

ОСОБЕННОСТИ РАСПОЛОЖЕНИЯ АНОМАЛЬНЫХ ЦВЕТКОВ НА ЦВЕТОНОСАХ *ALCHEMILLA MONTICOLA* OPÍZ

А.А. Нотов, Е.А. Андреева

Тверской государственной университет

*Описаны особенности расположения аномальных цветков *Alchemilla monticola* Opíz на разных порядках ветвления. Выявлен характер приуроченности разных типов аномалий к основным элементам соцветия. Выяснены закономерности распределения вариантов аномальных структур на цветоносах.*

В настоящее время в связи с интенсификацией исследований в области биологии развития возрастает интерес к изучению морфогенеза. Выяснение закономерностей морфогенеза, как правило, сопряжено со сложными, крайне трудоемкими экспериментальными работами. При этом обычно недооценивают возможность выявления некоторых особенностей формообразовательного процесса анализа существующего в природе разнообразия структур и рядов их изменчивости [15–17; 23]. В этой связи интересны спектры аномальных структур в разных группах растений [7; 8; 14]. Частотные характеристики отражают степень стабильности и лабильности разных признаков, характер отклонений от типичного хода развития [15–17]. При достаточно большом разнообразии аномальных вариантов возможно установление особенностей закладки и дифференцировки зачатков в зависимости от факторов, оказывающих влияние на эти процессы. Однако работ, в которых приводится детальный анализ разнообразия аномалий, пока еще немного. Актуальна разработка подходов к классификации аномальных структур и способов оценки частотных спектров.

Удобным объектом являются растения-апомикты, у которых отмечены высокие частоты встречаемости и значительное разнообразие аномальных цветков [22]. Начаты специальные исследования аномальных цветков некоторых апогамных видов комплекса *Alchemilla vulgaris* L. s. ampliss. [9; 11]. Значительная сложность этого апогамно-полового комплекса [1], широкое распространение аномальных цветков пока не позволяют получить полное представление об основных закономерностях полиморфизма цветков манжеток. К настоящему моменту предложена классификация аномальных цветков манжеток, показана высокая изменчивость цветка в местообитаниях, не испытывающих влияния химического и радиационного загрязнения, отмечено отсутствие существенных различий в частоте аномалий и составе спектра вариантов у разных апогамных видов манжеток [3; 6; 9; 11]. Пока недостаточно сведений о специфике спектров аномальных цветков, о разногодичной изменчивости в пределах одного местообитания. Не изучен характер расположения аномальных вариантов на разных элементах цветоноса.

В качестве объекта исследования нами выбрана манжетка горная (*Alchemilla monticola* Opíz) – один из наиболее широко распространенных апогамных видов. Материал собран в окрестностях пос. Бурашево Калининского р-на Тверской обл. на манжетково-злаковом лугу. В ближайших окрестностях явных источников химического и радиационного загрязнения не обнаружено. Собраны две выборки: первая – 27–29 июня 1998 г., вторая – 26–30 июня 1999 г. Выбранные годы наблюдений отличались значительными различиями погодных условий. В 1999 г. отмечена очень сильная и продолжительная засуха. Первая выборка включала 45, а вторая – 50 экземпляров средневозрастных генеративных растений одинакового уровня жизненности. Так как среднее число цветков на цветоносах в этих выборках отличалось, мы посмотрели во втором случае большее число цветоносов, сделав сопоставимым общее число цветков в выборках. В первой изучено 20 образцов, во второй – 25. У каждого образца анали-

зировали один, самый нижний по положению на годичном побеге цветонос. Цветоносы размягчали на паровой бане. Цветки изучали с помощью бинокулярной лупы МБС–9. Особенности строения отмечали на рисунках. В первой выборке проанализировано 20 цветоносов и 5073 цветка, во второй – 25 цветоносов и 5144 цветка. В общей сложности изучено 10217 цветков.

