

УДК 581.4

ОБ ОСНОВНЫХ «АРХИТЕКТУРНЫХ МОДЕЛЯХ» ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ И МОДУСАХ ИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ¹

Т. И. Серебрякова

За последние несколько лет в морфологии растений резко усилились два направления. Первое из них — онтогенетическое. Значительно возросло число работ, посвященных органогенезу цветка, соцветия, листа и его частей, целого побега и системы побегов, различных метаморфизированных органов (например, филлокладиев). В некоторых случаях пристальный анализ органогенеза обнаруживает замечательные морфологические новообразования, не укладывающиеся в привычные представления о побегах («филломорфы» у некоторых *Gesneriaceae*, Jong, Burt, 1975). Морфогенез системы побегов многократно был предметом анализа в ряде современных работ, в том числе в двух книгах: Ф. Алле и Р. Ольдемана об «архитектуре» тропических деревьев (Halle, Oldeman, 1970) и М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (1977) о структуре кустарников. Интересные соображения об «организации» системы побегов корневищного многолетника в связи с его расселением и «передвижением» с места на место приводит А. Белл (Bell, 1974).

Обобщение новых онтогенетических данных приводит к новым теоретическим построениям, среди которых следует особо отметить работы Sattler (1973, 1974a, b) по цветку и побегу, Weberling (1975) по листу, Hagemann (1973, 1975) по листу и побегу.

Второе направление — теоретическое — выражается в поисках новых подходов к выявлению закономерностей формы, в попытках формализовать некоторые морфологические явления и процессы, часто с использованием приемов современного системного анализа (например, Meyen, 1973; Гатцук, 1974a; Gatsuk, 1975). Тенденции этого направления отразились в работе специального симпозиума по теоретической морфологии растений, организованного на XII Международном ботаническом конгрессе в Ленинграде (1975) по инициативе известного канадского морфолога Рольфа Саттлера.

В ряде работ отечественных и зарубежных авторов подвергаются критическому пересмотру некоторые основополагающие доктрины классической морфологии — представления об основных органах, о гомоло-

¹ Статья представляет собой расширенный и дополненный доклад на 5-м Московском совещании по филогении растений (МОИП, декабрь, 1976 г.).

гиях, о соотношении формы и функции, морфогенеза и филогенеза (Первухина, 1970; Sattler, 1974a, b; Левина, 1974; Levina, 1975; и др.).

Один из фундаментальных выводов, к которому независимо друг от друга приходят разные морфологи, состоит в том, что в развитии органов и их систем обнаруживается некоторое ограниченное число моделей той или иной структуры или процесса, повторяющихся на разных уровнях и в разных неродственных таксонах. Такой «всепроницающий параллелизм» (выражение А. Кронквиста, цит. по Левиной, 1974) свидетельствует, с одной стороны, об относительной независимости распределения отдельных морфологических признаков от законов филогенеза, а следовательно, о невозможности однозначной эволюционной оценки многих морфологических признаков. На этом специально останавливается в своем большом обзоре С. В. Мейен (Meyen, 1973). С другой стороны, выявляются многочисленные факты конвергентного сходства дефинитивных структур органов, развивающихся неодинаковыми путями, а следовательно, не гомологичных в общепринятом смысле этого слова. Это тоже заставляет более критически подходить к построению эволюционно-морфологических рядов. Одним из проявлений независимости морфогенеза и филогенеза оказывается и столь распространенное явление, как гетеробатмия — разновозрастность признаков таксона (Тахтаджян, 1964, 1966).

Представление о моделях как будто возвращает нас к отнюдь не новым идеям, лежавшим в основе учений о «планах строения» и «типах». Однако на современном этапе в сочетании с накоплением совершенно новых данных об онтогенетическом развитии структур, об их взаимоотношениях друг с другом в многоступенчатой системе соподчиненных единиц и с внешней средой, а также в связи с достижениями и перспективами генетики эти идеи получают новое звучание. Именно моделирование структур и процессов становится в биологии одним из самых плодотворных путей познания и прогнозирования. Не случайно поэтому представители «типологической школы» В. Тролля, издавна расценивавшейся как «идеалистическое» направление, сейчас усиленно развивают его позитивные стороны, находя в нем инструмент для эволюционных построений и филогенетических реконструкций (Hagemann, 1975).

В упомянутой выше книге Алле и Ольдемана (1970) разработано 25 основных «архитектурных моделей» тропических деревьев. Авторы показывают, что эти модели — прямой результат некоторых определенных типов деятельности меристем, другими словами — определенных «стратегий» нарастания побеговой системы. В докладе на XII Международном ботаническом конгрессе Ф. Алле (1975) обратил специальное внимание на то, что внешний облик растений (габитус) в разных экологических условиях может сильно изменяться, однако основная «архитектурная модель» сохраняется как признак, наследственный для вида. В то же время у видов одного рода «архитектурные модели» могут оказаться разными.

Накопившиеся за последние годы материалы по морфогенезу систем побегов травянистых растений в разных таксонах (родах, секциях) показывают, что и здесь безусловно существуют относительно немногочисленные параллельные «архитектурные модели», возникающие в результате определенного хода ростовых процессов. На базе этих моделей путем последующих приспособительных изменений складываются разнообразные жизненные формы. При этом одна и та же модель может служить основой для многих жизненных форм и, наоборот, сходные жизненные формы могут возникнуть на базе разных моделей. За-

дача данной статьи состоит в том, чтобы выявить некоторые из этих моделей в их динамике. «Архитектурные модели» Алле и наши сходны с «морфологическими типами» Е. С. Смирновой (1970, 1974, 1976), но она строит свои классификации лишь на признаках взрослых растений, без учета хода онтогенеза.

