$\frac{16,5 \pm 0,4}{14-22}$ 15,1	$\frac{16,0 \pm 0,4}{11-20}$ 20,2	$\frac{20,0 \pm 2,0}{18-22}$ 14,1	$\frac{18,0 \pm 0,5}{17-20}$ 7,9	$\frac{18,6 \pm 0,8}{15-22}$ 12,0	$\frac{15,7 \pm 0,4}{15-21}$ 10,3
$\frac{142,3 \pm 4,2}{110-200}$ 19,1	$\frac{138,6 \pm 3,9}{80-220}$ 20,7	$\frac{135,0 \pm 15,0}{120-150}$ 15,7	$\frac{134,3 \pm 14,3}{90-180}$ 28,1	$\frac{141,4 \pm 5,4}{120-230}$ 10,1	$\frac{161,1 \pm 8,0}{110-150}$ 21,7
$\frac{10,6 \pm 0,3}{7-18}$ 21,1	$\frac{11,0 \pm 0,3}{7-17}$ 19,3	$\frac{12,5 \pm 2,5}{10-15}$ 28,3	$\frac{12,1 \pm 1,5}{6-17}$ 32,7	$\frac{11,7 \pm 0,7}{6-15}$ 19,5	$\frac{11,3 \pm 0,6}{9-14}$ 22,8

**Морфологические показатели побегов и цветков *C. latifolia*
в локальных популяциях и их потомства в питомнике**

Локаль- ные популяции	Природные условия					
	г. Икша	п. Возрожде- ние	В-д Гремя- чий	Боровской курган	ст. Кали- стово	Н. Иеруса- лим
№	90	30	30	30	30	30
Длина по- бега, см	$\frac{126,0 \pm 2,7}{70-168}$ 20,4	$\frac{151,3 \pm 2,1}{125-178}$ 7,7	$\frac{125,4 \pm 2,4}{105-151}$ 10,7	$\frac{114,3 \pm 2,4}{85-135}$ 11,7	$\frac{138,8 \pm 2,0}{120-155}$ 7,8	$\frac{120,0 \pm 2,0}{100-148}$ 9,0
Длина со- цветия, см	$\frac{26,8 \pm 1,3}{7-55}$ 46,9	$\frac{35,2 \pm 1,4}{22-51}$ 22,1	$\frac{22,7 \pm 1,0}{13-32}$ 24,4	$\frac{20,5 \pm 1,2}{6-36}$ 31,9	$\frac{30,3 \pm 1,4}{16-54}$ 25,6	$\frac{29,3 \pm 1,5}{17-39}$ 23,2
Число уз- лов	$\frac{42,8 \pm 1,1}{25-69}$ 24,9	$\frac{49,7 \pm 1,0}{38-59}$ 11,2	$\frac{43,5 \pm 1,0}{33-56}$ 12,3	$\frac{40,0 \pm 1,4}{22-54}$ 19,0	$\frac{44,8 \pm 1,0}{36-56}$ 11,3	$\frac{37,4 \pm 0,9}{27-45}$ 14,3
Число уз- лов до со- цветия	$\frac{28,9 \pm 0,5}{19-42}$ 16,3	$\frac{32,9 \pm 0,6}{27-38}$ 10,1	$\frac{31,6 \pm 0,7}{24-39}$ 11,5	$\frac{27,7 \pm 0,8}{18-35}$ 15,5	$\frac{29,3 \pm 0,6}{24-36}$ 10,4	$\frac{24,7 \pm 0,5}{20-30}$ 11,9
Число узлов в со- цветии	$\frac{14,2 \pm 0,7}{2-30}$ 44	$\frac{16,8 \pm 0,6}{11-23}$ 18,4	$\frac{11,8 \pm 0,7}{7-22}$ 32,0	$\frac{12,6 \pm 0,7}{3-20}$ 30,0	$\frac{15,5 \pm 0,5}{8-21}$ 18,5	$\frac{12,7 \pm 0,6}{7-18}$ 24,3
Число цветков	$\frac{17,0 \pm 0,9}{3-42}$ 52,5	$\frac{18,5 \pm 0,7}{12-27}$ 20,9	$\frac{13,2 \pm 0,2}{8-36}$ 40,7	$\frac{13,8 \pm 0,7}{4-24}$ 29,6	$\frac{17,5 \pm 0,8}{9-28}$ 23,9	$\frac{14,0 \pm 0,7}{8-24}$ 25,8
Длина вен- чика, мм	$\frac{49,4 \pm 0,8}{35-65}$ 14,8	$\frac{53,6 \pm 0,8}{45-60}$ 8,3	$\frac{50,1 \pm 1,4}{40-60}$ 15,1	$\frac{41,1 \pm 0,7}{32-48}$ 9,9	$\frac{51,5 \pm 0,8}{45-60}$ 8,0	$\frac{46,0 \pm 0,6}{45-55}$ 7,2
Диаметр венчика, мм	$\frac{48,6 \pm 0,8}{30-65}$ 14,7	$\frac{47,9 \pm 1,0}{35-60}$ 12,4	$\frac{48,5 \pm 1,2}{35-60}$ 13,2	$\frac{40,1 \pm 0,6}{15-47}$ 8,8	$\frac{42,6 \pm 1,0}{30-55}$ 12,4	$\frac{48,0 \pm 1,0}{35-55}$ 11,0
Диаметр трубки, мм	$\frac{21,8 \pm 0,1}{16-35}$ 15,0	$\frac{21,8 \pm 0,3}{19-25}$ 8,0	$\frac{21,1 \pm 0,3}{18-25}$ 8,8	$\frac{18,7 \pm 0,3}{15-23}$ 7,9	$\frac{20,2 \pm 0,4}{17-23}$ 8,5	$\frac{20,7 \pm 0,4}{17-25}$ 10,7
Длина стороны зубца, мм	$\frac{23,5 \pm 0,4}{13-30}$ 15,9	$\frac{22,8 \pm 0,5}{18-30}$ 11,9	$\frac{23,6 \pm 0,7}{18-33}$ 16,1	$\frac{19,3 \pm 0,4}{15-23}$ 12,3	$\frac{20,6 \pm 0,5}{13-26}$ 14,1	$\frac{21,6 \pm 0,4}{18-27}$ 9,8
Длина че- решка, мм	$\frac{61,0 \pm 1,8}{40-120}$ 28,0	$\frac{67,6 \pm 2,7}{45-110}$ 21,6	$\frac{70,7 \pm 3,6}{35-109}$ 22,8	$\frac{59,4 \pm 3,9}{30-120}$ 36,1	$\frac{65,3 \pm 3,1}{40-100}$ 26,0	$\frac{59,2 \pm 2,8}{40-100}$ 26,0
Длина пла- стинки, мм	$\frac{148,5 \pm 3,0}{80-190}$ 19,4	$\frac{178,3 \pm 4,5}{140-230}$ 13,8	$\frac{150,8 \pm 3,3}{110-280}$ 12,1	$\frac{133,3 \pm 4,8}{100-160}$ 19,5	$\frac{170,7 \pm 5,0}{110-220}$ 16,2	$\frac{156 \pm 3,3}{13-200}$ 11,6
Ширина пластинки, мм	$\frac{73,5 \pm 1,3}{30-100}$ 16,3	$\frac{81,8 \pm 2,3}{45-110}$ 15,5	$\frac{76,3 \pm 1,7}{50-90}$ 11,9	$\frac{73,3 \pm 1,0}{65-80}$ 6,8	$\frac{76,2 \pm 1,7}{55-90}$ 12,0	$\frac{80,7 \pm 1,5}{70-95}$ 9,9

Примечание: обозначения см. табл. 1

ТАБЛИЦА 2
(ОКОНЧАНИЕ)