Жизненная форма, структура многолетних органов и цветоносов у всех апогамных видов комплекса *A. vulgaris* одинакова [12; 18]. Манжетки – моноподиально-розеточные, короткочерешковые травянистые поликарпики с плагиотропным эпигеогенным корневищем, гемикриптофиты [12; 13]. Пазушные генеративные побеги (цветоносы) – удлиненные, олиственные, фрондулезные закрытые тирсы. Нижний лист цветоноса представлен только влагалищной частью. Остальные листья короткочерешковые, с крупными зелеными прилистниками и слабо развитым влагалищем, с 3–5-лопастной пластинкой. Верхние листья имеют вид крупнозубчатых по краю прицветников (с небольшой пластинкой или без нее). В пазухах первых одного-двух листьев почки обычно не закладываются, в пазухах следующих формируются генеративные почки, нижние из них обычно в рост не трогаются. Цветоносы с 8–10 (13) узлами до терминального цветка [11]. Оси I и II порядков заканчиваются терминальными цветками (рис. 1). Под терминальными цветками оказываются сближенными два узла. Листья, расположенные на этих узлах, развиваются слитно, образуя чашевидную структуру, имеющую вид зубчатого по краю воротничка (рис. 1). Под терминальными цветками, завершающими оси I и II порядков цветоносного побега, обычно развиваются по две ветви, которые представляют дихазии с резко неравными по силе и дальнейшему характеру ветвления веточками. В каждом порядке ветвления такого дихазия под терминальным цветком образуются две веточки (рис. 1). Одна из них – компактный монохазий, а другая, более мощная, ветвится по принципу дихазия [10; 11] Общее число порядков ветвления у *A. monticola* варьирует от 8 до 14. У особей высокого уровня жизненности иногда можно наблюдать до 20 порядков ветвления.

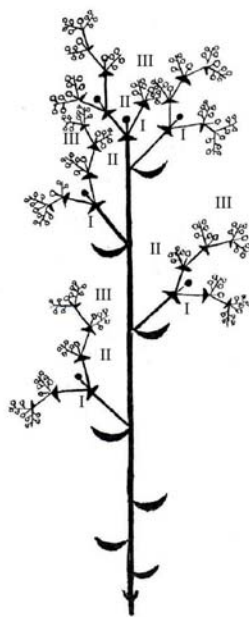





Рис.1. Структура цветоносного побега *Alchemilla monticola*:

● – терминальный цветок;  – монохазий;
 – лист с листовой пластинкой;  – брактя

Строение цветка одинаково у всех агамных видов комплекса *A. vulgaris* [4; 5; 18]. Цветок манжетки горной четырехчленный, четырехкруговой. Чашечка с подчашием. Венчик не развит. Характерно наличие колокольчатого или обратнойяцевидного гипантия. В верхней части гипантия формируется плоский широкий железистый диск. Диск в очертании квадратный с небольшим отверстием в центре. Из отверстия выдается стилодий зрелого плодолистика. По краям диска развиваются 4 чашелистика и 4 листочка подчашия. Чашелистики яйцевидные или треугольные. Листочки подчашия ланцетные или яйцевидно-ланцетные, расположены между чашелистиками, чуть ниже последних. Тычинок 4, они прикрепляются к наружной части диска и расположены между чашелистиками напротив листочков подчашия. Пыльники почковидные, интрорзные, вскрываются поперечной щелью. Иногда встречаются недоразвитые тычинки с короткой тычиночной нитью и сморщенным черным или серым пыльником. Гинецей апокарпный, обычно мономерный. Плодолистик развивается внутри гипантия и занимает центральное положение на цветоножке. Он имеет короткую ножку. Завязь яйцевидной формы, стилодий гинобазический. Рыльце шаровидное. В нижней части плодолистика заметен короткий брюшной шов. В полости завязи расположен один крупный, почти ортотропный семязачаток [2].

При классификации аномальных вариантов строения цветка нами использованы представления Ю.А. Урманцева [19–21] об общих закономерностях организации и преобразования разнообразия. Выделено пять типов аномалий [11].