Основные типы побегов травянистых растений² укладываются в несколько вариантов, классификация которых стала почти общепринятой (хотя единой терминологии еще нет). Она основана на нескольких весьма важных признаках, не раз рассматривавшихся в работах разных авторов (например, Серебряков, 1959; Голубев, 1960, 1965; Смирнова, 1968, 1969, 1970; Нухимовский, 1970, 1971, 1973; Серебрякова, 1967, 1971а, б) и прекрасно «отпрепарированных» в работе Л. Е. Гатцук (1974б). Эти признаки следующие: 1) метамеры побега длинные или короткие (что зависит от деятельности интеркалярных меристем); 2) метамеры с зелеными ассимилирующими листьями или с чешуевидными листьями низовой формации (что зависит от особенностей развития листовых примордиев); 3) метамеры многолетние или однолетние, отмирающие в тот же сезон (что косвенно связано с работой камбия); 4) побег в целом «открытый» или «закрытый» благодаря переходу верхушечной меристемы в генеративную фазу и образованию цветка или соцветия; 5) побег проходит свой жизненный цикл от разворачивания почки до цветения и плодоношения (или до отмирания вегетативной верхушечной меристемы) за один, два, три и более лет.

Сочетанием этих признаков определяются основные типы побегов трав (рис. 1), отраженные в широко распространенной терминологии, идущей еще от Варминга (Warming, 1918; Серебряков, 1959): побеги розеточные, полурозеточные, удлиненные (иногда с укороченным основанием — Серебрякова, 1967); побеги вегетативные, генеративные и вегетативно-генеративные; побеги моноциклические, озимые, дициклические, полициклические. Естественно, что число вариантов еще увеличивается за счет: а) направления роста (ортотропные и плагиотропные побеги); б) положения по отношению к субстрату (надземные и подземные побеги); в) за счет смены форм роста одного и того же побега не только по направлению (анизотропные, или гетеротропные побеги), но и по длине междоузлий, и по характеру листьев (например, корневищно-розеточные, столонно-полурозеточные побеги и т. п. — Серебрякова, 1967, 1971а; Гатцук, 1974а, б).

Системы побегов у цветковых растений, как известно, формируются практически исключительно за счет бокового ветвления. Для выявления основных моделей систем побегов важны, в частности, две группы признаков: 1) однотипность или разнотипность побегов в пределах системы (количественные и качественные различия между побегами, специализация побегов); 2) моноподиальный или симподиальный способы нарастания системы побегов³. При этом система может стать сим-

² Травы в сезонном климате мы, вслед за Л. Е. Гатцук (1976), называем такие растения, у которых не бывает многолетних ортотропных надземных осей; все многолетние части побегов располагаются подземно или приземно, в подстилке или дернине, так что почки возобновления не возвышаются сколько-нибудь заметно над уровнем субстрата. Эти признаки трав обеспечиваются тремя вариантами поведения побегов: 1) ортотропные надземные части побегов ежегодно отмирают до уровня субстрата; 2) надземные части побегов полегают и становятся плагиотропными на уровне субстрата, где они могут жить несколько лет; 3) надземные части побегов активно втягиваются под землю и таким образом у растения опять-таки не оказывается многолетних частей, расположенных выше уровня субстрата (Серебрякова, 1973; Гатцук, 1976).

³ Е. С. Смирнова (1968, 1970, 1974, 1976) удачно «воскресила» для симподиальных систем вегетативных побегов термины «монохазий», «дихазий», «плейохазий», по давней традиции применявшиеся лишь к соцветиям.

подиальной с первого же года жизни (благодаря очень раннему переворачиванию) или нарастать моноподиально в течение ряда лет и лишь с возрастом стать симподиальной⁴.

Для многолетних травянистых растений особое значение приобретает дальнейшее поведение сформировавшейся системы побегов и ее частей, в первую очередь особенности и скорость отмирания и связь с

