

БОТАНИКА

УДК 582.711

О ПОДХОДЕ К КЛАССИФИКАЦИИ АНОМАЛИЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ МОНОПОДИАЛЬНО-РОЗЕТОЧНЫХ РОЗОЦВЕТНЫХ

Е.А. Андреева, А.А. Нотов

Тверской государственной университет

Выявлены основные варианты строения генеративных структур в разных группах моноподиально-розеточных розоцветных. Предложен подход, позволяющий классифицировать аномалии с учетом специфики моноподиально-розеточной модели и механизмов преобразования типичных вариантов морфогенеза. Возможна детализация классификации, предполагающая анализ особенностей спектра вариантов, встречающихся в конкретных систематических группах.

Ключевые слова: аномалии, цветок, генеративная сфера, классификация, моноподиально-розеточные растения, *Rosaceae*.

Введение. Аномальные варианты генеративных структур широко распространены в разных группах растений [15; 17; 20; 21]. Разнообразие вариантов нетипичного строения цветков и цветоносов создает определенные проблемы при создании их классификации и попытке выделить основные структурные типы [1; 2; 6]. Систематизация разнообразия аномальных структур должна базироваться на данных о типичном морфогенезе, вариантах его преобразования и общих подходах к анализу поли- и изоморфизма [5; 8; 9; 18; 19]. Для тератологии растений большой интерес представляют исследования, связанные с изучением гомеозиса и гомеозисных структур [22; 23], которые широко распространены у модульных организмов [11]. Актуален поиск модельных таксонов, на примере которых возможна разработка общих подходов к классификации аномальных структур с учетом данных о морфогенезе и основных способов преобразования типичных структур с учетом особенностей архитектурной модели.

Удобной модельной группой является семейство *Rosaceae* Juss. Оно характеризуется значительным биоморфологическим и структурным разнообразием. Как у древесных, так и у травянистых розоцветных встречается моноподиальный и симподиальный типы нарастания [6; 7; 10; 14]. Широкое распространение апомиксиса и гибридизации, относительно невысокий уровень специализации цветка, наличие разных архитектурных моделей определили значительное

разнообразии аномальных генеративных структур в некоторых таксонах розоцветных. Высокая встречаемость форм с моноподиальным нарастанием и более сложная структура цветоносов обусловили специфику спектров аномалий генеративной сферы травянистых форм и актуальность их специального тератологического изучения [4].

Материал и методика. Нами выявлены и описаны варианты строения аномальных цветоносов и цветков, выяснена частота встречаемости цветков нетипичного строения, оценен уровень изменчивости разных частей цветка в некоторых группах моноподиально-розеточных розоцветных [1; 2–4]. Разработаны подходы к классификации генеративных структур аномального строения [1; 3].

Основными модельными объектами были виды комплекса *Alchemilla vulgaris* L. s. ampliss. (*A. monticola* Opiz, *A. micans* Buser), *Alchemilla alpina* L., *Geum rivale* L., *G. urbanum* L., *Potentilla erecta* (L.) Raesch. При разработке классификации аномальных вариантов цветоносов моноподиально-розеточных розоцветных дополнительно изучен материал по другим таксонам (виды родов *Lachemilla* Rydb., *Sanguisorba* L., *Waldsteinia* Willd.). Использованы наблюдения и материалы гербарных коллекций (MW, LE, МНА, LECB).

Общая характеристика объектов

Все представители модельных таксонов имеют моноподиально-розеточную архитектурную модель, пазушные монотелические цветоносы, являются короткокорневищными поликарпиками, образующими эпигеогенное корневище. Они отличаются деталями строения скелетных осей (структура листьев срединной формации, возможность формирования чешуевидных листьев), генеративных побегов (малоцветковые цветоносы, тирсы разной сложности строения). Все виды являются типичными травянистыми растениями. Только *Alchemilla alpina* обладает некоторыми чертами сходства с кустарничковыми формами [10]. Модельные объекты различаются по ритму сезонного развития [10; 13; 16]. Гинецей у всех апокарпный, плод – многоорешек или орешек.

Для видов рода *Geum* характерны малоцветковые цветоносы. У представителей родов *Alchemilla* и *Potentilla* образуются многоцветковые тирсы. У видов рода *Alchemilla* ветви дихазиев, формирующиеся под терминальными цветками, различаются по силе и дальнейшему характеру ветвления. Общее число порядков ветвления варьирует от 8 до 14 (20).