Природные условия	Питомник (ГИЗЛ-1)						
	ГИЗЛ	г. Икша	п. Возрождение	Боровской курган	ст. Калистово	Н. Иерусалим	ГИЗЛ
	30	30	30	30	30	30	30
	$\frac{123,9 \pm 2,7}{78-155}$ 12,1	$\frac{87,2 \pm 2,0}{71-104}$ 12,3	$\frac{98,0 \pm 2,9}{76-127}$ 16,4	$\frac{87,7 \pm 2,0}{68-116}$ 12,5	$\frac{83,0 \pm 1,6}{66-99}$ 10,9	$\frac{90,0 \pm 2,0}{73-102}$ 12,1	$\frac{79,3 \pm 1,5}{62-99}$ 10,5
	$\frac{29,3 \pm 1,5}{14-45}$ 27,2	$\frac{12,5 \pm 1,0}{3-23}$ 44,6	$\frac{17,2 \pm 1,5}{6-38}$ 49,1	$\frac{13,1 \pm 1,3}{2-32}$ 53,2	$\frac{11,0 \pm 1,0}{3-22}$ 47,8	$\frac{11,4 \pm 1,0}{3-23}$ 46,4	$\frac{6,3 \pm 0,8}{2-18}$ 66,1
	$\frac{47,4 \pm 0,9}{40-56}$ 9,6	$\frac{22,0 \pm 0,7}{15-30}$ 16,2	$\frac{25,8 \pm 1,1}{18-41}$ 23,4	$\frac{20,4 \pm 0,6}{15-27}$ 16,7	$\frac{18,9 \pm 0,6}{15-25}$ 18,3	$\frac{20,1 \pm 0,8}{11-30}$ 21,0	$\frac{19,8 \pm 0,7}{12-29}$ 18,7
	$\frac{30,1 \pm 0,4}{26-36}$ 8,0	$\frac{15,2 \pm 0,4}{10-21}$ 14,7	$\frac{17,1 \pm 0,6}{13-24}$ 17,7	$\frac{14,1 \pm 0,4}{11-21}$ 15,4	$\frac{13,4 \pm 0,4}{10-18}$ 14,3	$\frac{14,5 \pm 0,5}{10-22}$ 18,3	$\frac{15,7 \pm 0,5}{8-20}$ 17,6
	$\frac{17,4 \pm 0,6}{9-27}$ 18,4	$\frac{6,7 \pm 0,3}{4-10}$ 25,7	$\frac{8,4 \pm 0,7}{3-18}$ 45,0	$\frac{6,3 \pm 0,5}{1-11}$ 40,2	$\frac{5,8 \pm 0,4}{3-10}$ 34,9	$\frac{5,6 \pm 0,4}{1-11}$ 38,3	$\frac{4,1 \pm 0,4}{1-9}$ 52,2
	$\frac{18,5 \pm 0,6}{10-25}$ 18,0	$\frac{7,7 \pm 0,4}{5-11}$ 25,6	$\frac{9,4 \pm 0,7}{4-19}$ 40,2	$\frac{7,3 \pm 0,5}{2-12}$ 34,7	$\frac{6,8 \pm 0,4}{4-11}$ 29,8	$\frac{6,5 \pm 0,4}{2-12}$ 33,7	$\frac{5,1 \pm 0,4}{2-10}$ 41,9
	$\frac{45,2 \pm 0,8}{36-53}$ 9,8	$\frac{45,2 \pm 0,9}{40-50}$ 10,7	$\frac{51,8 \pm 1,0}{45-65}$ 11,0	$\frac{43,8 \pm 0,9}{35-55}$ 11,3	$\frac{43,4 \pm 0,6}{30-50}$ 7,8	$\frac{42,3 \pm 0,7}{30-48}$ 9,1	$\frac{43,7 \pm 0,6}{40-50}$ 7,6
	$\frac{44,9 \pm 1,0}{35-55}$ 12,5	$\frac{42,9 \pm 1,0}{33-45}$ 12,2	$\frac{48,7 \pm 1,1}{40-65}$ 12,6	$\frac{44,8 \pm 1,2}{32-55}$ 14,9	$\frac{43,1 \pm 0,9}{30-50}$ 12,0	$\frac{39,4 \pm 0,8}{32-48}$ 11,6	$\frac{39,9 \pm 0,7}{30-45}$ 9,8
	$\frac{22,1 \pm 0,4}{15-28}$ 10,5	$\frac{20,7 \pm 0,5}{18-25}$ 13,0	$\frac{23,0 \pm 0,4}{20-30}$ 10,4	$\frac{21,3 \pm 0,3}{18-25}$ 8,0	$\frac{20,1 \pm 0,4}{17-23}$ 10,9	$\frac{21,7 \pm 0,4}{18-25}$ 9,4	$\frac{21,5 \pm 0,3}{20-25}$ 6,8
	$\frac{21,5 \pm 0,4}{18-27}$ 11,1	$\frac{21,3 \pm 0,2}{20-13}$ 5,4	$\frac{25,2 \pm 0,6}{20-30}$ 12,2	$\frac{21,8 \pm 0,5}{17-25}$ 12,7	$\frac{21,0 \pm 0,5}{16-25}$ 13,1	$\frac{20,7 \pm 0,4}{17-25}$ 9,9	$\frac{19,0 \pm 0,5}{18-25}$ 14,7
	$\frac{56,3 \pm 2,9}{30-80}$ 27,8	$\frac{21,7 \pm 1,2}{15-30}$ 31,1	$\frac{27,0 \pm 1,4}{20-40}$ 29,0	$\frac{15,3 \pm 0,4}{10-20}$ 14,7	$\frac{12,2 \pm 0,7}{5-15}$ 29,9	$\frac{16,5 \pm 0,5}{15-25}$ 18,1	$\frac{19,2 \pm 0,7}{15-27}$ 18,9
	$\frac{152,5 \pm 2,9}{120-180}$ 10,4	$\frac{109,2 \pm 3,8}{70-150}$ 19,1	$\frac{127,0 \pm 1,2}{100-150}$ 5,4	$\frac{105,2 \pm 1,6}{80-125}$ 14,5	$\frac{82,8 \pm 2,2}{75-100}$ 14,4	$\frac{94,0 \pm 2,4}{65-110}$ 14,0	$\frac{73,7 \pm 2,3}{50-100}$ 17,2
	$\frac{71,8 \pm 1,4}{60-80}$ 10,6	$\frac{49,3 \pm 1,8}{30-65}$ 19,5	$\frac{54,8 \pm 1,7}{30-70}$ 16,7	$\frac{49,5 \pm 1,6}{35-65}$ 17,7	$\frac{36,8 \pm 0,8}{30-45}$ 12,6	$\frac{46,8 \pm 1,1}{35-60}$ 13,3	$\frac{35,9 \pm 0,9}{30-45}$ 13,3

**Морфологические показатели побегов и цветков *C. trachelium*
в локальных популяциях и их потомства в питомнике**

Локальные популяции	Природные условия					
	Боровской курган	Лермонтово	ГИЗЛ	п. Володарского	г. Икша	ВНИИ «Природа»
№	60	30	30	30	30	30
Длина побега, см	$66,2 \pm 1,8$ $\frac{333-110}{18,7}$	$90,1 \pm 5,5$ $\frac{58-161}{27,5}$	$74,2 \pm 2,3$ $\frac{59-102}{17,0}$	$93,5 \pm 1,7$ $\frac{65-109}{10,1}$	$107,0 \pm 2,9$ $\frac{80-143}{14,9}$	$94,5 \pm 2,1$ $\frac{78-128}{10,1}$
Длина соцветия, см	$15,1 \pm 1,4$ $\frac{3-42}{64,2}$	$25,3 \pm 3,3$ $\frac{7-61}{58,9}$	$25,3 \pm 2,1$ $\frac{8-48}{45,9}$	$33,6 \pm 1,7$ $\frac{17-55}{28,0}$	$40,7 \pm 2,9$ $\frac{12-74}{38,8}$	$32,8 \pm 2,0$ $\frac{14-55}{33,4}$
Число узлов	$17,4 \pm 0,4$ $\frac{11-28}{18,1}$	$19,3 \pm 0,9$ $\frac{15-31}{19,9}$	$18,9 \pm 0,8$ $\frac{12-29}{23,7}$	$19,7 \pm 0,5$ $\frac{13-23}{13,3}$	$20,0 \pm 0,6$ $\frac{15-28}{15,3}$	$20,3 \pm 0,6$ $\frac{15-33}{15,4}$
Число узлов до соцветия	$9,0 \pm 0,4$ $\frac{4-15}{29,9}$	$9,7 \pm 0,6$ $\frac{7-15}{36,1}$	$7,5 \pm 0,4$ $\frac{4-12}{30,5}$	$8,1 \pm 0,4$ $\frac{4-12}{27,8}$	$8,6 \pm 0,5$ $\frac{5-15}{32,1}$	$8,7 \pm 0,5$ $\frac{5-16}{29,9}$
Число узлов в соцветии	$8,3 \pm 0,5$ $\frac{4-16}{40,5}$	$9,7 \pm 0,8$ $\frac{5-18}{35,6}$	$11,4 \pm 0,8$ $\frac{5-20}{39,0}$	$11,6 \pm 0,5$ $\frac{8-17}{22,8}$	$11,4 \pm 0,6$ $\frac{6-20}{29,7}$	$11,9 \pm 0,5$ $\frac{8-19}{24,9}$
Число цветков	$12,1 \pm 1,2$ $\frac{5-53}{68,0}$	$16,1 \pm 2,2$ $\frac{6-45}{62,2}$	$16,5 \pm 1,6$ $\frac{6-36}{52,8}$	$23,8 \pm 1,4$ $\frac{12-45}{32,5}$	$23,5 \pm 1,5$ $\frac{7-42}{35,4}$	$22,1 \pm 1,7$ $\frac{10-47}{43,1}$
Длина венчика, мм	$34,7 \pm 0,7$ $\frac{23-45}{13,2}$	$34,4 \pm 1,2$ $\frac{26-45}{16,0}$	$38,1 \pm 1,0$ $\frac{25-45}{13,7}$	$35,5 \pm 0,8$ $\frac{25-42}{12,1}$	$35,9 \pm 0,8$ $\frac{30-45}{12,4}$	$34,7 \pm 0,7$ $\frac{30-45}{10,8}$
Диаметр венчика, мм	$33,0 \pm 0,9$ $\frac{22-43}{18,4}$	$33,6 \pm 1,1$ $\frac{26-42}{15,3}$	$37,2 \pm 1,0$ $\frac{25-50}{15,3}$	$36,0 \pm 1,0$ $\frac{28-45}{15,3}$	$33,4 \pm 0,8$ $\frac{25-40}{13,7}$	$36,2 \pm 1,1$ $\frac{23-46}{16,3}$
Диаметр трубки, мм	$17,3 \pm 0,5$ $\frac{11-26}{21,8}$	$16,8 \pm 0,4$ $\frac{15-20}{9,9}$	$18,7 \pm 0,5$ $\frac{15-25}{14,7}$	$18,8 \pm 0,4$ $\frac{13-25}{12,7}$	$18,4 \pm 0,3$ $\frac{15-22}{8,9}$	$30,2 \pm 0,6$ $\frac{13-22}{15,6}$
Длина стороны зубца, мм	$14,8 \pm 0,3$ $\frac{11-21}{14,5}$	$15,1 \pm 0,4$ $\frac{13-20}{12,1}$	$16,3 \pm 0,5$ $\frac{11-21}{16,7}$	$15,2 \pm 0,3$ $\frac{13-20}{12,4}$	$14,9 \pm 0,4$ $\frac{11-20}{15,4}$	$17,2 \pm 0,5$ $\frac{11-22}{15,9}$
Длина черешка, мм	$35,9 \pm 2,5$ $\frac{10-80}{48,0}$	$45,0 \pm 4,8$ $\frac{25-90}{48,0}$	$48,5 \pm 3,5$ $\frac{25-10}{39,7}$	$49,8 \pm 2,3$ $\frac{30-80}{25,7}$	$59,7 \pm 2,8$ $\frac{35-90}{25,3}$	$66,9 \pm 7,0$ $\frac{30-80}{27,7}$
Длина листовой пластинки, мм	$81,9 \pm 3,3$ $\frac{35-120}{27,8}$	$112,5 \pm 6,8$ $\frac{60-180}{27,2}$	$97,8 \pm 3,8$ $\frac{65-140}{21,1}$	$97,3 \pm 3,1$ $\frac{70-130}{17,2}$	$109,7 \pm 4,9$ $\frac{70-160}{24,2}$	$101,0 \pm 3,6$ $\frac{70-170}{27,8}$
Ширина листовой пластинки, мм			$63,3 \pm 2,2$ $\frac{40-90}{18,8}$	$53,5 \pm 1,8$ $\frac{45-80}{16,4}$	$73,3 \pm 2,7$ $\frac{50-110}{20,3}$	$63,7 \pm 1,9$ $\frac{45-90}{16,4}$