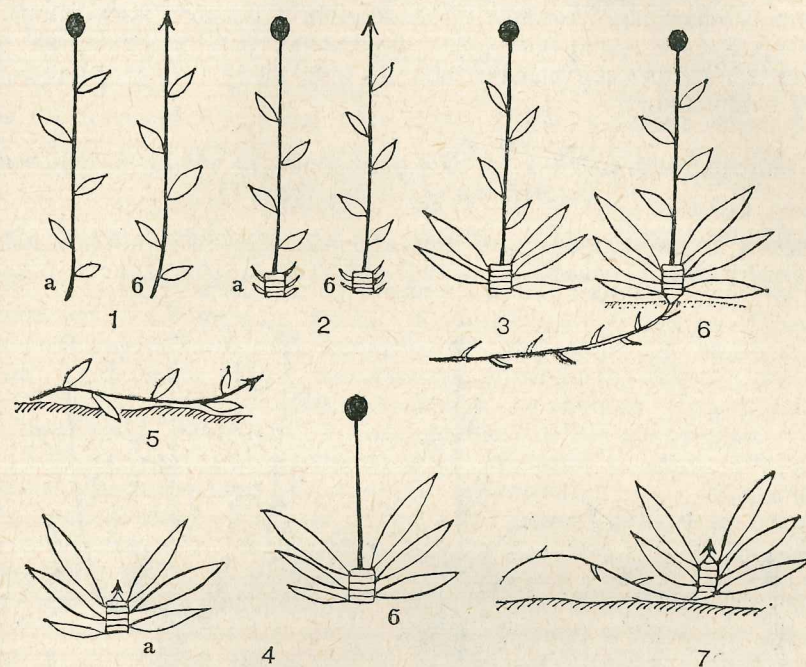


Рис. 1. Основные типы побегов трав (схема): 1—4 — ортотропные побеги; 5 — плагиотропный; 6—7 — гетеротропные (анизотропные); 1 — удлиненные (безрозеточные) побеги (а — закрытый цветоносный, б — открытый вегетативный); 2 — безрозеточные побеги с укороченным основанием (а — закрытый цветоносный, б — открытый вегетативный); 3 — полурозеточный закрытый цветоносный побег; 4 — розеточные побеги (а — открытый вегетативный, б — закрытый цветоносный со стрелкой); 5 — плагиотропный удлиненный побег (открытый вегетативный); 6 — корневищно-полурозеточный побег (закрытый цветоносный); 7 — столонно-розеточный побег (открытый вегетативный); здесь и на следующих рисунках стрелками обозначены вегетативные точки роста, кружочками — цветки или соцветия; ось розетки показана утолщенной

корневой системой. Различия по этим признакам, по существу, и создают многообразие реально существующих жизненных форм трав, хотя начальные этапы формирования многих из них однотипны, и способ роста системы побегов позволяет причислить их к одной модели побегообразования.

Итак, классификация «архитектурных моделей» не совпадает с классификацией жизненных форм. Для характеристики моделей мы умышленно используем гораздо меньший набор признаков, в некоторой степени «формальных» (что не исключает, однако, их адаптивной интерпретации).

⁴ Е. С. Смирнова (1974) совершенно напрасно считает ошибочным этот реально существующий в природе факт.

Обзор доступного нам фактического материала показывает, что у многолетних трав наиболее распространены три варианта формирования системы побегов. Они качественно различаются на самых первых этапах и приводят к трем различным «архитектурным моделям» растения. Два из этих вариантов мы уже обсуждали, в основном на примере злаков (Серебрякова, 1971а, б), причем была показана тесная связь между типом побегов, структурой системы побегов к моменту первого цветения и, возможно, темпом прохождения большого жизненного цикла. Разнообразие «архитектурных моделей» трав, конечно, не исчерпывается тремя нижеописываемыми, но они, по-видимому, принадлежат к числу главнейших.

I модель. Многолетняя трава с однотипными полурозеточными закрытыми побегами (рис. 2)

Побеги полициклически или дициклически, причем наиболее длительный малый цикл у главного побега (он чаще всего нарастает как ро-

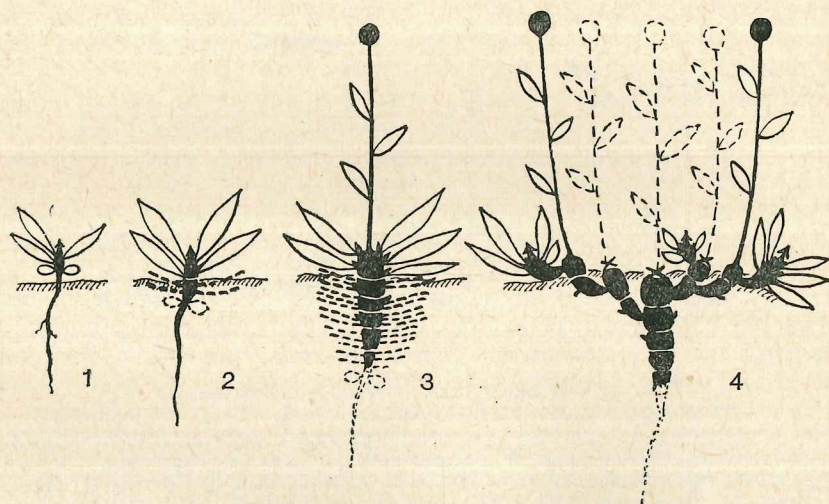


Рис. 2. Первая «архитектурная модель» в онтогенезе (схема): 1 — проросток; 2 — двухлетнее растение (ось розетки начала втягиваться под землю); 3 — растение в момент первого цветения; 4 — зрелое генеративное растение, которое неоднократно цвело (придаточные корни, а также отмершие розеточные листья не показаны); здесь и на следующих рисунках пунктиром показаны отмершие части; отмершие розеточные листья везде изображены упрощенно, одной прерывистой линией; крестиками обозначены границы отмирания цветоносных побегов; белыми перетяжками — границы годичных приростов

зеточный до зацветания 4—6, а иногда 7—10 и более лет). Боковые побеги постепенно становятся дициклическими, а иногда даже моноциклическими. Все побеги потенциально с полным циклом, т. е. способны завершать свое развитие цветением (закрытые); неполный цикл бывает лишь в субсенильном и сенильном периодах жизни особи или в особо неблагоприятных условиях. Комбинируются два типа поведения побегов и их частей: цветоносные удлиненные части ежегодно отмирают, а оси розеточных частей побега с почками (зоны возобновления) втягиваются в субстрат и становятся многолетними. Корневища или каудексы надземного происхождения (эпигеогенные, по терминологии Се-

ребрякова и Серебряковой, 1965). Первым зацветает главный побег, нараставший несколько лет моноподиально, после чего наступает первое перевершинивание и вся система становится симподиальной (моно-, ди-, плейохазальной). Эту модель можно иллюстрировать на *Achyrophorus maculatus* (L.) Scop. и некоторых видах *Leontodon* (Мусина, 1975, 1976), а также на других сложноцветных (например, *Artemisia commutata* Bess. — Дорохина, 1969а), на некоторых верониках (*Veronica spicata* L. — Серебрякова, Кагарлицкая, 1972) и многих других видах из разных семейств.