Цветки модельных объектов имеют чашечку с подчашием и характеризуются разным уровнем специализации. У видов родов *Potentilla* и *Geum* формируется значительное нефиксированное число плодолистиков и тычинок. У изученных видов рода *Alchemilla* гинецей мономерный, андроцей из 4 тычинок.

Классификация аномалий генеративной сферы

Варианты строения цветоносов

Специфика спектра аномальных цветоносов моноподиально-розеточных розоцветных определяется особенностями архитектурной модели [2; 3]. Их необходимо учитывать и в случаях с глубоким преобразованием структуры типичного цветоноса. Наличие морфогенетических программ, которые контролируют формирование разных типов побегов, обуславливает широкое распространение структур, образующихся в результате «наложения» (комбинации) двух алгоритмов развития. При этом формируются побеги, сочетающие в разной степени признаки вегетативных и генеративных (рис. 1). Они отмечены у разных видов родов *Geum*, *Alchemilla*, *Potentilla* [2; 3].

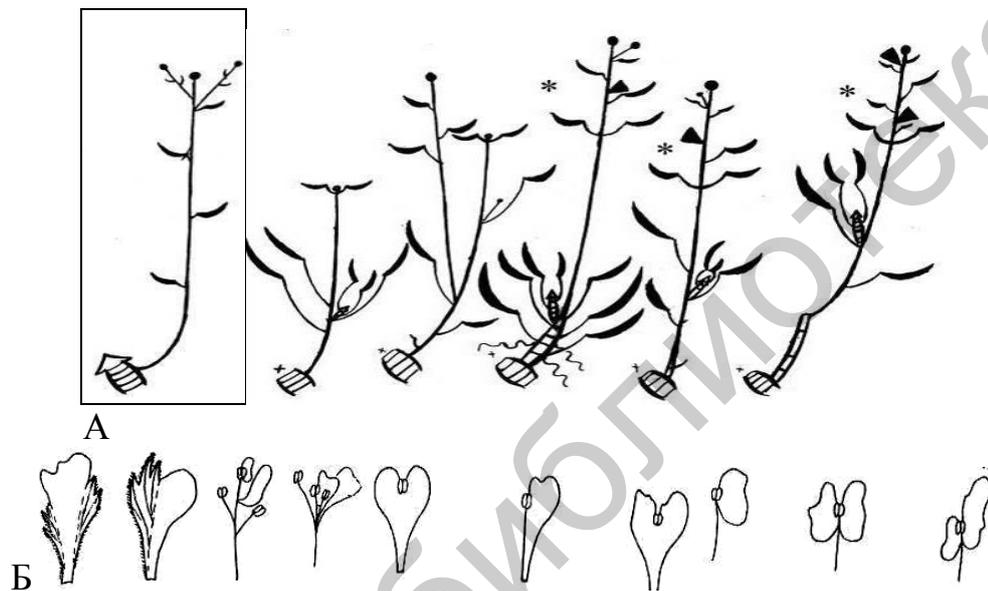


Рис. 1. Некоторые варианты аномалий генеративной сферы *Geum rivale*:

- А – цветонос нормального строения; * – пролиферирующие цветки;
- ▼ – гомеозисные структуры, сочетающие разные элементы цветка (Б);
- в прямоугольной рамке цветонос нормального строения

Боковые побеги нетипичного строения чаще формируются из пазушных почек, расположенных на границе вегетативной и генеративной зон материнской скелетной оси. Разные варианты повреждения верхушечной почки способствуют разворачиванию замещающих боковых побегов из этих почек (рис. 1). Однако многие варианты нетипичного строения боковых побегов не связаны с повреждением верхушечных почек. При систематизации аномальных

цветоносов мы использовали представления о гомеозисе и гомеозисных структурах [22; 23]. Такие структуры образуются на разных уровнях и элементах системы побегов. Возможно развитие придаточных корней и розеточных вегетативных побегов на цветоносах, структур, представляющих варианты полного и неполного гомеозиса в цветках (рис. 1).

В разработанную нами классификацию включены цветоносы нетипичного строения. Она базируется на представлениях о структуре основных типов побегов моноподиально-розеточной модели, степени и характере преобразования их строения (табл. 1).