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

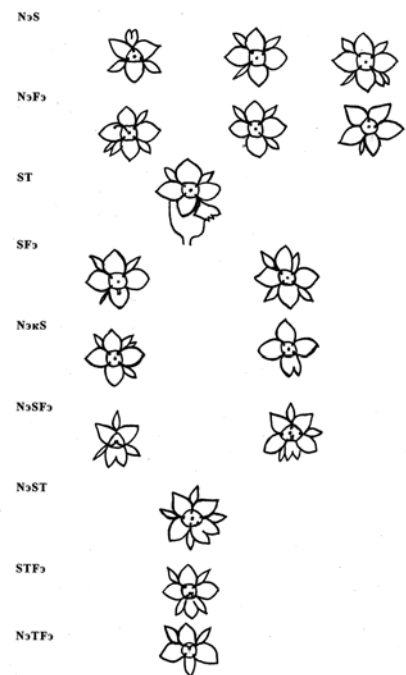
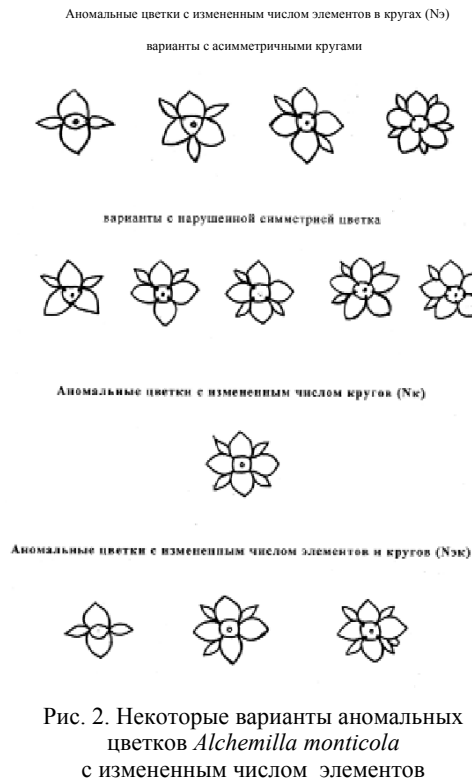


Рис. 3. Некоторые варианты строения цветка *Alchemilla monticola* с комбинированными типами аномалий

II – аномалии, связанные с изменением структуры элементов (S). Отмечено изменение формы чашелистиков и листочков подчашья. Иногда образуются двузубчатые и трехзубчатые или двураздельные и трехраздельные листочки подчашья. Встречаются двузубчатые чашелистики. Крайне редко встречаются трехлопастные чашелистики с зубчатыми по краю лопастями. Нередко чашелистики и листочки подчашья имеют нетипичные размеры. При этом, как правило, изменяется форма. Чашелистики и листочки подчашья становятся узколанцетными, линейными или широкояйцевидными. Отмечены случаи появления тычинок с плоской тычиночной нитью.

III – аномалии, связанные с изменением положения элементов (T). Встречаются очень редко, как правило, в сочетании с другими типами аномалий. Например, отмечен трехчленный цветок, развивающийся на стенках незамкнутого плодолистика, плодолистки на внутренней поверхности стенки завязи, семязачаток на наружной поверхности стенки завязи, чашелистики и листочки подчашья в нижней и в средней части гипантия [11]. В просмотренной выборке тип III обнаружен только в сочетании с другими отклонениями (рис. 3).

IV – срастания (изменение отношений между элементами) (F₃). Встречаются часто, но в сочетании с другими нарушениями (рис. 3). Могут срастаться элементы одного круга и элементы разных кругов. Отмечены случаи срастания тычинок, плодолистиков. Найдены цветки, у которых изменение числа элементов сочеталось одновременно с двумя рассмотренными выше подтипами срастания (срастание элементов одного круга и срастание элементов разных кругов).