Примечание: обозначения см. табл. 1

ТАБЛИЦА 3
(ОКОНЧАНИЕ)

Питомник (ГИЗЛ – II)					
Боровской курган	п. Лермонтово	ГИЗЛ	п.Володарского	г. Икша	ВНИИ «Природа»
30	30	30	30	30	30
$\frac{86,9 \pm 1,7}{62-122}$ 13,9	$\frac{84,3 \pm 2,8}{56-100}$ 17,7	$\frac{75,0 \pm 2,6}{55-100}$ 16,8	$\frac{85,1 \pm 4,4}{32-131}$ 28,2	$\frac{96,8 \pm 3,4}{75-112}$ 15,6	$\frac{92,7 \pm 4,5}{62-137}$ 26,0
$\frac{31,8 \pm 1,8}{12-76}$ 41,3	$\frac{31,9 \pm 1,9}{10-53}$ 32,7	$\frac{29,1 \pm 2,4}{14-54}$ 39,7	$\frac{28,9 \pm 2,0}{10-58}$ 37,8	$\frac{41,1 \pm 4,7}{14-76}$ 51,1	$\frac{38,2 \pm 3,6}{13-102}$ 50,6
$\frac{21,5 \pm 0,5}{14-29}$ 16,8	$\frac{20,0 \pm 0,6}{12-27}$ 17,3	$\frac{18,1 \pm 0,9}{12-33}$ 25,4	$\frac{20,7 \pm 0,5}{17-27}$ 14,0	$\frac{22,1 \pm 1,0}{15-33}$ 19,7	$\frac{23,3 \pm 0,9}{13-32}$ 21,1
$\frac{10,7 \pm 0,4}{6-17}$ 23,9	$\frac{9,5 \pm 0,5}{5-14}$ 30,6	$\frac{8,3 \pm 0,6}{4-16}$ 33,2	$\frac{11,3 \pm 0,4}{6-13}$ 17,4	$\frac{9,6 \pm 0,6}{4-15}$ 29,2	$\frac{10,7 \pm 0,6}{4-15}$ 28,8
$\frac{10,8 \pm 0,4}{6-21}$ 28,8	$\frac{10,1 \pm 0,4}{6-15}$ 23,1	$\frac{9,9 \pm 0,6}{5-17}$ 31,6	$\frac{9,4 \pm 0,5}{6-14}$ 31,1	$\frac{12,6 \pm 1,0}{7-21}$ 34,0	$\frac{12,7 \pm 0,8}{9-26}$ 34,9
$\frac{28,8 \pm 2,1}{12-86}$ 53,1	$\frac{21,4 \pm 1,7}{10-43}$ 43,2	$\frac{21,5 \pm 1,7}{7-39}$ 39,6	$\frac{22,0 \pm 1,7}{10-42}$ 43,2	$\frac{37,3 \pm 5,6}{14-69}$ 67,0	$\frac{38,3 \pm 4,5}{11-106}$ 63,2
$\frac{38,0 \pm 1,0}{32-50}$ 18,5	$\frac{38,2 \pm 0,7}{32-45}$ 9,9	$\frac{38,2 \pm 0,4}{35-40}$ 5,8	$\frac{38,7 \pm 0,9}{30-45}$ 13,2	$\frac{38,5 \pm 0,9}{35-45}$ 10,6	$\frac{37,2 \pm 0,6}{3-42}$ 8,0
$\frac{39,7 \pm 1,0}{30-50}$ 18,3	$\frac{36,9 \pm 1,4}{21-50}$ 20,7	$\frac{42,0 \pm 1,1}{35-50}$ 12,7	$\frac{39,2 \pm 0,5}{39-42}$ 7,0	$\frac{41,7 \pm 0,2}{38-42}$ 2,3	$\frac{35,5 \pm 0,7}{3-42}$ 10,3
$\frac{19,9 \pm 0,3}{15-25}$ 12,3	$\frac{18,9 \pm 0,5}{14-22}$ 14,1	$\frac{20,0 \pm 0,5}{18-27}$ 13,0	$\frac{18,9 \pm 0,3}{18-22}$ 9,2	$\frac{20,4 \pm 0,6}{18-22}$ 13,7	$\frac{19,9 \pm 0,7}{17-23}$ 19,3
$\frac{17,7 \pm 0,3}{12-22}$ 12,5	$\frac{16,4 \pm 0,4}{14-22}$ 24,5	$\frac{19,1 \pm 0,6}{14-23}$ 16,6	$\frac{15,7 \pm 0,4}{11-18}$ 14,3	$\frac{16,8 \pm 0,4}{15-18}$ 11,5	$\frac{16,7 \pm 0,3}{13-20}$ 10,1
$\frac{49,2 \pm 3,0}{25-90}$ 43,3	$\frac{38,9 \pm 3,0}{20-80}$ 42,2	$\frac{33,8 \pm 2,8}{20-80}$ 40,3	$\frac{36,7 \pm 2,5}{20-80}$ 36,9	$\frac{78,3 \pm 8,4}{30-120}$ 48,1	$\frac{66,9 \pm 7,0}{30-125}$ 56,7
$\frac{89,3 \pm 2,8}{45-130}$ 22,9	$\frac{84,0 \pm 3,1}{60-120}$ 19,9	$\frac{65,4 \pm 2,6}{40-90}$ 19,5	$\frac{82,7 \pm 3,4}{45-120}$ 22,8	$\frac{110,3 \pm 5,4}{75-130}$ 22,0	$\frac{96,4 \pm 4,5}{70-130}$ 25,3
$\frac{56,8 \pm 1,6}{35-85}$ 20,4	$\frac{48,6 \pm 1,4}{35-55}$ 15,8	$\frac{46,3 \pm 1,8}{30-65}$ 18,9	$\frac{53,3 \pm 1,7}{35-80}$ 17,3	$\frac{64,5 \pm 2,8}{45-80}$ 19,6	$\frac{59,8 \pm 3,2}{30-105}$ 28,6