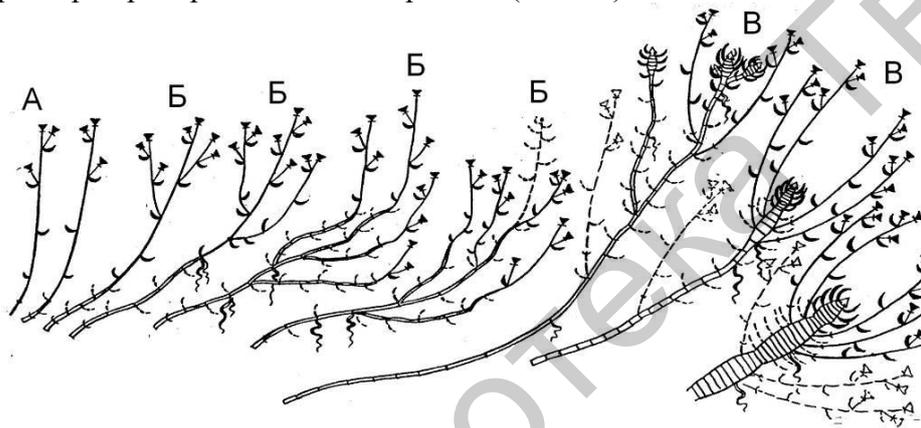


Рис. 2. Некоторые варианты строения боковых

генеративных и вегетативных побегов *Alchemilla alpina*:

А – моноциклический; Б – озимый моноциклический цветоносы;

В – полициклические вегетативные побеги с пазушными цветоносами

Классификация детализирована посредством указания на наличие или отсутствие гомеозисных структур, их типа (полный и неполный гомеозис), сростаний элементов цветоносов. В группах 3а и 3б, помимо моноциклических, возможны варианты с озимым моноциклическим и дициклическим развитием. При этом преобразуется, как правило, и строение побегов: увеличивается число узлов до терминального цветка, число паракладиев, число узлов в пределах паракладиев, возможно разворачивание почек в зоне торможения (рис. 2). Озимые моноциклические цветоносы отмечены у *Alchemilla alpina* в Ботаническом саду МГУ в 1988–1989 гг. В начале ноября первого сезона вегетации растущие генеративные побеги полегли, формировали эфемерные придаточные корни. Зачатки дихазиев и монохазиев на осях 1–2-го порядков разворачивались весной следующего года, в отличие от типичных цветоносы имели 12–15 узлов до терминального цветка (при норме 5–6) (рис. 2).

Варианты строения боковых побегов моноподиально-розеточных растений

| |
|---|
| <p>1. Типичные вегетативные розеточные побеги</p> <p>2. Типичные генеративные побеги (цветоносы)</p> <p>3. Боковые побеги с признаками побегов 1 и 2 типов:</p> <p> а. вегетативные:</p> <p> – удлиненные с типичными для побегов I типа листьями</p> <p> – удлиненные с нетипичным строением листовых пластинок</p> <p> б. генеративные:</p> <p> – с придаточными корнями</p> <p> – с пазушными вегетативными розеточными побегами</p> <p> - с пролиферирующими цветками</p> <p> - без пролиферирующих цветков</p> <p> – без пазушных вегетативных розеточных побегов</p> <p> - с пролиферирующими цветками</p> <p> - без пролиферирующих цветков</p> <p> – без придаточных корней</p> <p> – с пазушными вегетативными розеточными побегами</p> <p> - с пролиферирующими цветками</p> <p> - без пролиферирующих цветков</p> <p> – без пазушных вегетативных розеточных побегов</p> <p> - с пролиферирующими цветками</p> <p> - без пролиферирующих цветков</p> |
|---|

При дальнейшей детализации учтены возможные варианты преобразования типичной структуры. Концептуальной основой предложенного подхода стали представления Ю.А. Урманцева [18; 19 и др.] об общих закономерностях организации и преобразования разнообразия.

Варианты цветоносов нетипичного строения объединены в 6 типов, характеризующихся изменением: I) числа элементов; II) структуры элементов; III) положения элементов; IV) отношений между элементами (срастания); V) появлением новой структуры; VI) комбинации разных типов [1; 3; 12]. В связи с тем, что цветонос по сравнению с цветком является менее интегрированной структурой и

представляет иерархическую систему, рассмотрено строение элементов соподчиненных уровней.