Беглый просмотр флоры Московской обл. (по «Определителю» В. Н. Ворошилова с соавторами, 1966, и по статьям в «Биологической флоре Московской области», 1974, 1975, 1976), а также некоторых частных работ по растениям других областей показал, что эта модель свойственна: большинству розеткообразующих злаков (рыхло- и плотнокустовых, например *Festuca pratensis* Huds., *Deschampsia caespitosa* (L.) P. V., виды ковылей — Серебрякова, 1971а; Ермакова, 1976; Жукова, 1976); многим лютиковым, в том числе видам *Ranunculus* (Барыкина и Пустовойтова, 1973); маковым и дымянковым (например, *Chelidonium* — Левченко, 1974); розоцветным (*Fragaria*, *Filipendula*, некоторые виды *Potentilla*, например *P. argentea* L.); крестоцветным (*Bunias* — Былова, 1974); гвоздичным (*Coronaria*, *Silene*); видам *Geranium*; очень многим поликарпическим зонтичным (*Eryngium*, *Sanicula*, *Pimpinella*, *Heracleum* — Сацыперова, 1975); некоторым губоцветным (*Salvia*, *Ajuga*); бурачниковым (*Pulmonaria* — Шик, 1953); колокольчиковым (например, *Campanula glomerata* L. — Писковацкова, 1972); ворсянковым (*Knautia*, *Scabiosa*); видам *Valeriana*; очень многим сложноцветным (*Antennaria*, *Solidago*, *Centaurea*, *Helichrysum* — Былова, 1968, 1976; Исайкина, 1974). Варианты в пределах модели связаны с характером окоренения (аллоризное или гоморизное), типом отмирания, длительностью жизни осей, временем и степенью ветвления. Листья в розеточной части иногда могут чередоваться с чешуями.

II модель. Многолетняя трава с однотипными безрозеточными открытыми и закрытыми побегами (рис. 3)

Все побеги удлиненные, моноциклические, в первый же сезон отмирающие до нижних узлов — приземной или подземной зоны возобновления. Главный побег удлиненный, вегетативный, никогда не доходит до цветения; он слабее всех последующих. Перевершинивание наступает в первый же год жизни растения. Характерно постепенное усиление побегов последовательных порядков. Зоны возобновления обычно втягиваются на ранних этапах онтогенеза, после чего почки возобновления регулярно закладываются подземно и корневище становится гипогеогенным. Корневище формируется как строго симподиальное задолго до первого цветения. Первым зацветает побег n -ного порядка. В сенильном состоянии побеги растения делаются вновь удлиненными вегетативными (не проходят полного цикла).

Эту модель можно иллюстрировать на *Veronica longifolia* L., онтоморфогенез которой изучен Т. Н. Кагарлицкой (Серебрякова и Кагарлицкая, 1972). Другие примеры встречаются в семействах злаков (тростник, *Melica*, *Brachypodium*, *Digraphis* и др. — Серебрякова, 1971а), лилейных (*Polygonatum* — Troll, 1954), мотыльковых (*Vicia*, *Orobanch*, *Lathyrus* — Гуленкова, 1974а, б; у некоторых астрагалов, например *Astragalus glycyhullus* L. — Михайлова, 1970), зверобойных, леновых, у *Lysimachia vulgaris* L. (Голубев, 1976), у *Mercurialis peren-*

nis L. (Смирнова и Торопова, 1975), у многих губоцветных (*Leonurus*, *Stachys sylvatica* L., *Galeobdolon luteum* Huds. — Смирнова, Торопова, 1972, 1976), у видов *Galium* и других мареновых. Среди зонтичных, сложноцветных эта модель встречается, видимо, редко (например, у некоторых *Artemisia* — Дорохина, 19696). Варианты в пределах моде-

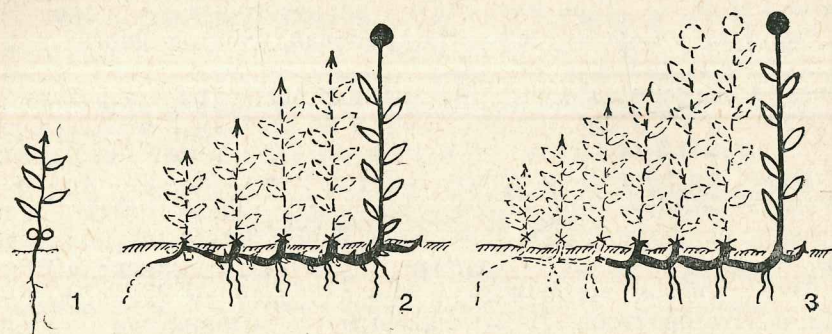


Рис. 3. Вторая «архитектурная модель» в онтогенезе (схема): 1 — проросток; 2 — растение в момент первого цветения; 3 — зрелое генеративное растение, которое неоднократно цвело; на корневище показаны придаточные корни

ли связаны главным образом со степенью развития и длительностью жизни корневищ и с характером листьев (чешуевидные или зеленые) в зоне возобновления, которая становится частью многолетнего тела растения. Корневая система, как правило, рано становится полностью придаточной. Очень различна также степень ветвления и способность образовывать куртины, а затем клоны.