**Морфологические показатели побегов и цветков *C. latifolia*
в локальных популяциях и у их потомства в питомнике**

Признаки	ст. Икша			Питомник (ГИЗЛ-II)		
	1	2	3	1	2	3
№	30	30	30	30	30	30
Длина побега, см	$148,8 \pm 1,6$ $\frac{133-168}{5,9}$	$94,0 \pm 2,0$ $\frac{70-115}{11,8}$	$137,0 \pm 2,2$ $\frac{115-159}{8,8}$	$82,7 \pm 3,8$ $\frac{68-105}{15,2}$	$74,1 \pm 3,5$ $\frac{62-91}{12,6}$	$83,2 \pm 4,7$ $\frac{61-115}{20,3}$
Длина соцветия, см	$40,5 \pm 1,2$ $\frac{26-55}{16,8}$	$12,6 \pm 0,7$ $\frac{7-20}{28,4}$	$27,4 \pm 0,9$ $\frac{15-37}{18,4}$	$10,8 \pm 1,3$ $\frac{7-21}{39,4}$	$11,6 \pm 1,9$ $\frac{6-18}{44,0}$	$16,1 \pm 3,0$ $\frac{6-34}{67,4}$
Число узлов	$53,0 \pm 1,5$ $\frac{36-69}{16,0}$	$32,1 \pm 0,7$ $\frac{25-49}{12,1}$	$43,4 \pm 1,1$ $\frac{30-60}{13,9}$	$26,9 \pm 1,7$ $\frac{32-42}{21,1}$	$24,0 \pm 1,8$ $\frac{18-30}{19,4}$	$29,4 \pm 2,2$ $\frac{18-45}{27,1}$
Число узлов до соцветия	$32,6 \pm 0,7$ $\frac{26-42}{12,2}$	$24,5 \pm 0,5$ $\frac{19-29}{10,2}$	$29,4 \pm 0,6$ $\frac{23-38}{11,8}$	$20,0 \pm 0,9$ $\frac{15-26}{14,7}$	$18,3 \pm 1,5$ $\frac{13-22}{22,3}$	$21,4 \pm 0,9$ $\frac{16-26}{15,0}$
Число узлов в соцветии	$20,3 \pm 0,9$ $\frac{13-30}{23,7}$	$7,6 \pm 0,4$ $\frac{2-14}{30,8}$	$14,6 \pm 0,6$ $\frac{7-22}{23,6}$	$7,1 \pm 1,2$ $\frac{4-18}{57,3}$	$6,0 \pm 0,9$ $\frac{4-9}{38,5}$	$8,1 \pm 1,4$ $\frac{2-19}{64,6}$
Число цветков	$26,3 \pm 1,4$ $\frac{13-42}{29,3}$	$8,6 \pm 0,4$ $\frac{3-13}{27,2}$	$16,0 \pm 0,6$ $\frac{8-24}{21,9}$	$8,1 \pm 1,2$ $\frac{5-19}{50,2}$	$7,0 \pm 0,9$ $\frac{5-10}{33,0}$	$9,0 \pm 1,5$ $\frac{3-20}{58,6}$
Длина венчика, мм	$55,6 \pm 0,9$ $\frac{48-65}{9,0}$	$42,2 \pm 0,3$ $\frac{35-53}{11,3}$	$50,4 \pm 0,9$ $\frac{42-60}{9,4}$	$49,6 \pm 1,1$ $\frac{45-55}{7,4}$	$45,9 \pm 1,3$ $\frac{40-50}{7,5}$	$51,4 \pm 1,6$ $\frac{50-64}{11,0}$
Диаметр венчика, мм	$51,0 \pm 1,1$ $\frac{42-65}{12,3}$	$43,5 \pm 1,2$ $\frac{30-60}{15,2}$	$51,4 \pm 1,1$ $\frac{40-60}{11,2}$	$46,4 \pm 1,6$ $\frac{40-55}{11,6}$	$44,9 \pm 0,3$ $\frac{44-46}{1,5}$	$50,1 \pm 0,4$ $\frac{48-53}{2,9}$
Диаметр трубки, мм	$25,0 \pm 0,5$ $\frac{23-35}{12,0}$	$19,0 \pm 0,3$ $\frac{16-22}{7,8}$	$21,4 \pm 0,3$ $\frac{18-24}{8,1}$	$23,6 \pm 0,6$ $\frac{22-28}{8,3}$	$22,9 \pm 0,7$ $\frac{20-25}{7,8}$	$23,9 \pm 0,5$ $\frac{22-27}{7,1}$
Длина стороны зубца, мм	$26,1 \pm 0,5$ $\frac{21-30}{10,4}$	$20,3 \pm 0,6$ $\frac{13-25}{16,6}$	$24,0 \pm 0,5$ $\frac{23-30}{10,5}$	$24,5 \pm 0,6$ $\frac{22-27}{7,6}$	$24,0 \pm 0,9$ $\frac{22-27}{9,6}$	$25,1 \pm 0,7$ $\frac{23-30}{9,8}$
Длина черешка, мм	$70,8 \pm 3,2$ $\frac{40-120}{24,6}$	$59,5 \pm 2,5$ $\frac{40-100}{23,4}$	$52,7 \pm 2,7$ $\frac{30-85}{28,4}$	$24,1 \pm 1,5$ $\frac{20-35}{20,4}$	$22,4 \pm 0,9$ $\frac{20-25}{11,2}$	$27,3 \pm 1,1$ $\frac{25-35}{14,2}$
Длина листово-вой пластики, мм	$157,0 \pm 3,2$ $\frac{125-190}{11,1}$	$120,7 \pm 7,4$ $\frac{80-160}{15,4}$	$167,7 \pm 4,6$ $\frac{120-210}{15,2}$	$91,8 \pm 3,7$ $\frac{80-120}{13,4}$	$86,4 \pm 4,3$ $\frac{75-100}{13,2}$	$93,5 \pm 4,7$ $\frac{70-120}{18,2}$
Ширина листово-вой пластики, мм	$78,3 \pm 1,8$ $\frac{60-100}{12,9}$	$6,8 \pm 1,3$ $\frac{50-80}{11,0}$	$77,3 \pm 2,4$ $\frac{30-100}{16,9}$	$44,0 \pm 1,5$ $\frac{40-55}{10,9}$	$40,0 \pm 1,5$ $\frac{35-45}{10,2}$	$41,1 \pm 1,8$ $\frac{30-55}{16,2}$

Примечание: см. табл. 1; 1, 2, 3 – разные локальные популяции.

Таблица 5

**Морфологические показатели побегов и цветков *C. persicifolia*
в локальных популяциях и у их потомства в питомнике**

Признаки	ПТЗ		Питомник (ГИЗЛ-2)	
	1	2	1	2
Длина побега, см	$\frac{75,3 \pm 2,5}{52-112}$ 18,4	$\frac{86,7 \pm 2,4}{68-123}$ 14,1	$\frac{108,8 \pm 6,8}{69-165}$ 22,6	$\frac{103,0 \pm 2,5}{71-131}$ 13,0
Длина соцветия, см	$\frac{11,8 \pm 0,9}{3-26}$ 42,1	$\frac{16,8 \pm 1,6}{5-35}$ 47,8	$\frac{43,8 \pm 3,6}{28-74}$ 29,6	$\frac{33,0 \pm 1,8}{15-51}$ 28,7
Число узлов	$\frac{19,6 \pm 0,9}{14-29}$ 24,2	$\frac{19,4 \pm 0,9}{10-31}$ 22,1	$\frac{28,3 \pm 1,7}{16-37}$ 21,6	$\frac{24,8 \pm 1,5}{12-46}$ 31,7
Число узлов до соцветия	$\frac{14,2 \pm 0,6}{9-21}$ 24,0	$\frac{13,4 \pm 0,6}{8-24}$ 22,1	$\frac{13,7 \pm 1,0}{10-20}$ 25,5	$\frac{13,9 \pm 0,8}{6-23}$ 29,8
Число узлов в соцветии	$\frac{5,4 \pm 0,3}{3-10}$ 31,0	$\frac{6,0 \pm 0,5}{2-10}$ 41,0	$\frac{14,6 \pm 1,1}{6-20}$ 27,9	$\frac{10,8 \pm 0,8}{6-25}$ 41,0
Число цветков	$\frac{6,3 \pm 0,4}{3-12}$ 34,4	$\frac{7,0 \pm 0,8}{2-17}$ 56,8	$\frac{27,6 \pm 4,0}{7-67}$ 52,8	$\frac{16,1 \pm 1,7}{7-44}$ 56,8
Длина венчика, мм	$\frac{31,2 \pm 0,8}{25-40}$ 14,0	$\frac{34,5 \pm 1,0}{30-45}$ 14,6	$\frac{38,9 \pm 1,0}{33-45}$ 9,2	$\frac{35,8 \pm 0,7}{32-45}$ 10,4
Диаметр венчика, мм	$\frac{38,7 \pm 1,1}{27-50}$ 16,2	$\frac{39,7 \pm 1,4}{28-50}$ 17,2	$\frac{40,2 \pm 1,2}{33-45}$ 10,4	$\frac{43,5 \pm 1,0}{33-52}$ 12,7
Диаметр трубки, мм	$\frac{22,9 \pm 0,6}{18-30}$ 13,8	$\frac{25,9 \pm 0,8}{18-37}$ 15,3	$\frac{27,2 \pm 1,3}{22-38}$ 17,6	$\frac{28,8 \pm 0,4}{25-33}$ 8,1
Длина стороны зубца, мм	$\frac{13,7 \pm 0,4}{9-17}$ 15,8	$\frac{13,9 \pm 0,3}{11-17}$ 19,4	$\frac{16,0 \pm 0,9}{14-20}$ 19,4	$\frac{16,8 \pm 0,4}{13-22}$ 12,9
Длина пластинки, мм	$\frac{108,7 \pm 3,0}{85-135}$ 15,3	$\frac{140,3 \pm 6,7}{70-170}$ 17,1	$\frac{140,3 \pm 6,7}{110-184}$ 17,1	$\frac{143,2 \pm 4,8}{110-200}$ 17,7
Ширина пластинки, мм	$\frac{8,4 \pm 0,4}{5-14}$ 25,6	$\frac{11,7 \pm 0,8}{4-13}$ 23,5	$\frac{11,7 \pm 0,8}{9-18}$ 23,5	$\frac{10,0 \pm 0,3}{7-14}$ 17,2

Примечание: обозначения см. табл. 4.

