

УДК 582.711

## ГОМЕОЗИСНЫЕ ВАРИАНТЫ АНОМАЛЬНЫХ СТРУКТУР ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ *GEUM RIVALE* L.

Е.А. Андреева, А.А. Нотов

Тверской государственной университет

Описаны гомеозисные варианты аномальных структур в цветках и цветоносах *Geum rivale*. Обсуждаются подходы к их классификации.

Ключевые слова: тератология, аномалии, цветок, цветонос, генеративная сфера, *Geum rivale*.

Многие травянистые розоцветные являются интересными объектами для изучения аномалий генеративной сферы. Широкое распространение апомиксиса в некоторых группах, достаточная морфологическая пластичность генеративной сферы определяют высокие частоты встречаемости аномалий. Одним из представителей розоцветных, у которого аномальные структуры генеративной сферы были выявлены очень давно, является гравилат речной (*Geum rivale* L.) [1]. Однако до сих пор классификация аномальных структур генеративной сферы гравилата речного вызывает много вопросов и трудностей.

Сложно классифицировать многочисленные варианты пролифераций (пролификаций), которые очень часто встречаются у этого вида [1; 3; 4; 6]. Наличие гинофора при зрелых плодах способствует продолжению морфогенетической активности на стадии формирования плодов. Для гравилата речного характерна моноподиально-розеточная модель побегообразования, которая предполагает четкую дифференциацию побегов на многолетние скелетные оси и эфемерные пазушные цветоносы. Наличие двух разных морфогенетических программ формирования побегов способствует образованию в некоторых случаях боковых побегов, которые в разной степени сочетают признаки скелетных побегов и цветоносов. Такие побеги иногда называют «переходными» [11]. На побегах, которые в большей степени напоминают цветоносы, могут образовываться листья срединной формации, участки с укороченными междоузлиями. В некоторых случаях в основании таких побегов формируются эфемерные придаточные корни. У побегов в большей степени напоминающих скелетные оси могут быть удлиненные междоузлия. Нередко такие побеги быстро погибают. Разные варианты боковых побегов промежуточного строения описаны и у других моноподиально-розеточных розоцветных [8; 10].

Некоторые варианты пролифераций у гравилата сопряжены также с образованием побегов промежуточного строения. Как правило, они формируются на границе вегетативной и генеративной зон материнской скелетной оси [9 – 11].

Достаточно давно было замечено, что различные варианты повреждения верхушечной почки могут способствовать увеличению частоты встречаемости разных аномалий. Уже в ранних работах появление некоторых аномалий у гравилата связывали с повреждениями почек насекомыми, воздействием высокого напряжения под линиями электропередач, фитопатогенными влияниями [2; 3; 6].

Некоторые варианты гомеозисных структур гравилата речного

Типичная структура	Замещающая структура или ее элементы, развивающиеся в пределах анализируемой типичной структуры								
	скелетный моноподиальный побег	цветонос	цветок	цветоложе	листочек подчашия	чашелистик	лепесток	тычинка	плодолистик
Скелетный моноподиальный побег (скелет. пб.)		цвtn. в вегет. зоне (на границе двух зон) (вегет. пб. промежуточного строения)	–	–	–	–	–	–	–
Цветонос (цвtn.)	скелет. пб. в генератив. зоне (ген. пб. промежуточного строения)		–	–	(л. верховой формации в виде лч. пчш.)	(л. верховой формации в виде чшл.)	? лп. в пазухе л. верховой формации (л. верховой формации в виде лп.)	тч. в пазухе л. верховой формации (тч. на цвtn.)	–
Цветок (цв.)	–	цвtn. на месте цв. (цв. с элементами цвtn.)		–	–	–	–	–	–
Цветоложе (цвтл.)	–	цвтл. на месте цвтл. (с элементами цвtn.)	(цвтл. с цв.)		–	?	–	–	–
Листочек подчашия (лч. пчш.)	(лч. пчш. в виде л. средин. формации)	(лч. пчш. в виде л. верховой формации)	–	–		чшл. на месте лч. пчш. (лч. пчш. с фрагментами чшл.)	лп. на месте лч. пчш. (лч. пчш. с фрагментами лп.)	?	?
Чашелистик (чшл.)	(чшл. в виде л. средин. формации)	(чшл. в виде л. верховой формации)	–	–	лч. пчш. вместо чшл. (чшл. с элементами лч. пчш)		лп. на месте чшл. (чшл. с фрагментами лп.)	тч. на месте чшл. (чшл. с плн.)	?
Лепесток (лп.)	–	?	–	–	(лп. с фрагментами лч. пчш.)	(лп. с фрагментами чшл.)		тч. на месте лп. (лп. с плн.)	?
Тычинка (тч.)	–	?	–	–	–	чшл. на месте тч.	(тч. с лп.-видными выростами.)		?
Плодолистик (пл.)	(листовидный пл.)	(листовидный пл.)	?	–	–	чшл.-видные пл	лп. на месте пл.	?	

Примечание. – логически невозможные варианты; ? – теоретически возможные варианты, которые пока еще не отмечены в природе или экспериментальных условиях; плн. – пыльник, пб. – побег; в скобках приведены примеры вариантов неполного гомеозиса.