III модель. Многолетняя трава с побегами, резко дифференцированными на два типа (рис. 4)

К первому типу относятся побеги строго вегетативные, открытые, длительно нарастающие моноподиально и никогда не образующие верхушечных соцветий (меристема не переходит в генеративное состояние, а просто замирает, отмирает или паренхиматизируется); ко второму — строго генеративные, иногда облиственные, а иногда в виде стрелок, исключительно пазушные, моноциклические, отмирающие после цветения целиком (никогда не имеющие зоны возобновления). Вегетативные побеги можно характеризовать как полициклические. Главная ось нарастает обычно дольше всех остальных. Перевершинивание наступает во взрослом или старческом возрастном состоянии вследствие прекращения деятельности верхушечной меристемы главного побега, и тогда вся система побегов становится симподиальной. Модель можно проиллюстрировать на примере любого вида *Alchimilla* (Петухова, 1977) в нашей флоре (у всех наших манжеток жизненная форма и модель нарастания одинаковы), а также на некоторых осоковых — *C. humilis* L., *C. digitata* L., *C. pediformis* C. A. M., *C. pilosa* Scop.; лилейных — *Convallaria majalis* L. (Крылова, 1974); гречишных — *Polygonum bistorta* L.; большинстве фиалок (*Viola mirabilis* L., *V. hirta* L. и других видах — Серебряков, 1952; Meusel, Kästner, 1974); ряде лютиковых (например, *Hepatica* — Барыкина, Гуланян, 1974); очень многих розоцветных (*Geum*, *Sanguisorba*, *Potentilla*, например, *P. erecta* (L.) Raesch. — Тихонова, 1974); мотыльковых (клевера, ас-

палы, остролодки и т. д.); *Betonica officinalis* L., *Oxalis acetosella* L., *Succisa praemorsa* (Gilib.) Aschers.; видах *Gentiana* (например, *G. cruciata* L.); видах *Plantago*, *Adenophora*, а также в особой модификации — на ползучих «моноподиальных» растениях — *Veronica officinalis* L., *Lysimachia nummularia* L., *Glechoma hederacea* L. и др. Варьирование отдельных элементов структуры в этой группе очень широкое: ве-

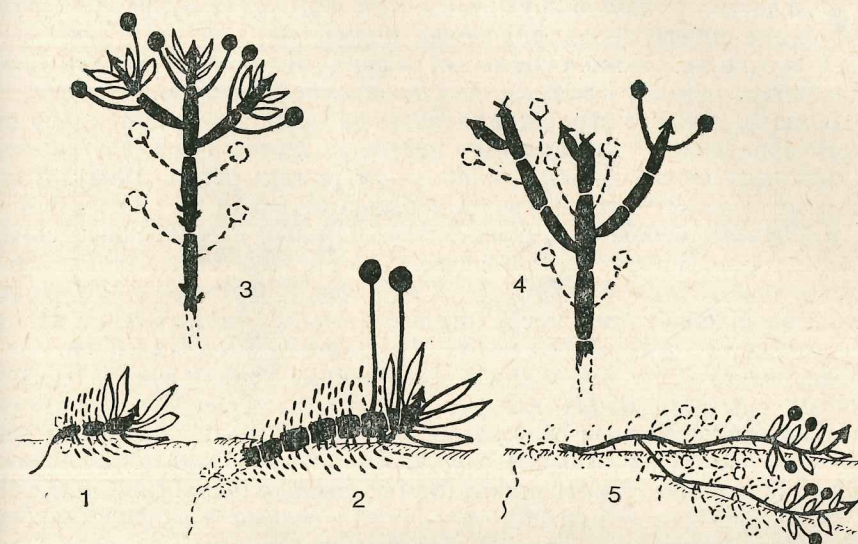


Рис. 4. Третья «архитектурная модель» в онтогенезе: 1 — трехлетнее розеточное растение в виргинильном состоянии; 2 — розеточное растение в момент первого цветения; 3 — упрощенная схема зрелого генеративного растения, начавшего ветвиться; система побегов пока еще моноподиальная (отмершие листья не показаны); 4 — упрощенная схема стареющего генеративного растения, перешедшего к симподиальному нарастанию вследствие отмирания верхушек главной и одной из боковых осей (листья не показаны); 5 — вариант III модели с удлиненными ползучими побегами

гетативные побеги могут быть вертикальными и горизонтальными, розеточными и удлиненными; корневые системы — стержневыми и придаточными; пазушные цветоносы — облиственными и безлистными, а иногда редуцированными до одиночных цветков (*Lysimachia nummularia* L.). Во многих случаях зеленые листья в центральных розетках чередуются с чешуевидными (*Potentilla*, *Hepatica*) или даже целиком переходят в чешуи (*Gentiana pneumonanthe* L.).

Интересно, что эта модель практически совсем не представлена в семействе злаков (по крайней мере, в нашей флоре).

Одно из основных различий между описанными моделями формирования системы побегов поликарпических многолетних трав состоит в способах достижения первого цветения.