V – комбинации рассмотренных типов. Встречаются довольно часто. Могут сочетаться два, три и даже все четыре типа. На нашем материале представлены следующие

щие комбинированные варианты: а) с измененным числом и структурой элементов (NэS); б) с измененным числом элементов и срастанием элементов (NэFэ); в) с измененной структурой и нетипичным положением элементов (ST); г) с измененной структурой и срастанием элементов (SFэ); д) с измененным числом элементов, кругов и нетипичной структурой элементов (NэкS); е) с измененным числом, структурой элементов и срастанием элементов (NэSFэ); ж) с измененным числом, структурой и положением элементов (NэST) (рис. 3).

На каждом изученном цветоносе обнаружены аномальные цветки. В пределах первой выборки их доля варьировала от 13,49 до 44,87% и составила в среднем 27,83% (табл. 1). Во второй выборке частота изменялась от 2,41 до 49,62%. Средняя частота – 24,81% (табл. 1). Таким образом, выявлена высокая изменчивость цветка. Ее общие характеристики в разные годы наблюдений имеют примерно одинаковые значения. Данные литературы по другим апогамным видам манжеток также свидетельствуют об этом. Средние показатели числа аномальных цветков для всех изученных видов при достаточных размерах выборки не менее 20% [9; 11].

В общей сложности нами обнаружено 2688 аномальных цветков. Морфологический анализ позволил выделить в пределах этого разнообразия 184 варианта (табл. 1). На цветоносах растений в первой выборке число вариантов варьировало от 11 до 35, во второй – от 2 до 39 (табл. 1). Меньшая нижняя граница во втором случае, видимо, определяется более низким средним значением числа цветков на цветоносах во второй выборке. Однако среднее число вариантов на цветоносе приблизительно одного уровня.

Используя предложенный выше подход, мы отнесли каждый из обнаруженных вариантов к одному из описанных типов. С учетом представленных комбинированных вариантов проанализировано 17 типов (табл. 2). Частота встречаемости их варьирует от 0,07 до 48,67%. Наиболее распространены аномальные цветки с измененным числом элементов (Nэ) (в среднем 46,09%) (табл. 2). Часто образуются цветки с измененной структурой элементов (S) (30,99%) и цветки с измененным числом и структурой элементов (NэS) (19,20%). Прочие типы аномалий встречаются значительно реже (от 0,04 до 1,49%). Наиболее лабильно число элементов цветка, особенно число листочков подчашия. Достаточно изменчива структура элементов цветка. Отмечена значительная стабильность положения (Т) и отношения элементов (Fэ) (табл. 2). Изменения этих признаков выявлены только в сочетании с другими отклонениями. Для каждого из рассмотренных типов отмечены примерно одинаковые частоты в разные годы наблюдений (табл. 2). Сходство этих характеристик при наличии контраста погодных условий, определивших существенное уменьшение среднего числа цветков на цветоносе (табл. 1), позволяет исключить модификационный характер изменчивости. Аномальные цветки – результат локальных нарушений морфогенеза и его значительной нестабильности, которая связана во многом с наличием регулярного апомиксиса, ослабившего отбор по признакам цветка. Возможно выявление общих закономерностей изменчивости на материале совокупной выборки.

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

Таблица 1

Частота встречаемости аномальных цветков и число отмеченных вариантов у исследованных образцов

Выборка	Образец	Число цветков	Число вариантов	Частота встречаемости аномальных цветков	
				шт.	%
I	1	428	20	79	18,46
	2	403	33	127	31,51
	3	252	16	34	13,49
	4	180	18	54	30,00
	5	140	11	31	22,14
	6	69	12	40	57,97
	7	157	14	51	32,48
	8	253	20	70	27,67
	9	206	11	35	16,99
	10	265	14	67	25,28
	11	230	11	80	34,78
	12	205	12	38	18,54
	13	263	24	87	33,08
	14	240	19	62	25,83
	15	224	18	88	39,29
	16	275	19	87	31,64
	17	438	35	147	33,56
	18	334	14	69	20,66
	19	234	22	105	44,87
	20	277	14	61	22,02
	Итого	5073	107	1412	27,83
II	21	174	16	63	36,21
	22	78	3	6	7,69
	23	82	2	3	3,66
	24	294	25	91	30,95
	25	179	16	54	30,17
	26	83	1	2	2,41
	27	162	5	8	4,93
	28	148	16	50	33,78
	29	124	14	30	24,19
	30	381	19	71	18,64
	31	313	23	55	17,57
	32	180	14	43	23,89
	33	216	7	11	5,09
	34	292	35	108	36,99
	35	383	19	71	18,54
	36	58	6	17	29,31
	37	251	11	18	7,17
	38	308	17	85	27,60
	39	217	20	54	24,88
	40	133	25	66	49,62
	41	236	21	93	39,41
	42	221	17	80	36,20
	43	273	23	91	33,33
	44	58	4	9	15,52
	45	300	18	97	32,33
	Итого	5144	132	1276	24,81
Всего		10217	184	2688	26,31