Разнообразие вариантов пролиферации, формирование различных структур промежуточного строения в цветке осложняет разработку классификации тератов. Систематизацию образующихся у гравилата речного вариантов аномальных структур может облегчить подход, базирующийся на представлениях о гомеозисе и гомеозисных структурах [12; 13]. Применительно к *Geum rivale* такие структуры могут затрагивать разные уровни и элементы системы побегов. Более подробно изучены гомеозисные структуры в цветке. Специальный анализ побегов промежуточного строения, которые в разной степени сочетают признаки вегетативных и генеративных побегов, проводят очень редко. В таких побегах преобразованиями могут быть затронуты элементы и более низкого уровня (цветки, отдельные элементы цветка).

При анализе разнообразия гомеозисных вариантов аномальных структур целесообразно выявлять тип замещающей структуры и оценивать степень соответствия ее типичному для данного объекта строению [7]. Нередко в цветке появляются «химеры» в разной степени совмещающие элементы разных структур (например, лепестков и чашелистиков, лепестков и тычинок) [4; 5]. В этом случае говорят о неполном гомеозисе [12; 13].

В конце июня – начале июля 1995 г. нами был собран интересный материал по аномалиям генеративной сферы *Geum rivale*. Изучена популяция этого вида в окрестностях дер. Ферязкино Калининского р-на Тверской обл. Проанализировано 207 растений, которые произрастали на сыром разнотравно-злаковом низинном лугу. 10 образцов имели повреждения верхушечных почек, которые были связаны с погрызами, по-видимому, мышевидных грызунов. Эти повреждения спровоцировали развертывание боковых побегов. Тронулись в рост почки, расположенные на границе вегетативной и генеративной зон, что обусловило широкое распространение побегов промежуточного строения. Эти побеги не только в разной степени совмещали признаки скелетных осей и цветоносов, но и имели многочисленные пролиферации в цветках, различные аномалии, представляющие комбинации разных элементов цветка.

Мы попытались систематизировать выявленные аномалии с позиций представлений о гомеозисе и гомеозисных структурах. Спектр морфологических вариантов получился очень широкий (см. табл). Кроме разных случаев полного гомеозиса (плодолистики, лепестки, тычинки на оси цветоноса, образующегося в результате пролиферации цветка, плодолистики в области венчика), обнаружены различные варианты неполного гомеозиса (структуры в разной степени сочетающие признаки листьев срединной формации, листочков подчашия и чашелистиков, лепестков и чашелистиков, тычинок и лепестков). На разных уровнях в боковых побегах в разной степени проявлялись признаки, характерные для элементов цветоноса и скелетного побега.

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

Детальный анализ спектра формирующихся гомеозисных вариантов представляет интерес при изучении морфогенеза и механизмов его регуляции. Такой анализ может быть дополнен данными о гомеозисных структурах, полученных в экспериментальных условиях.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

2. Гуреева И.И., Карташев А.Г. Случаи массовых тератологических изменений цветков *Geum rivale* L. и соцветий *Inula salicina* L. // Экология. 1982. №6. С. 64 – 68.
3. Коновалов И.Н. Материалы к выяснению морфологической сущности явлений пролификации. 1. О механизме пролификации и условиях ее возникновения // Ботан. журн. 1948. Т. 33, №5. С. 496 – 509.
4. Кречетович Л.М. Тератология цветков *Geum rivale* // Дневник Всесоюз. съезда ботаников. М., 1926. С. 107 – 109.
5. Кречетович Л.М. Цветок покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 40, вып. 4. С. 28 – 40.
6. Мальцев С. Уроdlивость цветков *Geum rivale* // Тр. Бот. сада Юрьев. ун-та. Юрьев, 1905. Т. 5. С. 162 – 164.
7. Нотов А.А. О роли гомеозисных преобразований в эволюции растений // IX-е Моск. совещ. по филогении растений. М., 1996. С. 100 – 104.
8. Нотов А.А., Глазунова К.П. Опыт разработки классификации аномальных вариантов цветка и цветоноса среднерусских манжеток // Флора и растительность Тверской области. Тверь., 1994. С. 45 – 63.
9. Нотов А.А., Андреева Е.А. Особенности расположения аномальных цветков на цветоносах *Alchemilla monticola* Opiz // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2007. Вып. 6, № 22 (50). С. 205 – 216.
10. Тихомиров В.Н., Нотов А.А., Петухова Л.В., Глазунова К.П. Род Манжетка // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М., 1995. С. 83 – 119.
11. Чернoброва О.Б., Петухова Л.В. Осoбые случаи бокового ветвления моноподиально-розеточных растений // Флора и растительность южной тайги. Тверь., 1991. С. 96 – 99.
12. Sattler R. Homeosis in plants // Am. J. Bot. 1988. V. 75. P. 1606 – 1617.
13. Sattler R. Homology, homeosis, and process morphology in plants // Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology Copyright / Ed. B.K.Hall. 1994. P. 423 – 475.

## HOMEOSIS VARIETIES OF ANOMALOUS GENERATIVE STRUCTURES OF *GEUM RIVALE* L.

E.A. Andreeva, A.A. Notov

Tver State University

*Homeosis varieties of flower and flower-bearing stem structure of Geum rivale L. were described. The approaches to their classification were discussed.*