**Морфологические показатели побегов и цветков *C. trachelium*
в локальных популяциях и у их потомства в питомнике**

Признаки	Боровской курган		Питомник ГИЗЛ – II	
	1	2	1	2
Длина побега, см	$\frac{69,4 \pm 2,2}{33-110}$ 17,5	$\frac{61,1 \pm 2,6}{38-88}$ 18,3	$\frac{85,9 \pm 2,2}{62-122}$ 12,3	$\frac{87,9 \pm 2,4}{62-99}$ 15,2
Длина соцветия, см	$\frac{12,9 \pm 1,6}{3-42}$ 69,6	$\frac{18,4 \pm 2,3}{4-35}$ 54,5	$\frac{32,7 \pm 3,4}{12-47}$ 49,8	$\frac{31,9 \pm 1,8}{12-76}$ 31,6
Число узлов	$\frac{17,2 \pm 0,7}{11-28}$ 23,4	$\frac{17,8 \pm 0,8}{13-23}$ 19,4	$\frac{21,4 \pm 0,8}{14-27}$ 16,9	$\frac{21,7 \pm 0,6}{16-29}$ 15,5
Число узлов до соцветия	$\frac{9,9 \pm 0,4}{5-15}$ 23,5	$\frac{7,7 \pm 0,6}{4-15}$ 35,8	$\frac{0,9 \pm 0,6}{7-17}$ 25,6	$\frac{10,3 \pm 0,4}{6-15}$ 22,2
Число узлов в соцветии	$\frac{7,3 \pm 0,5}{4-15}$ 34,7	$\frac{9,9 \pm 0,9}{4-16}$ 37,6	$\frac{10,5 \pm 0,7}{6-17}$ 32,5	$\frac{11,3 \pm 0,5}{7-21}$ 26,6
Число цветков	$\frac{12,3 \pm 1,8}{5-53}$ 77,9	$\frac{11,7 \pm 1,1}{5-21}$ 40,4	$\frac{30,2 \pm 3,7}{12-58}$ 58,0	$\frac{29,2 \pm 2,3}{12-86}$ 43,2
Длина венчика, мм	$\frac{36,6 \pm 0,8}{29-45}$ 12,2	$\frac{31,7 \pm 0,6}{23-35}$ 8,9	$\frac{41,5 \pm 0,9}{32-42}$ 10,1	$\frac{36,1 \pm 0,6}{35-50}$ 9,2
Диаметр венчика, мм	$\frac{35,5 \pm 1,1}{22-48}$ 17,0	$\frac{29,0 \pm 0,8}{22-35}$ 12,2	$\frac{41,1 \pm 1,1}{32-48}$ 12,4	$\frac{41,0 \pm 0,7}{30-50}$ 9,4
Диаметр трубки, мм	$\frac{19,2 \pm 0,6}{15-26}$ 18,2	$\frac{14,4 \pm 0,4}{11-18}$ 12,8	$\frac{19,5 \pm 0,5}{17-25}$ 12,7	$\frac{20,3 \pm 0,4}{15-25}$ 9,8
Длина стороны зубца, мм	$\frac{15,5 \pm 0,4}{11-21}$ 15,4	$\frac{13,8 \pm 0,3}{10-15}$ 8,8	$\frac{17,8 \pm 0,5}{16-22}$ 14,3	$\frac{17,5 \pm 0,3}{12-22}$ 9,4
Длина черешка, мм	$\frac{26,0 \pm 1,9}{10-60}$ 39,2	$\frac{51,6 \pm 3,2}{30-80}$ 27,4	$\frac{46,0 \pm 4,1}{25-95}$ 42,1	$\frac{48,5 \pm 3,8}{25-50}$ 43,8
Длина пластинки, мм	$\frac{72,0 \pm 3,2}{35-100}$ 24,5	$\frac{97,6 \pm 4,9}{60-120}$ 22,0	$\frac{83,7 \pm 4,5}{70-120}$ 25,9	$\frac{92,7 \pm 3,4}{45-130}$ 20,2
Ширина пластинки, мм	$\frac{46,5 \pm 2,0}{25-80}$ 23,3	$\frac{61,3 \pm 3,0}{40-90}$ 21,5	$\frac{56,4 \pm 2,5}{35-85}$ 20,9	$\frac{56,5 \pm 2,1}{40-80}$ 21,3

Примечание: обозначения см. табл. 4.

ТАБЛИЦА 7

**Морфологические показатели побегов и цветков *C. latifolia*
в локальных популяциях в 1985–1987 гг.**

Место наблюдения	Ст. Икша (поляна в лесу)			Ст. Икша (широколиственный лес)		
	1985	1986	1987	1985	1986	1987
Год наблюдений	1985	1986	1987	1985	1986	1987
Длина побега, см	$\frac{155,8 \pm 3,6}{115-184}$ 12,6	$\frac{148,8 \pm 1,6}{133-168}$ 5,9	$\frac{144,8 \pm 1,9}{128-165}$ 7,0	$\frac{123,6 \pm 3,0}{87-150}$ 13,4	$\frac{94,0 \pm 2,0}{70-115}$ 11,8	$\frac{97,2 \pm 1,6}{71-104}$ 9,7
Длина соцветия, см	$\frac{38,0 \pm 2,2}{13-58}$ 30,9	$\frac{40,5 \pm 1,2}{26-55}$ 16,8	$\frac{42,9 \pm 1,5}{32-62}$ 19,3	$\frac{9,9 \pm 1,0}{2-22}$ 56,9	$\frac{12,6 \pm 0,7}{7-20}$ 28,4	$\frac{5,8 \pm 0,5}{3-13}$ 43,3
Число узлов	$\frac{58,2 \pm 2,0}{39-79}$ 18,9	$\frac{53,0 \pm 1,5}{36-69}$ 16,0	$\frac{48,7 \pm 1,0}{34-60}$ 11,5	$\frac{40,7 \pm 1,4}{23-53}$ 18,3	$\frac{32,1 \pm 0,7}{25-49}$ 12,1	$\frac{28,7 \pm 0,7}{22-34}$ 13,8
Число узлов до соцветия	–	$\frac{32,6 \pm 0,7}{26-42}$ 12,2	$\frac{30,7 \pm 0,6}{26-38}$ 11,4	–	$\frac{24,5 \pm 0,5}{19-29}$ 10,2	$\frac{23,8 \pm 0,5}{19-30}$ 10,6
Число узлов в соцветии	–	$\frac{20,3 \pm 0,9}{13-30}$ 23,7	$\frac{18,1 \pm 0,5}{14-23}$ 16,6	–	$\frac{7,6 \pm 0,4}{2-14}$ 30,8	$\frac{4,9 \pm 0,4}{1-10}$ 45,3
Число цветков	$\frac{23,7 \pm 1,5}{9-41}$ 33,9	$\frac{26,3 \pm 1,4}{13-42}$ 29,3	$\frac{23,2 \pm 1,2}{15-37}$ 29,3	$\frac{6,8 \pm 0,5}{3-14}$ 38,6	$\frac{8,6 \pm 0,4}{3-13}$ 27,2	$\frac{5,8 \pm 0,4}{2-11}$ 38,5
Длина венчика, мм	$\frac{59,1 \pm 1,1}{45-75}$ 10,1	$\frac{55,6 \pm 0,9}{48-65}$ 9,0	$\frac{62,6 \pm 1,3}{50-70}$ 11,4	$\frac{44,3 \pm 0,9}{40-55}$ 11,0	$\frac{42,2 \pm 0,9}{35-53}$ 11,3	$\frac{39,2 \pm 0,7}{32-45}$ 9,3
Диаметр венчика, мм	–	$\frac{51,0 \pm 1,1}{42-60}$ 12,3	$\frac{52,8 \pm 1,9}{33-70}$ 19,4	–	$\frac{43,5 \pm 1,2}{42-65}$ 15,2	$\frac{40,9 \pm 0,9}{32-51}$ 12,3
Диаметр трубки, мм	$\frac{27,5 \pm 0,5}{25-32}$ 8,9	$\frac{25,0 \pm 0,5}{20-35}$ 12,0	$\frac{23,8 \pm 0,5}{2-28}$ 12,4	$\frac{22,1 \pm 0,6}{13-30}$ 14,5	$\frac{19,0 \pm 0,3}{16-22}$ 7,8	$\frac{17,9 \pm 0,4}{15-22}$ 12,5
Длина стороны зубца, мм	–	$\frac{26,1 \pm 0,5}{21-30}$ 10,4	$\frac{29,9 \pm 0,8}{22-38}$ 14,7	–	$\frac{20,3 \pm 0,6}{13-25}$ 16,6	$\frac{19,2 \pm 0,4}{15-23}$ 11,9
Длина черешка, мм	$\frac{39,3 \pm 2,2}{20-60}$ 30,4	$\frac{70,8 \pm 3,2}{40-120}$ 24,6	$\frac{43,0 \pm 1,6}{30-60}$ 20,2	$\frac{35,2 \pm 2,5}{10-60}$ 39,2	$\frac{59,5 \pm 2,5}{40-100}$ 23,4	$\frac{49,3 \pm 2,0}{35-65}$ 21,9
Длина пластинок, мм	$\frac{168,8 \pm 6,1}{100-220}$ 19,5	$\frac{157,0 \pm 3,2}{125-190}$ 11,1	$\frac{180,5 \pm 4,2}{130-220}$ 12,9	$\frac{153,0 \pm 4,4}{100-200}$ 15,7	$\frac{120,7 \pm 3,4}{80-160}$ 15,4	$\frac{127,7 \pm 3,5}{90-170}$ 15,0
Ширина пластинки, мм	$\frac{79,0 \pm 1,7}{60-100}$ 12,7	$\frac{78,3 \pm 1,8}{60-100}$ 12,9	$\frac{85,7 \pm 1,9}{65-100}$ 12,2	$\frac{68,3 \pm 1,8}{50-90}$ 14,3	$\frac{68,8 \pm 1,3}{50-80}$ 11,0	$\frac{65,4 \pm 1,6}{50-85}$ 13,3

Примечание: обозначения см. табл. 4.