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

Таблица 2

Частота встречаемости основных типов аномалий

Типы аномалий	Частота встречаемости					
	шт.			%		
	I	II	всего	I	II	всего
Nэ	618	621	1239	43,77	48,67	46,09
Nк	3	-	3	0,11	-	0,11
Nэк	4	1	5	0,28	0,08	0,19
S	483	350	833	34,21	27,43	30,99
T	-	-	-	-	-	-
Fэ	-	-	-	-	-	-
NэS	273	243	516	19,33	19,04	19,20
NэкS	1	2	3	0,07	0,16	0,11
NэFэ	4	1	5	0,28	0,08	0,19
ST	-	1	1	-	0,08	0,04
SFэ	24	16	40	1,70	1,25	1,49
NэSFэ	17	11	28	1,20	0,86	1,04
NэTS	-	1	1	-	0,08	0,04
STFэ	1	-	1	0,07	-	0,04
NэTFэ	-	1	1	-	0,08	0,04
NэSTFэ	-	2	2	-	0,16	0,07
F	1	9	10	0,07	0,70	0,37

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

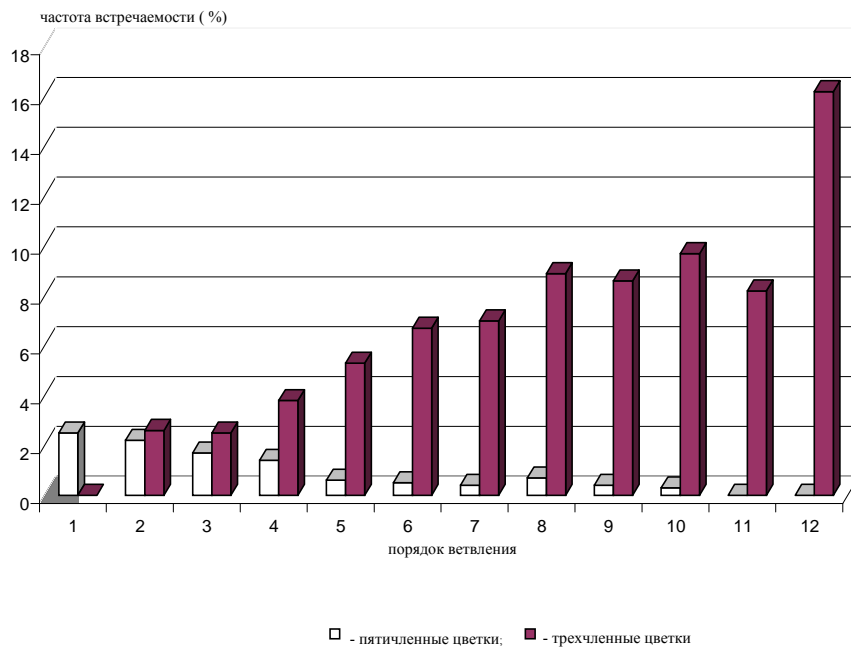


Рис. 4. Частота встречаемости трехчленных и пятичленных аномальных цветков на разных порядках ветвления