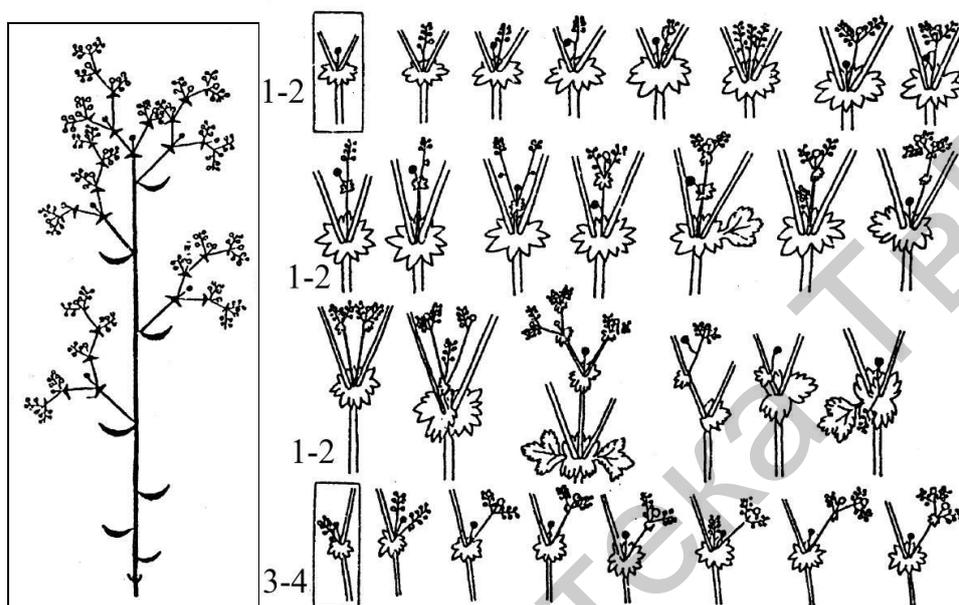


Рис. 3. Структура цветоноса *Alchemilla monticola* и некоторые варианты нетипичного ветвления в области терминальных цветков:

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

У видов комплекса *Alchemilla vulgaris* в пределах основных групп обнаружены следующие варианты нетипичного строения цветоносов.

I – варианты с увеличенным числом веточек (3, 4), узлов и прицветников под терминальным цветком; *II* – варианты с разорванной чашевидной и спиралевидной структурами, с чашевидными структурами, имеющими хорошо развитую листовидную пластинку; веточки-монохазии с прицветничками; *III* – только варианты, сопряженные с некоторыми типами срастаний; *IV* – срастания цветков, конкаулесценции на осях цветоноса; *V* – вегетативные розеточные побеги в области цветоноса; *VI* – более обычные варианты с измененным числом ветвей под терминальным цветком и спиралевидной структурой (рис. 4).

| | | |
|---|-------|-------|
| Аномальные цветки с измененным числом элементов в кругах (Nэ) с симметричным строением | | |
| | | |
| с нарушенной симметрией цветка | | |
| | | |
| Аномальные цветки с измененным числом кругов (Nк) | | |
| | | |
| Аномальные цветки с измененным числом элементов и кругов (Nэк) | | |
| | | |
| Комбинированные типы аномалий | | |
| | | |
| NэS | | |
| | | |
| NэFэ | | |
| ST | SFэ | |
| | | |
| NэкS | NэSFэ | |
| NэST | STFэ | NэTFэ |

Р и с . 4 . Некоторые варианты аномальных цветков
видов комплекса *Alchemilla vulgaris*