**Морфологические показатели побегов и цветков *C. persicifolia*
в локальных популяциях в 1985–1987 гг.**

Место наблюдения	ПТЗ (лес)			ПТЗ (луг)		
	1985	1986	1987	1985	1986	1987
Год наблюдений	1985	1986	1987	1985	1986	1987
Длина побега, см	$82,1 \pm 2,8$ $\frac{56-104}{17,1}$	$70,0 \pm 2,2$ $\frac{45-90}{17,2}$	$75,3 \pm 2,5$ $\frac{52-112}{18,4}$	$81,8 \pm 2,7$ $\frac{61-104}{16,3}$	$75,7 \pm 1,7$ $\frac{59-94}{12,1}$	$86,7 \pm 2,4$ $\frac{68-123}{14,1}$
Длина соцветия, см	$13,9 \pm 2,0$ $\frac{4-43}{70,4}$	$13,7 \pm 1,3$ $\frac{7-35}{52,2}$	$11,8 \pm 0,9$ $\frac{3-26}{42,1}$	$20,3 \pm 1,6$ $\frac{7-37}{39,5}$	$17,4 \pm 1,2$ $\frac{6-28}{37,1}$	$16,8 \pm 1,6$ $\frac{5-35}{47,8}$
Число узлов	$20,3 \pm 0,8$ $\frac{14-28}{18,8}$	$20,8 \pm 0,7$ $\frac{12-30}{19,2}$	$19,6 \pm 0,9$ $\frac{14-29}{24,2}$	$20,5 \pm 0,9$ $\frac{11-28}{22,0}$	$22,0 \pm 0,8$ $\frac{12-30}{21,0}$	$19,4 \pm 0,9$ $\frac{10-31}{22,1}$
Число узлов до соцветия	–	$15,3 \pm 0,6$ $\frac{8-24}{22,7}$	$14,2 \pm 0,6$ $\frac{9-21}{24,0}$	–	$15,4 \pm 0,6$ $\frac{8-22}{23,0}$	$13,4 \pm 0,6$ $\frac{8-24}{22,1}$
Число узлов в соцветии	–	$5,5 \pm 0,3$ $\frac{3-11}{29,3}$	$5,4 \pm 0,3$ $\frac{3-10}{31,0}$	–	$6,2 \pm 0,3$ $\frac{9-14}{23,7}$	$6,0 \pm 0,5$ $\frac{2-10}{41,0}$
Число цветков	$6,9 \pm 0,8$ $\frac{3-16}{45,8}$	$6,3 \pm 0,8$ $\frac{1-21}{66,7}$	$6,3 \pm 0,4$ $\frac{3-12}{34,4}$	$9,0 \pm 0,9$ $\frac{4-19}{51,4}$	$7,9 \pm 0,6$ $\frac{4-15}{43,9}$	$7,0 \pm 0,8$ $\frac{2-17}{56,8}$
Длина венчика, мм	$30,5 \pm 0,7$ $\frac{25-40}{12,1}$	$27,5 \pm 0,7$ $\frac{22-36}{14,7}$	$31,2 \pm 0,8$ $\frac{25-40}{14,0}$	$34,4 \pm 0,9$ $\frac{25-45}{13,4}$	$28,0 \pm 0,7$ $\frac{17-33}{13,0}$	$34,5 \pm 1,0$ $\frac{30-45}{14,6}$
Диаметр венчика, мм	$37,9 \pm 0,8$ $\frac{30-45}{10,3}$	$34,1 \pm 1,1$ $\frac{22-45}{17,0}$	$38,7 \pm 1,1$ $\frac{27-50}{16,2}$	$39,4 \pm 1,0$ $\frac{30-45}{12,6}$	$31,0 \pm 0,9$ $\frac{21-40}{15,5}$	$39,7 \pm 1,4$ $\frac{28-50}{17,2}$
Диаметр трубки, мм	–	$24,0 \pm 0,6$ $\frac{18-32}{14,8}$	$22,9 \pm 0,6$ $\frac{18-30}{13,8}$	–	$21,5 \pm 0,5$ $\frac{17-28}{13,3}$	$25,9 \pm 0,8$ $\frac{18-37}{15,3}$
Длина стороны зубца, мм	–	$13,1 \pm 0,4$ $\frac{10-17}{14,8}$	$13,7 \pm 0,4$ $\frac{9-17}{15,8}$	–	$11,9 \pm 0,4$ $\frac{8-17}{17,2}$	$13,9 \pm 0,3$ $\frac{11-17}{19,4}$
Длина листовой пластинки, мм	$99,4 \pm 5,4$ $\frac{60-150}{26,9}$	$115,7 \pm 4,4$ $\frac{70-160}{20,6}$	$108,7 \pm 3,0$ $\frac{85-135}{15,3}$	$76,7 \pm 3,0$ $\frac{40-100}{19,4}$	$96,5 \pm 3,4$ $\frac{50-130}{19,1}$	$140,3 \pm 6,7$ $\frac{70-170}{17,1}$
Ширина листовой пластинки, мм	$7,5 \pm 0,4$ $\frac{5-12}{29,5}$	$9,0 \pm 0,5$ $\frac{3-16}{32,1}$	$8,4 \pm 0,4$ $\frac{5-14}{25,6}$	$5,4 \pm 0,4$ $\frac{3-10}{34,6}$	$5,9 \pm 0,2$ $\frac{4-8}{21,5}$	$11,7 \pm 0,8$ $\frac{4-13}{23,5}$

Примечание: обозначения см. табл. 4.

ТАБЛИЦА 9

**Морфологические показатели побегов и цветков *C. trachelium*
в локальных популяциях в 1985–1987 гг.**

Место наблюдения	Боровской курган (луг)			Боровской курган (лес)		
	1985	1986	1987	1985	1986	1987
Годы наблюдений	1985	1986	1987	1985	1986	1987
Длина побега, см	$88,1 \pm 3,2$ $\frac{62-155}{19,6}$	$77,9 \pm 2,4$ $\frac{59-110}{16,9}$	$69,4 \pm 2,2$ $\frac{33-110}{17,5}$	$63,4 \pm 4,3$ $\frac{41-91}{23,6}$	$73,6 \pm 2,7$ $\frac{46-100}{18,1}$	$61,1 \pm 2,6$ $\frac{38-88}{18,3}$
Длина соцветия, см	$34,4 \pm 3,1$ $\frac{7-70}{49,4}$	$29,0 \pm 2,0$ $\frac{12-56}{37,1}$	$12,9 \pm 1,6$ $\frac{3-42}{69,6}$	$16,7 \pm 2,1$ $\frac{3-27}{44,3}$	$29,6 \pm 2,1$ $\frac{13-57}{35,8}$	$18,4 \pm 2,3$ $\frac{4-35}{54,1}$
Число узлов	$22,0 \pm 0,9$ $\frac{15-32}{22,7}$	$20,9 \pm 0,7$ $\frac{14-29}{18,6}$	$17,2 \pm 0,7$ $\frac{11-28}{23,4}$	$11,9 \pm 0,7$ $\frac{9-16}{19,4}$	$16,8 \pm 0,8$ $\frac{10-29}{23,4}$	$17,6 \pm 0,8$ $\frac{13-23}{19,4}$
Число узлов до соцветия	–	$\frac{9,9 \pm 0,6}{5-27}$ 33,3	$\frac{9,9 \pm 0,4}{5-15}$ 23,5	–	$\frac{5,6 \pm 0,4}{2-9}$ 7,2	$\frac{7,7 \pm 0,6}{4-15}$ 35,8
Число узлов в соцветии	–	$\frac{11,0 \pm 0,6}{6-18}$ 29,2	$\frac{7,3 \pm 0,5}{4-15}$ 37,4	–	$\frac{11,1 \pm 0,6}{6-16}$ 28,1	$\frac{9,9 \pm 0,9}{4-16}$ 37,6
Число цветков	$27,3 \pm 3,7$ $\frac{6-64}{74,0}$	$22,3 \pm 1,5$ $\frac{9-39}{36,8}$	$12,3 \pm 1,8$ $\frac{5-53}{80,4}$	$10,8 \pm 1,7$ $\frac{4-23}{53,3}$	$18,0 \pm 1,5$ $\frac{7-36}{40,7}$	$11,7 \pm 1,1$ $\frac{5-21}{40,4}$
Длина венчика, мм	$36,3 \pm 0,6$ $\frac{30-40}{8,8}$	$38,4 \pm 0,6$ $\frac{30-45}{8,4}$	$36,6 \pm 0,8$ $\frac{29-45}{12,2}$	$32,5 \pm 2,3$ $\frac{20-50}{24,1}$	$32,9 \pm 0,7$ $\frac{30-40}{10,1}$	$31,6 \pm 6,4$ $\frac{23-35}{8,9}$
Диаметр венчика, мм	$34,8 \pm 1,0$ $\frac{25-45}{16,2}$	$33,5 \pm 1,2$ $\frac{23-45}{20,1}$	$35,5 \pm 1,1$ $\frac{22-48}{17,0}$	$27,1 \pm 2,2$ $\frac{15-40}{27,8}$	$32,9 \pm 1,2$ $\frac{23-45}{18,3}$	$29,0 \pm 0,8$ $\frac{22-35}{12,2}$
Диаметр трубки, мм	–	$\frac{20,4 \pm 0,5}{15-25}$ 12,5	$\frac{19,2 \pm 0,6}{15-26}$ 18,2	–	$\frac{17,4 \pm 0,3}{1,3-2}$ 9,5	$\frac{14,4 \pm 0,4}{1,1-1,8}$ 12,8
Длина стороны зубца, мм	–	$\frac{17,0 \pm 0,4}{12-22}$ 11,9	$\frac{15,5 \pm 0,4}{11-21}$ 15,4	–	$\frac{14,4 \pm 0,4}{11-20}$ 14,0	$\frac{13,8 \pm 0,3}{10-15}$ 8,8
Длина черешка, мм	$15,0 \pm 1,6$ $\frac{5-40}{58,7}$	$41,6 \pm 2,7$ $\frac{20-70}{35,5}$	$26,0 \pm 1,9$ $\frac{10-60}{39,2}$	$50,4 \pm 7,5$ $\frac{20-90}{58,9}$	$41,0 \pm 2,2$ $\frac{30-70}{26,3}$	$51,6 \pm 3,2$ $\frac{30-80}{27,4}$
Длина пластинок, мм	$87,5 \pm 3,5$ $\frac{60-130}{22,1}$	$87,3 \pm 3,2$ $\frac{65-130}{20,2}$	$72,0 \pm 3,2$ $\frac{35-110}{24,5}$	$104,6 \pm 5,2$ $\frac{75-130}{17,4}$	$118,4 \pm 5,1$ $\frac{75-160}{15,2}$	$97,6 \pm 4,9$ $\frac{60-120}{22,0}$
Ширина пластинки, мм	$52,0 \pm 2,3$ $\frac{30-80}{23,8}$	$54,4 \pm 2,0$ $\frac{40-85}{20,3}$	$46,5 \pm 2,0$ $\frac{25-80}{23,3}$	$70,4 \pm 4,8$ $\frac{40-80}{23,5}$	$75,4 \pm 3,6$ $\frac{50-100}{23,9}$	$61,3 \pm 3,0$ $\frac{40-90}{21,5}$

Примечание: обозначения см. табл. 4.