Таблица 3

Частота встречаемости разных типов аномалий на разных порядках ветвления

Тип аномалий	Порядок ветвления												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Nэ	2*	12	34	93	142	196	209	228	159	100	48	14	2
	5,0**	4,46	5,28	8,12	8,95	10,33	12,93	16,78	15,13	14,43	13,64	12,61	7,14
Nк	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	0,15	-	-	0,28	-	-
Nэк	-	-	1	-	-	2	-	1	1	-	-	-	-
	-	-	0,16	-	-	0,11	-	0,07	0,1	-	-	-	-
S	2	9	22	71	78	117	154	135	128	72	32	13	-
	5,0	3,35	3,42	6,20	4,92	6,16	9,52	9,93	12,18	10,39	9,09	11,71	-
T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Fэ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
NэS	1	7	18	34	66	88	96	80	75	32	13	15	1
	2,5	2,60	2,80	2,97	4,16	4,64	5,94	5,89	7,14	4,62	3,69	4,50	3,57
NэкS	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	0,06	0,05	0,06	-	-	-	-	-	-
NэFэ	-	1	1	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-
	-	0,37	0,16	0,09	-	0,05	0,06	-	-	-	-	-	-
ST	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	0,06	-	-	-	-	-	-	-	-
SFэ	-	1	4	2	4	8	4	9	4	3	-	1	-
	-	0,37	0,62	0,17	0,25	0,42	0,25	0,66	0,38	0,43	-	0,90	-
NэSFэ	-	1	1	2	6	3	4	4	3	2	1	1	-
	-	0,37	0,16	0,17	0,38	0,16	0,25	0,29	0,29	0,29	0,28	0,90	-
NэST	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1	-	-	-	-
STFэ	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	-	-	-	0,05	-	-	-	-	-	-	-
NэTFэ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,14	-	-	-
NэSTFэ	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	-	-	0,16	0,09	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F	-	-	-	2	1	1	2	4	-	-	-	-	-
	-	-	-	0,17	0,06	0,05	0,12	0,29	-	-	-	-	-
Всего	5	31	82	206	299	418	471	463	371	210	95	34	3
	12,5	11,52	12,73	17,98	18,85	22,02	29,13	34,07	35,30	30,30	26,99	30,63	10,72

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

Таблица 4

Частота встречаемости аномальных цветков с разным числом элементов околоцветника на различных порядках ветвления

Порядок ветвления	Тип околоцветника			
	2-членный	3-членный	4-членный	5-членный
1	-	-	4*(10,00**)	1(2,5)
2	-	7 (2,60)	18 (6,69)	6 (2,23)
3	-	16 (2,48)	52 (8,07)	11 (1,71)
4	-	43 (3,75)	148 (12,91)	16 (1,4)
5	1 (0,06)	84 (5,3)	207 (13,05)	9 (0,57)
6	1 (0,05)	128 (6,74)	279 (14,7)	10 (0,52)
7	-	114 (7,05)	352 (21,77)	6 (0,37)
8	1 (0,07)	122 (8,98)	324 (23,84)	10 (0,74)
9	1 (0,1)	90 (8,56)	266 (25,31)	4 (0,38)
10	-	67 (9,67)	145 (20,93)	2 (0,29)
11	1 (0,28)	29 (8,24)	66 (18,75)	-
12	-	18 (16,22)	26 (23,43)	-
13	-	1 (8,57)	2 (7,14)	-

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

Таблица 5

Частота встречаемости основных типов аномалий на разных элементах соцветия

Типы аномалий	Частота встречаемости			
	шт.		%	
	дихазий	монохазий	дихазий	монохазий
№э	53	1186	4,0	12,51
№к	-	3	-	0,03
№эS	1	4	0,08	0,04
S	38	797	2,87	8,39
T	-	-	-	-
Fэ	-	-	-	-
№эS	22	494	1,66	5,21
№экS	1	2	0,08	0,02
№эFэ	2	3	0,15	0,03
ST	1	-	0,08	-
SFэ	2	38	0,15	0,40
№эSFэ	1	27	0,08	0,28
№эTS	-	1	-	0,01
STFэ	1	-	0,08	-
№эTFэ	-	1	-	0,01
№эSTFэ	2	-	0,15	-
F	-	10	-	0,10
2-членные цветки	-	5	-	0,05
3-членные цветки	15	704	1,13	7,43
4-членные цветки	83	1806	6,28	19,05
5-членные цветки	19	56	1,44	0,6
Всего	124	2564	9,38	27,05