I модель. Первый (главный) побег полициклический, он сам своим длительным ростом создает моноподиальный вегетативный «фундамент» для первого цветения и сам же зацветает, образуя верхушечное соцветие из собственной меристемы, т. е. ведет себя как закрытый. Естественно, этот побег монокарпичен, так как его цветение, как и каждого побега последующих порядков, возможно лишь однажды.

II модель. Первый (главный) побег не способен зацвести, и вегетативный «фундамент» для первого цветения создается симподиальной цепочкой приземных или подземных резидов (термин Е. Л. Нухимовского, 1969) — многолетних оснований главного и усиливающих последующих побегов. Так как зацветает только побег n -ного порядка, то все предыдущие — неполноценные (их меристема не завершается переходом в генеративную фазу), но они «передают эстафету», функционируя лишь как фотосинтезирующие органы. Зацветающие побеги монокарпические (закрытые).

III модель. Моноподиальный «фундамент» для первого цветения создается, как и в I модели, длительным ростом главного побега, полициклического, хотя его верхушка остается до конца открытой, теряя способность производить центральный цветочнос. Цветочносными становятся лишь боковые побеги — параклады, по Троллю (Troll, 1964). Благодаря этому создается возможность повторного цветения в системе той же скелетной оси; специализированный вегетативный скелетный побег становится поликарпическим (Михайлова, 1971), так как неоднократно формирует на себе быстро отмирающие несамостоятельные боковые цветочнос, часто совсем безлистные и никогда не имеющие собственных зон возобновления.

Совершенно ясно, что так как однотипные модели рассеяны среди различных семейств обоих классов цветковых, то нельзя однозначно оценить их эволюционные отношения в виде некоей общей схемы «эволюции архитектурных моделей трав». Однако все эти модели могут отражать те или иные пути адаптации к разным экологическим условиям. В конкретных небольших таксонах, заведомо монофилетических, можно путем построения сравнительно-морфогенетических рядов выявить эти адаптивные моменты и описать не только возможные направления морфологической эволюции в пределах одной модели, но иногда и любопытные переходы от одной модели к другой — явление, укладываемое в понятие «типогенез» (Nagemann, 1975). Думается, что при этом вполне правомерно считать некоторые особенности ранних стадий атавизмами и рекапитуляциями. Представления о филогенезе рода в этих случаях могут служить опорой, но отнюдь не отправным пунктом для суждения о путях морфогенеза в эволюционном смысле. Предполагаемые «модусы» морфологических перестроек (Тахтаджян, 1964) оказываются в разных таксонах очень различными, а сходные типы побегов в конечном счете иногда конвергентными (Serebryakova, 1975). Приведу некоторые примеры.

В роде *Adonis* (рис. 5), подробно изученном А. П. Пошкурлат (1969, 1973, 1975 и др.), многолетние виды древнесредиземноморского высокогорного ряда *Petiolatae* Bobr. относятся к I модели формирования системы побегов. По наблюдениям А. П. Пошкурлат и по данным Н. В. Трулевич (1970, 1974), у представителя этого ряда *Adonis chrysocyatha* Hook. f. et Thoms. моноподиальное нарастание главного розеточного побега до первого цветения длится много лет (в природных условиях, возможно, до 30—50 лет). Ось побега погружается в субстрат, превращаясь в эпигеогенное корневище. Ветвление до цветения образует моноподиальную систему побегов. После первого перевершинивания система становится симподиальной, полурозеточные побеги последующих порядков уже не полициклические, а дициклические.

В более специализированном сибирско-среднеазиатском ряду *Apeninae* Bobr., к которому относятся *A. sibirica* Patr., *A. turkestanica* (Korsh.) Adolf, *A. tianschanica* (Adolf) Lipschitz, ход онтогенеза особи и ее структура значительно изменяются. Первым перестраивается глав-

ный побег, цикл развития которого резко укорачивается. В розеточной фазе он живет лишь один год, а на второй образует удлиненный прирост, хотя зацвести еще не в состоянии. Таким образом, главный побег, сохраняя полурозеточную структуру и дициклическость, ведет себя как слабый незавершенный побег II модели и перевершинивается на второй год жизни. В тер-

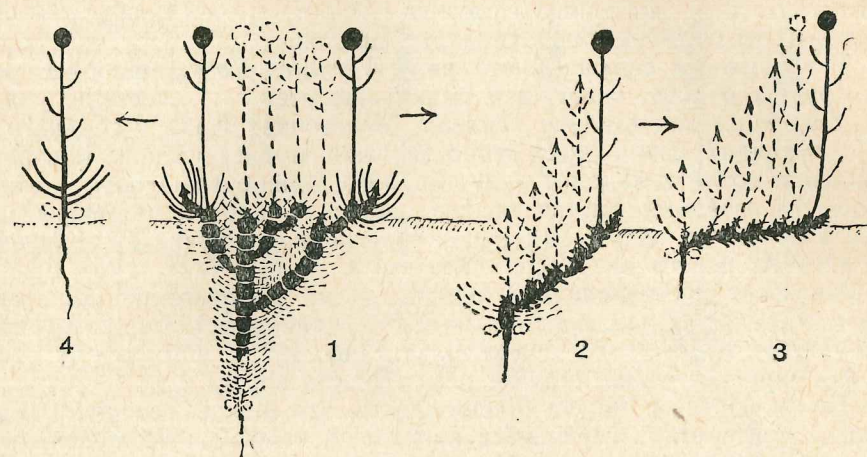


Рис. 5. Модели побегообразования в роде *Adonis*:

1 — *A. chrysocyatha* (I модель); 2 — *A. sibirica* (переход ко II модели: главный побег полурозеточный дициклический, следующие — моноциклические, безрозеточные с укороченным основанием); 3 — *A. vernalis* (II модель; главный побег дициклический со следами розетки, следующие — моноциклические безрозеточные с укороченным основанием); 4 — однолетник *A. aestivalis* (побег полурозеточный моноциклический, иногда озимый)

минах Северцова—Тахтаджяна (Тахтаджян, 1964) его малый цикл претерпевает аббревиацию (укорочение) «с двух сторон»: это и базальная аббревиация (укорочение розеточной фазы), и терминальная (выпадение конечной фазы — цветения). Побеги последующих порядков в отличие от главного уже внешне выглядят как удлиненные моноциклические (вполне соответствующие II модели). Однако их базальные части (резиды), входящие в состав симподиального многолетнего корневища, укорочены и несут многочисленные чешуевидные листья, а внутрипочечная фаза длится, по наблюдениям А. П. Пошкурлат, почти 2 года. Вполне правдоподобно предположение, что фаза наземной розетки, еще представленная у главного побега, у боковых не выпала совсем, а трансформировалась в фазу подземной закрытой почки! Такая резкая базальная девиация (уклонение) в малом цикле, в данном случае — метаморфоз зеленых листьев в чешую, имеет серьезное адаптивное значение для освоения более суровых и засушливых местообитаний, и это подтверждается не только представлениями о филогенезе рода *Adonis* (Пошкурлат, 1973), но и тем, что у *A. chrysocyatha* тенденция к формированию чешуй уже выражена: они в небольшом числе формируются на границах годичных приростков розетки и закрывают зимующую почку (Трулевич, 1970).

Есть основания полагать, что в семействе Ranunculaceae такой модус преобразования системы побегов и возникновения моноциклических удлиненных побегов из полурозеточных полициклических встре-

чается нередко (например, в родах *Thalictrum*, *Delphinium*), но это еще требует специального изучения.

Виргинильный период у горцицветов группы *Arreninae* не намного короче, чем у *A. chrysocyathus* (цветение наступает на втором — третьем десятке лет). Однако вегетативный «фундамент» здесь уже строится по принципу II модели как симподий из оснований усиливающихся побегов с неполным циклом. Можно считать это крупной базальной девиацией в большом жизненном цикле, обусловленной терминальными аббревиациями малых циклов.

У горцицветов евразийского ряда *Vernales* Bobr., наиболее молодой группы в роде, освоившей равнинные степи и лесостепи, указанные тенденции значительно усилены. Розеточная фаза у главного побега выглядит лишь как непостоянный атактистический признак — появление после семядолей единственного длинночерешкового розеточного листа; остальные листья первого годичного побега метаморфизированы в почечные чешуи; зимующая терминальная почка дициклического главного побега закрытая, Подземная многолетняя часть боковых побегов несет многочисленные чешуи; побеги «скрыто-дициклические» (внешне выглядят как моноциклические удлиненные). Чешуи сменяются в течение целого года (Пошкурлат, 1969, 1975), и только на второй год формируется удлиненная надземная часть побега.

Таким образом, можно предполагать, что в ходе эволюции и расселения многолетних горцицветов произошел переход от I модели ко II через аббревиации и девиации малого цикла и отчасти через ранние девиации большого жизненного цикла. Удлиненный побег, описываемый как моноциклический с укороченным основанием, представляется производным от полурозеточного и скрытодициклическим.

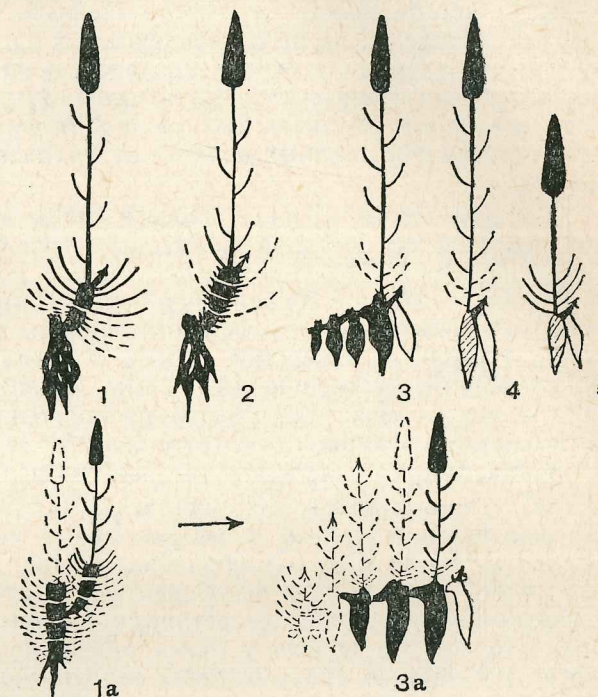
Совершенно другой модус имеет место при переходе от многолетних поликарпических горцицветов к однолетникам секции *Adonis* (*-Adonia* DC.), например *A. aestivalis* L. По структуре полурозеточного главного побега эти виды могут быть сближены только с исходными примитивными формами типа *A. chrysocyatha* (I модель). Главный полурозеточный побег, живущий один-полтора сезона (яровые и озимые формы), полностью соответствует последнему годичному приросту главного побега *A. chrysocyatha*. В ходе эволюции здесь, вероятно, как и в других родах при образовании однолетников, имела место мощная мутация, результатом которой стала «тотальная неотения» — выпадение многолетней розетки (а следовательно, и зоны возобновления) и преждевременное зацветание на базе прежней модели. Однолетники выводятся, таким образом, непосредственно от первичной многолетней жизненной формы рода, а не через ряд каких-либо специализированных многолетников. Именно поэтому, вероятно, однолетние виды так часто сохраняют множество примитивных признаков в генеративной сфере и почти всегда диплоидны, на что указывал еще М. Г. Попов (1948).