Варианты строения цветков *Potentilla erecta*

| |
|---|
| <p>I. Околоцветники с измененным числом элементов (N)</p> <p>а. Без нарушения симметрии (Ia):</p> <ul style="list-style-type: none"> – трехчленные – пятичленные – шестичленные. <p>б. С нарушением симметрии (Iб):</p> <ul style="list-style-type: none"> – изменено число листочков подчашия (Iб₁) – изменено число лепестков (Iб₂) – изменено число элементов чашечки и венчика (Iб₃). <p>II. Околоцветник с измененной структурой элементов (S)</p> <p>а. Изменен размер элементов (IIa):</p> <ul style="list-style-type: none"> – увеличен (IIa₁) (листочек подчашия, чашелистик, лепесток) – уменьшен (IIa₂) (листочек подчашия, чашелистик, лепесток) <p>б. Изменена форма элементов (IIб):</p> <ul style="list-style-type: none"> – двузубчатый (IIб₁) (листочек подчашия, чашелистик, лепесток) – двулопастной и двураздельный (IIб₂) (листочек подчашия, чашелистик, лепесток) – трехлопастной и трехраздельный (IIб₃) (листочек подчашия, чашелистик, лепесток) – с цельной округлой верхушкой (IIб₄) (листочек подчашия, чашелистик, лепесток) – с сердцевидной двураздельной верхушкой (IIб₅) (листочек подчашия, чашелистик, лепесток) – сложен вдоль продольной оси (IIб₆) (листочек подчашия, чашелистик, лепесток) – листовидный (IIб₇) (листочек подчашия, чашелистик, лепесток) <p>VI. Околоцветник с измененным числом и структурой элементов (NS) (Ia₁IIб_{1,4}; Ia₁IIa₁б₂; Iб₁IIa₂б₄; Iб₁IIa₂б_{1,3}; Iб₃IIб_{1,6}; Iб₃IIб_{2,4,5}; Iб₂IIa₁б₁ и т.д.)</p> |
|---|

Варианты строения цветков

Виды рода Alchemilla. При систематизации цветков нетипичного строения использованы те же основные группы (рис. 4). Они обозначенные римскими цифрами и дополнительными символами: *I* (N) – с измененным числом кругов (Nк), элементов одного (двух) кругов (Nэ); комбинированные изменения числа элементов (Nэк); *II* (S) – двузубчатые и трехзубчатые или двураздельные и трехраздельные листочки подчашья и чашелистики, тычинки с плоской тычиночной нитью; *III* (T) – отмечены только в сочетании с другими преобразованиями; *IV* (Fэ) – срастания элементов одного или разных кругов (тычинки, плодолистики), как правило, в сочетании с другими преобразованиями; *V* – появление чашевидной структуры на гипантии; *VI* – сочетание двух, трех и четырех типов (рис. 4).

Виды рода Potentilla. Разработана классификация вариантов строения цветков *Potentilla erecta* [1]. Для этого вида характерно нефиксированное число элементов гинецея и андроцея. В этой связи специальный интерес при систематизации вариантов с измененным числом элементов представляет анализ строения околоцветника. В цветках *Potentilla erecta* не обнаружены аномалии *III–V* типов.

Предложенный подход был использован при анализе частоты встречаемости основных вариантов строения цветка *Potentilla erecta* [1]. Применение данного подхода позволило выявить основные закономерности изменчивости цветка этого вида.

Заключение. Предлагаемый подход к классификации аномальных цветоносов моноподиально-розеточных растений базируется на представлениях о строении основных типов побегов, характерных для этой архитектурной модели, степени и характере преобразования их структуры (формирование придаточных корней, вегетативных розеточных побегов, пролиферирующих цветков). Он позволяет выявлять основные модусы преобразования генеративных побегов с учетом морфогенетических особенностей моноподиально-розеточной архитектурной модели. Возможна детализация классификации с учетом характера распространения гомеозисных структур, срастаний. В результате структурно-ритмологических преобразований возможно формирование озимых моноциклических генеративных побегов.

При классификации аномальных вариантов строения цветка целесообразно выделять группы аномалий, определяемые основными тенденциями преобразования типичной структуры. В эти группы объединяют варианты, которые связаны с изменением числа, структуры, положения элементов, отношений между элементами (срастания) и появлением новых элементов (гомеозис). Разные комбинации этих преобразований можно классифицировать с учетом спектра

сопряженных изменений. В зависимости от специфики строения цветка, степени стабильности числа элементов его частей возможны модификации, в которых детализация идет по разным признакам.

Таким образом, предлагаемый подход позволяет выявлять основные крупные группы и типы. Благодаря детализации по разным признакам возможен учет специфики спектров аномальных структур, характерных для конкретных систематических групп.