Изменчивость генеративных побегов *C. sibirica*

Признаки	Московская обл.	Донецкая обл.	Молдавия
Длина побега, см	$\frac{35,4 \pm 2,2}{12-75 (43,0)}$	$\frac{45,9 \pm 2,5}{29-72 (42,5)}$	$\frac{36,9 \pm 2,4}{15-75 (42,5)}$
Длина соцветия, см	$\frac{16,6 \pm 1,3}{3-46 (55,3)}$	$\frac{18,6 \pm 2,2}{7-51 (64,0)}$	$\frac{15,1 \pm 1,6}{4-46 (65,6)}$
Число узлов	$\frac{19,3 \pm 0,6}{10-38 (24,1)}$	$\frac{25,7 \pm 1,5}{11-43 (31,6)}$	$\frac{21,3 \pm 1,3}{8-49 (39,0)}$
Число узлов до соцветия	$\frac{7,7 \pm 0,3}{4-12 (25,8)}$	$\frac{12,8 \pm 1,0}{2-24 (43,4)}$	$\frac{10,1 \pm 0,8}{2-31 (49,8)}$
Число узлов в соцветии	$\frac{11,3 \pm 0,5}{4-19 (28,6)}$	$\frac{13,2 \pm 0,9}{5-26 (37,9)}$	$\frac{11,1 \pm 0,8}{4-25 (42,9)}$
Число цветков	$\frac{28,3 \pm 3,1}{4-103 (75,7)}$	$\frac{35,4 \pm 4,5}{5-112 (66,7)}$	$\frac{21,9 \pm 2,8}{5-76 (80,4)}$
Длина венчика, мм	$\frac{15,2 \pm 0,5}{9-22 (21,0)}$	$\frac{15,4 \pm 0,7}{10-24 (25,0)}$	$\frac{16,0 \pm 0,4}{12-22 (15,5)}$
Диаметр венчика, мм	$\frac{12,1 \pm 0,5}{6-18 (26,4)}$	$\frac{11,4 \pm 0,5}{7-18 (26,2)}$	$\frac{12,2 \pm 0,4}{9-21 (18,5)}$
Длина столбика, мм	$\frac{15,4 \pm 0,5}{9-23 (22,1)}$	$\frac{13,1 \pm 0,4}{9-19 (17,9)}$	$\frac{13,7 \pm 0,4}{9-17 (17,0)}$
Дл. зубца чашечки, мм	$\frac{4,8 \pm 0,2}{3-8 (24,2)}$	$\frac{5,5 \pm 0,4}{3-10 (35,9)}$	$\frac{4,4 \pm 0,2}{3-7 (20,5)}$
Шир. зубца чашечки, мм	$\frac{1,7 \pm 0,1}{1-3 (30,8)}$	$\frac{1,7 \pm 0,1}{1-3 (32,1)}$	$\frac{1,6 \pm 0,1}{1-3 (26,3)}$
Дл. прид. чашечки, мм	$\frac{1,8 \pm 0,1}{0,5-4 (48,8)}$	$\frac{3,0 \pm 0,3}{1,0-7 (49,5)}$	$\frac{2,6 \pm 0,1}{2,0-4 (18,6)}$
Шир. прид. чашечки, мм	$\frac{1,6 \pm 0,1}{1-3 (33,5)}$	$\frac{1,8 \pm 0,1}{1-3 (25,4)}$	$\frac{1,6 \pm 0,1}{1-3 (24,5)}$
Длина завязи, мм	$\frac{2,5 \pm 0,1}{1,5-4 (23,5)}$	$\frac{3,2 \pm 0,1}{2,0-5 (22,3)}$	$\frac{2,8 \pm 0,1}{2,0-4 (15,0)}$
Длина стебл. листа, мм	$\frac{40,5 \pm 2,4}{16-88 (41,4)}$	$\frac{48,1 \pm 2,4}{20-68 (26,1)}$	$\frac{38,2 \pm 2,1}{12-67 (34,5)}$

Примечание: в числителе – среднее арифметическое с ошибкой ($M \pm m$), в знаменателе – пределы варьирования – lim и вариационный коэффициент ($C_v\%$).

ТАБЛИЦА 10
(ПРОДОЛЖЕНИЕ)

Башкирия	Новосибирская обл.	Красноярский край	Алтай	Казахстан
$\frac{29,0 \pm 1,6}{14-55 (31,8)}$	$\frac{47,5 \pm 5,7}{19-85 (40,0)}$	$\frac{32,0 \pm 1,8}{17-57 (33,6)}$	$\frac{36,3 \pm 1,3}{17-59 (28,0)}$	$\frac{32,8 \pm 1,1}{18-64 (27,0)}$
$\frac{12,7 \pm 1,0}{5-35 (47,3)}$	$\frac{23,8 \pm 5,7}{6-70 (79,9)}$	$\frac{12,8 \pm 1,4}{2-41 (68,0)}$	$\frac{15,2 \pm 0,7}{3-30 (39,0)}$	$\frac{14,1 \pm 0,8}{4-34 (46,9)}$
$\frac{22,0 \pm 1,0}{10-30 (25,7)}$	$\frac{25,2 \pm 2,3}{8-35 (31,4)}$	$\frac{22,5 \pm 1,2}{10-43 (32,8)}$	$\frac{21,8 \pm 0,8}{9-35 (27,3)}$	$\frac{23,9 \pm 0,6}{12-37 (21,8)}$
$\frac{9,2 \pm 0,5}{3-15 (33,3)}$	$\frac{15,1 \pm 3,2}{4-38 (71,1)}$	$\frac{10,7 \pm 0,5}{4-17 (28,0)}$	$\frac{9,3 \pm 0,4}{3-21 (29,9)}$	$\frac{10,3 \pm 0,3}{4-16 (24,4)}$
$\frac{13,2 \pm 0,7}{5-20 (29,1)}$	$\frac{17,0 \pm 1,3}{11-26 (26,3)}$	$\frac{11,5 \pm 0,8}{4-29 (43,9)}$	$\frac{12,8 \pm 0,8}{4-48 (47,9)}$	$\frac{13,6 \pm 0,5}{6-24 (30,6)}$
$\frac{34,2 \pm 3,6}{9-112 (60,6)}$	$\frac{50,9 \pm 2,4}{11-153 (80,8)}$	$\frac{27,3 \pm 4,6}{3-163 (101,6)}$	$\frac{32,2 \pm 2,6}{5-113 (62,6)}$	$\frac{33,3 \pm 2,8}{7-145 (68,1)}$
$\frac{13,7 \pm 0,5}{10-20 (21,9)}$	$\frac{14,0 \pm 0,6}{11-17 (14,9)}$	$\frac{16,1 \pm 0,5}{12-23 (19,2)}$	$\frac{16,4 \pm 0,4}{11-21 (16,2)}$	$\frac{13,5 \pm 0,2}{10-19 (14,0)}$
$\frac{10,2 \pm 0,5}{6-17 (26,5)}$	$\frac{10,5 \pm 0,5}{8-13 (17,1)}$	$\frac{12,1 \pm 0,5}{6-19 (26,4)}$	$\frac{13,1 \pm 0,3}{8-18 (18,4)}$	$\frac{10,9 \pm 0,2}{7-15 (16,3)}$
$\frac{12,8 \pm 0,4}{9-18 (18,6)}$	$\frac{12,6 \pm 0,7}{10-17 (19,5)}$	$\frac{13,0 \pm 0,5}{9-18 (22,4)}$	$\frac{13,7 \pm 0,3}{9-19 (19,1)}$	$\frac{11,9 \pm 0,3}{7-15 (18,0)}$
$\frac{4,0 \pm 0,2}{3-6 (22,2)}$	$\frac{4,2 \pm 0,2}{3-5 (17,6)}$	$\frac{4,4 \pm 0,2}{2-8 (28,1)}$	$\frac{4,4 \pm 0,1}{3-7 (19,6)}$	$\frac{4,0 \pm 0,1}{2-6 (18,0)}$
$\frac{1,4 \pm 0,1}{1-2 (27,1)}$	$\frac{1,8 \pm 0,2}{1-3 (30,9)}$	$\frac{1,3 \pm 0,1}{1-2 (25,5)}$	$\frac{1,8 \pm 0,1}{1-2 (22,8)}$	$\frac{1,4 \pm 0,1}{1-2 (22,0)}$
$\frac{2,0 \pm 0,2}{1,0-5 (43,3)}$	$\frac{2,4 \pm 0,2}{1,0-4 (31,4)}$	$\frac{2,5 \pm 0,1}{1,5-4 (24,8)}$	$\frac{2,5 \pm 0,1}{1,5-4 (19,8)}$	$\frac{2,2 \pm 0,1}{1,5-4 (22,6)}$
$\frac{1,4 \pm 0,1}{1-2 (23,0)}$	$\frac{1,7 \pm 0,1}{1-2 (27,4)}$	$\frac{1,5 \pm 0,1}{1-3 (26,7)}$	$\frac{1,7 \pm 0,1}{1-3 (24,6)}$	$\frac{1,4 \pm 0,1}{1-3 (26,1)}$
$\frac{2,3 \pm 0,1}{1,5-4 (25,5)}$	$\frac{2,3 \pm 0,2}{2,0-4 (27,7)}$	$\frac{2,8 \pm 0,1}{2,0-4 (17,6)}$	$\frac{2,5 \pm 0,1}{2,0-3 (18,0)}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{1,5-3 (23,0)}$
$\frac{37,0 \pm 2,6}{17-103 (12,6)}$	$\frac{46,3 \pm 7,3}{26-115 (60,1)}$	$\frac{36,6 \pm 1,9}{20-65 (30,9)}$	$\frac{37,8 \pm 1,8}{18-86 (10,0)}$	$\frac{34,0 \pm 2,0}{15-65 (28,8)}$