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

Сложные комбинированные варианты чаще приурочены к низким порядкам ветвления. Аномалии, сочетающие все выделенные типы изменений, отмечены только на 3–4-м порядках. Меньший объем выборки для этих порядков ветвления и данные литературы об обнаружении наиболее сложных вариантов с глубоким изменением структуры цветка на 1–2-м порядках ветвления [11] позволяют предполагать особый морфогенетический статус этой части цветоноса. На данном уровне более вероятно нарушение типичных гормональных градиентов, играющих существенную роль в дифференциации разных типов побегов у моноподиально-розеточных растений. Большие частоты встречаемости аномалий на высоких порядках ветвления связаны со значительным увеличением доли 3-членных цветков и более частым изменением структуры элементов у 4-членных цветков на этом уровне.

В табл. 4 приведены данные о частотах встречаемости цветков с разным строением околоцветника. Отмечено отсутствие 2- и 3-членных цветков на первом порядке ветвления и низкая частота встречаемости на 2-м и 3-м порядках. Наблюдается увеличение частоты встречаемости 2- и 3-членных цветков на высоких порядках ветвления. Максимальные частоты зарегистрированы на 11–12-м порядках (табл. 4, рис. 4). 5-членные цветки чаще всего встречаются на 1 порядке ветвления. На более высоких порядках частота уменьшается (табл. 4, рис. 4). Меньший объем выборки по цветкам, расположенным на первом порядке ветвления и данные литературы об обнаружении 6- и 7-членных цветков на 1–2-м порядках ветвления позволяют предположить, что при увеличении объема выборки отмеченная зависимость будет прослеживаться еще четче. Описанный характер распределения цветков с разным строением околоцветника, по-видимому, обусловлен постепенным уменьшением морфогенетической активности и общего размера флорального апекса на более высоких порядках ветвления в многочленных монохазальных группах. Возрастает вероятность увеличения числа зачатков на низких порядках ветвления и уменьшения их числа на высоких порядках ветвления.

Данные об изменчивости цветка в пределах дихазиев и монохазиев приведены в табл. 5. Отмечено увеличение доли наиболее распространенных у *A. monticola* типов аномалий в пределах монохазиев. Разница в частоте встречаемости во многом определяется увеличением числа 3-членных цветков на высоких порядках ветвления. Такие цветки отмечены исключительно на монохазальных веточках. Сложные комбинированные аномалии (NэSTFэ) обнаружены только в составе дихазия, что согласуется с приуроченностью сложных аномалий к 1–3-м порядкам ветвления. Эти порядки входят в состав исключительно дихазимальных элементов соцветия. Различия в частотах встречаемости цветков с разным строением околоцветника связаны с разной долей участия осей определенных порядков в дихазимальных и монохазимальных элементах цветоноса.