Список литературы

1. Андреева Е.А. Аномалии генеративной сферы некоторых моноподиально-розеточных травянистых розоцветных: дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 160 с.
2. Андреева Е.А., Нотов А.А. Гомеозисные варианты аномальных структур генеративной сферы *Geum rivale* L. // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 10, №31 (91). С. 143–146.
3. Андреева Е.А., Нотов А.А. Аномальные варианты генеративных структур моноподиально-розеточных розоцветных // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2009а. Вып. 15, №34. С. 146–154.
4. Андреева Е.А., Нотов А.А. Специфика аномальных вариантов генеративных структур у моноподиально-розеточных растений // Труды VIII Междунар. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (г. Москва, ноябрь 2009 г.). Т. 1. М.: МПГУ, 2009б. С. 21–23.
5. Ежова Т.А., Склярова О.А. Гены, контролирующие структуру соцветия, и их возможная роль в эволюции // Онтогенез. 2001. Т. 32, №6. С. 462–470.
6. Костина М.В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны: дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 298 с.
7. Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия: морфологическая классификация. СПб.: Изд-во СПХФИ, 1992. 127 с.
8. Лодкина М.М. Тератология цветка, морфологическая природа его органов и проблема гомологии с точки зрения генетики развития // Ботан. журн. 1977. Т. 62, №12. С. 1731–1741.
9. Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н., Тихонович И.А., Ходжайова Л.Т., Шишкова С.О. Генетика развития растений. СПб.: Наука, 2000. 539 с.
10. Нотов А.А. Структура системы побегов в связи с систематикой подтрибы *Alchemillinae* Rothm. (*Rosaceae*-*Rosoideae*): дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 234 с.
11. Нотов А.А., Андреева Е.А. Специфика спектра аномальных структур у модульных организмов // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и

- экология. 2008. Вып. 9, №25 (85). С. 176–180.
12. Нотов А.А., Глазунова К.П. Опыт разработки классификации аномальных вариантов цветка и цветоноса среднерусских манжеток // Флора и растительность Тверской области: Сб. науч. тр. Тверь: Изд. ТвГУ, 1994. С. 45–63.
 13. Петухова Л.В. Сравнительно-морфологическое исследование жизненных форм некоторых моноподиально-розеточных растений семейства *Rosaceae*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 12 с.
 14. Серебрякова Т.И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. М.: МГПИ, 1987. С. 3–19.
 15. Ситников А.П. Изменчивость репродуктивных структур в роде *Polygonum* L. и у представителей семейства *Polygonaceae* Juss.: автореф. дис. ... канд. биол. наук / МГУ им. М.В. Ломоносова. М., 1991. 19 с.
 16. Тихонова В.Л. Лапчатка прямостоячая // Биологическая флора Московской области. Вып. 1. М., 1974. С. 67–77.
 17. Тутаяк В.Х. Тератология цветка. Баку: Изд. АН АзССР, 1969. 111 с.
 18. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Наука, 1974. 229 с.
 19. Урманцев Ю.А. О поли- и изоморфизме в живой природе с точки зрения СТЭ, номогенеза и ОТС // Диалектика в науках о природе и человеке: В 4 кн. Кн. 2: Эволюция материи и ее структурные уровни. М.: Наука, 1983. С. 317–324.
 20. Федоров Ал.А. Тератология и формообразование у растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 28 с.
 21. Penzig O. Pflanzen-Teratologie. Bd. 2. Berlin: Borntraeger, 1921. S. 285–298.
 22. Sattler R. Homeosis in plants // Am. J. Bot. 1988. Vol. 75. P. 1606–1617.
 23. Sattler R. Homology, homeosis, and process morphology in plants // Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology Copyright / Ed. B.K. Hall. New York: Academic Press, 1994. P. 423–475.

**ON THE APPROACH TO CLASSIFICATION
OF GENERATIVE STRUCTURES ANOMALIES
OF MONOPODIALLY-ROSETTE ROSACEAE**

E.A. Andreeva, A.A. Notov

Tver State University

Identified the main of the variants of generative structures in different groups monopodially-rosette Rosaceae. Suggest an approach allows to classify the anomalies specific to monopodially-rosette patterns and mechanisms of conversion of typical morphogenesis. Possible to specify the classification according to the characteristics of the spectrum of options that occur in specific taxonomic groups.

Keywords: anomaly, flower, generative structures, classification, monopodially-rosette plants, Rosaceae .

Об авторах:

АНДРЕЕВА Елена Александровна— кандидат биологических наук, ассистент кафедры ботаники, ФГБОУ ВПО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: el-andreeva@mail.ru

НОТОВ Александр Александрович—кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВПО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: anotov@mail.ru