ТАБЛИЦА 10
(ПРОДОЛЖЕНИЕ)

Признаки	Московская обл.	Донецкая обл.	Молдавия
Ширина стебл. листа, мм	$\frac{7,9 \pm 0,5}{4-17 (40,8)}$	$\frac{7,5 \pm 0,5}{4-15 (35,8)}$	$\frac{6,3 \pm 0,4}{3-11 (34,1)}$
Индекс 7/8	$\frac{1,29 \pm 0,03}{1,0-1,9 (16,4)}$	$\frac{1,36 \pm 0,03}{1,1-1,9 (11,7)}$	$\frac{1,32 \pm 0,03}{0,8-1,8 (13,5)}$
Индекс 7/9	$\frac{1,00 \pm 0,02}{0,8-1,5 (16,0)}$	$\frac{1,17 \pm 0,04}{0,8-1,8 (17,1)}$	$\frac{1,18 \pm 0,02}{0,7-1,6 (12,7)}$
Индекс 10/11	$\frac{3,00 \pm 0,12}{1,7-6,0 (28,0)}$	$\frac{3,49 \pm 0,25}{2,0-7,0 (39,0)}$	$\frac{2,00 \pm 0,13}{1,5-5,0 (27,9)}$
Индекс 12/13	$\frac{1,15 \pm 0,09}{0,5-5,0 (52,2)}$	$\frac{1,78 \pm 0,17}{0,6-3,3 (43,3)}$	$\frac{1,77 \pm 0,06}{1,0-3,0 (23,1)}$
Индекс 14/12	$\frac{1,64 \pm 0,09}{0,6-2,5 (37,8)}$	$\frac{1,21 \pm 0,08}{0,6-2,0 (36,3)}$	$\frac{1,06 \pm 0,03}{0,7-1,8 (16,0)}$
Индекс 15/16	$\frac{6,95 \pm 0,09}{1,8-88,0 (173)}$	$\frac{6,78 \pm 0,38}{4,0-11,2 (29,7)}$	$\frac{6,24 \pm 0,24}{3,0-10,5 (24,2)}$
Индекс 4/5	$\frac{0,74 \pm 0,04}{0,3-2,0 (40,0)}$	$\frac{1,04 \pm 0,08}{0,1-2,2 (41,0)}$	$\frac{0,98 \pm 0,08}{0,3-2,4 (48,0)}$
Индекс 7/10	$\frac{3,30 \pm 0,13}{1,8-5,6 (27,9)}$	$\frac{2,91 \pm 0,10}{2,0-4,3 (18,6)}$	$\frac{3,76 \pm 0,13}{2,0-5,5 (21,0)}$
Индекс 10/12	$\frac{3,24 \pm 0,25}{0,6-12,0 (54,1)}$	$\frac{2,03 \pm 0,14}{1,3-4,0 (36,9)}$	$\frac{1,66 \pm 0,05}{1,0-2,5 (18,7)}$

ТАБЛИЦА 10
(ОКОНЧАНИЕ)

Башкирия	Новосибирская обл.	Красноярский край	Алтай	Казахстан
$\frac{5,4 \pm 0,2}{3-9 (20,6)}$	$\frac{6,0 \pm 0,8}{4-13 (31,5)}$	$\frac{5,2 \pm 0,2}{4-8 (22,9)}$	$\frac{5,6 \pm 0,2}{3-12 (24,6)}$	$\frac{5,1 \pm 0,2}{3-8 (24,2)}$
$\frac{1,37 \pm 0,04}{1,0-1,9 (15,3)}$	$\frac{1,33 \pm 0,04}{1,1-1,6 (10,5)}$	$\frac{1,37 \pm 0,04}{0,7-1,9 (12,7)}$	$\frac{1,28 \pm 0,03}{0,7-1,9 (17,3)}$	$\frac{1,25 \pm 0,02}{1,0-1,6 (9,6)}$
$\frac{1,06 \pm 0,02}{0,9-1,3 (9,0)}$	$\frac{1,12 \pm 0,04}{0,9-1,4 (14,4)}$	$\frac{1,21 \pm 0,04}{0,9-1,5 (8,2)}$	$\frac{1,22 \pm 0,02}{0,9-1,8 (13,9)}$	$\frac{1,15 \pm 0,02}{0,8-1,6 (12,2)}$
$\frac{2,83 \pm 0,09}{2,0-4,0 (18,3)}$	$\frac{2,56 \pm 0,28}{1,6-5,0 (37,3)}$	$\frac{3,36 \pm 0,17}{1,0-6,0 (29,5)}$	$\frac{2,61 \pm 0,10}{1,2-5,0 (31,9)}$	$\frac{2,92 \pm 0,09}{1,5-5,0 (26,0)}$
$\frac{1,50 \pm 0,13}{0,7-5,0 (50,0)}$	$\frac{1,47 \pm 0,16}{1,0-2,7 (36,1)}$	$\frac{1,76 \pm 0,09}{1,0-4,0 (33,5)}$	$\frac{1,50 \pm 0,05}{1,0-3,0 (27,3)}$	$\frac{1,64 \pm 0,05}{1,0-3,0 (25,6)}$
$\frac{1,30 \pm 0,10}{0,1-3,0 (43,1)}$	$\frac{1,07 \pm 0,15}{0,7-2,5 (46,2)}$	$\frac{1,20 \pm 0,06}{0,7-2,0 (30,0)}$	$\frac{1,01 \pm 0,03}{0,6-1,8 (25,7)}$	$\frac{1,12 \pm 0,03}{0,7-2,0 (21,4)}$
$\frac{6,75 \pm 0,31}{4,0-11,4 (26,1)}$	$\frac{7,58 \pm 0,38}{5,4-9,6 (16,6)}$	$\frac{7,15 \pm 0,31}{3,6-12,8 (26,2)}$	$\frac{6,62 \pm 0,25}{0,8-11,3 (13,9)}$	$\frac{6,75 \pm 0,22}{3,0-11,3 (26,6)}$
$\frac{0,73 \pm 0,04}{0,2-1,3 (32,9)}$	$\frac{0,97 \pm 0,22}{0,2-2,7 (76,3)}$	$\frac{1,04 \pm 0,07}{0,4-2,5 (42,9)}$	$\frac{0,81 \pm 0,04}{0,3-1,6 (35,0)}$	$\frac{0,83 \pm 0,04}{0,2-2,0 (41,0)}$
$\frac{3,50 \pm 0,11}{2,2-4,7 (17,7)}$	$\frac{3,32 \pm 0,20}{2,6-4,8 (19,6)}$	$\frac{3,85 \pm 0,18}{2,3-8,0 (28,6)}$	$\frac{3,77 \pm 0,09}{2,6-6,0 (18,4)}$	$\frac{3,50 \pm 0,08}{2,4-6,0 (19,1)}$
$\frac{2,23 \pm 0,17}{0,6-5,0 (39,9)}$	$\frac{1,92 \pm 0,14}{1,3-2,5 (23,4)}$	$\frac{1,85 \pm 0,11}{0,8-4,0 (35,1)}$	$\frac{1,81 \pm 0,06}{1,2-3,5 (24,4)}$	$\frac{1,88 \pm 0,05}{1,0-3,3 (23,4)}$

Учебное пособие

Викторов Владимир Павлович

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Редактор *Алексеева А. А.*
Оформление обложки *Удовенко В. Г.*
Компьютерная верстка *Дорожкина О. Н., Ковтун М. А.*

Управление издательской деятельности
и инновационного проектирования МПГУ
119571, Москва, Вернадского пр-т, д. 88, оф. 446.
Тел.: (499) 730-38-61
E-mail: izdat@mpgu.edu

Подписано в печать 29.08.2016. Формат 60х90/16.
Бум. офсетная. Печать цифровая. Объем 10,75 п.л.
Тираж 500 экз. Заказ № 632.

ISBN 978-5-4263-0460-4



9 785426 304604