Таким образом, на материале двух выборок (10217 цветков), собранных из одного местообитания в контрастные по погодным условиям годы (1998 и 1999), обнаружены сходные частоты встречаемости (27,83% и 24,81%) и спектры аномальных цветков. Наиболее широко распространены варианты с измененным числом элементов (46,09% от общего числа аномальных цветков), с нетипичной структурой элементов (30,99%) и варианты, сочетающие эти типы (19,20%). Прочие аномалии встречаются редко (0,04–1,49%). Пятичленные цветки приурочены к низким порядкам ветвления, а доля дву-членных и трехчленных цветков возрастает с увеличением порядка ветвления. Такой характер распределения, по-видимому, связан с постепенным уменьшением морфогенетической активности и размеров флоральных апексов на более высоких порядках ветвления. Сложные комбинированные варианты встречаются, как правило, на первом и втором порядках ветвления. Их появление, вероятно, связано в некоторой степени с нарушением гормональных градиентов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Глазунова К.П. Апомиксис у восточноевропейских представителей рода *Alchemilla* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983.
2. Глазунова К.П. Гинецей манжетки (*Alchemilla* L.) // Вестн. МГУ. Сер. Биол. 1986. № 4. С. 15–19.
3. Глазунова К.П. Факультативный апомиксис как фактор структурно-функционального и таксономического разнообразия // Факторы таксономического и биохимического разнообразия. СПб., 1995.
4. Глазунова К.П., Мажейка И.С. Антэкологическая интерпретация структуры цветка апомиктической манжетки (*Alchemilla vulgaris* L.) // Проблемы репродуктивной биологии: Тез. докл. симпоз. (Пермь, 4–6 июня 1996 г.). Пермь. 1996. С. 71–73.
5. Глазунова К.П., Мятлев В.Д. Корреляционная структура и изменчивость признаков при регулярном апомиксисе (на примере агамного вида манжетка горная) // Бюл. МОИП. Сер. Биол. 1990. Т. 95, вып. 6. С. 96–110.
6. Глазунова К.П., Нилова М.В. Изменчивость и редукция частей цветка у факультативно-апомиктической манжетки (*Alchemilla* L., сем. Rosaceae) // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: Тр. Междунар. симпоз., Саратов, 21–24 июня 1994 г. Саратов, 1994. С. 36–38.
7. Левина Р.Е. О соотношении морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 89–99.
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. Нилова М.В. Изменчивость цветков *Alchemilla baltica* G. Sam. ex Juz. и *Alchemilla gracilis* Opiz: Дипломная работа / МГУ им. М.В. Ломоносова. М., 1994.
10. Нотов А.А. Структура системы побегов в связи с систематикой подтрибы Alchemillinae Rothm. (Rosaceae – Rosoideae): Дис. ... канд. биол. наук. М., 1993.
11. 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, 1994. С. 45–63.
12. Петухова Л.В. Онтогенез и структура системы побегов манжетки пастушьей (*Alchemilla pastoralis* Buser) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 3. С. 120–129.
13. Петухова Л.В. Сравнительно-морфологическое исследование жизненных форм некоторых моноподиально-розеточных растений семейства Rosaceae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980.
14. Рыжков В.Л. Позеленение цветков с точки зрения механизма развития // Ботан. журн. 1941. Т. 26, № 1. С. 2–3.
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.
16. Ситников А.П. Морфологическая изменчивость цветка у *Polygonum hydropiper* (Polygonaceae) // Проблемы ботаники на рубеже XX – XXI веков: Тез. докл., представл. II(X) съезду РБО (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб., 1998. Т. 1. С. 73.
17. Ситников А.П. О некоторых закономерностях формирования цветка у *Polygonum hydropiper* (Polygonaceae) // Проблемы ботаники на рубеже XX – XXI веков: Тез. докл., представл. II(X) съезду РБО (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб., 1998. Т. 1. С. 73–74.
18. Тихомиров В.Н., Нотов А.А., Петухова Л.В., Глазунова К.П. Манжетка // Биологическая флора Московской области. М., 1995. Вып. 10. С. 83–133.
19. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М., 1974.
20. Урманцев Ю.А. О значении основных законов преобразования объектов-систем для биологии // Биология и современное научное познание. М., 1980. С. 121–143.

21. 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., 1983. С. 317–324.

22. Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.П. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978.

23. Meyen S.V. Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution: The need for cross pollination // Acta Biotheor. suppl. Folia Biotheor. 1978. V. 7. P. 21–36.

FEATURES OF THE ARRANGEMENT ANOMALOUS FLOWERS ON THE INFLORESCENS *ALCHEMILLA MONTICOLA* OPIZ

A.A. Notov, E.A. Andreeva

Tver State University

*Character of arrangement anomalous flowers of *Alchemilla monticola* Opiz on all orders of inflorescence is described. Features of an arrangement of the basic types of anomalies on different elements of an inflorescence are revealed. Dependence of distribution of variants of anomal structures on the inflorescence is found out.*