В роде *Aconitum* (Серебрякова, Полинцева, 1974; Барыкина и др., 1976, 1977; Литвиненко, 1977), видимо, так же, как и в роде *Adonis*, имеет место переход от первой модели побегообразования, представленной в секции *Lycostopum* DC. (*A. barbatum* Pers., *A. excelsum* Reichb., *A. orientale* Mill. и др.), ко второй (в секциях *Aconitum* и *Anthora* DC.), с преобразованием полурозеточных полициклических побегов в безрозеточные моноциклические (рис. 6). Однако структура удлиненных побегов аконитов (например, *A. villosum* Reichb., *A. songaricum* Stapf) резко отличается от «скрытодициклических» удлиненных побегов горцицветов. Здесь нет многочисленной почки, которую можно

было бы считать результатом трансформации многолетней розетки. Наоборот, побеги аконитов развиваются из почки быстро и по числу узлов более или менее соответствуют ди-, трициклическим полурозеточным; ускоренное развитие двух-трех «квантов» метамеров за сезон, связанное, видимо, с растяжением почти всех междоузлий исходной розетки, обусловлено ранним и мощным развитием у почки собственного

Рис. 6. Некоторые жизненные формы в роде *Aconitum* и модели побегообразования:

1 — растение со стержневым «геофильным органом» и полурозеточными ди- или полициклическими побегами (*A. barbatum*); 1а — модель его побегообразования до 2-го цветения; 2 — вариант той же жизненной формы с розеткой, редуцированной за счет превращения листьев в чешуи (*A. excelsum*); 3 — цепочкокорневищное растение с удлиненными моноциклическими побегами, имеющими «эфемерную розетку» (*A. songaricum*); 3а — модель его побегообразования до 2-го цветения; 4 — «замещающий двулетник» с двухлетними клубнями; побеги моноциклические с «эфемерной розеткой» (*A. villosum*); 5 — вариант той же жизненной формы с вторично-розеточными побегами (*A. rotundifolium*)



запасяющего органа (корнеклубня). Модус перестройки — значительное ускорение малого цикла с изменением ритма развития (базальная девиация). Такая перестройка могла произойти в благоприятных условиях повышенной влажности, затенения, богатых почв. В большом жизненном цикле перестройка также шла по линии базальной девиации (более раннее перевершинивание и образование симподиального «вегетативного фундамента» до первого цветения).

В то же время среди клубненосных аконитов секций *Aconitum* и *Anthora* встречаются виды, где побеги типично моноциклические, с быстрым темпом развития, но выглядят полурозеточными или даже розеточными со стрелкой (например, *A. rotundifolium* Kar. et Kir. в высокогорных местообитаниях). Такой «возврат» (часто неустойчивый) к розеткообразующему типу побега совершается на базе той же моноциклическости, т. е. с сохранением общего ритма и длительности малого цикла, но с медиальной аббревиацией (сокращение общего числа узлов) в малом цикле, приводящей к более раннему зацветанию в более суровых условиях. Естественно, что такие полурозеточные побеги не гомологичны исходным полициклическим полурозеточным, а лишь конвергентно с ними сходны.

В секции *Pseudolysimachium* Koch рода *Veronica* (Серебрякова, Кагарлицкая, 1972) отмечено две группы видов. *V. longifolia* L. и ряд

более близких к ней видов (*V. spuria* L., *V. linariifolia* Pall., *V. dahurica* Stev., *V. pinnata* L.) — типично длиннопобеговые, относятся ко II модели побегообразования. *V. spicata* L. и *V. incana* L. характеризуются полурозеточными ди-, полициклическими побегами и имеют большой жизненный цикл I модели. Однако в отличие от *Adonis* и *Aconitum* на ранних фазах развития длиннопобеговых видов *Veronica* не наблюдается никаких атактистических явлений, которые заставили бы предположить их производность от полурозеточных. Наоборот, главный побег степной группы видов имеет тенденцию к удлинению междоузлий, хотя бы незначительному, а сучивание листьев на нем носит характер поздней «верхнерозеточности»; ось розеточной части побега не утолщена. В то же время убедительных онтогенетических доказательств происхождения полурозеточных побегов от удлинненных моноциклических тоже нет.

Гораздо более правдоподобным представляется выведение обеих моделей трав от исходной формы длиннопобеговых кустарников с полициклическими побегами, в одном случае через резкое сокращение малого цикла побегов с сохранением удлинненных междоузлий, в другом — через сохранение полициклическости побегов путем укорочения междоузлий и усиления геофилии. Таким образом, для рода, где имеются анцестральные кустарниковые формы (Еленевский, 1973, 1975), выявляются два возможных модуса превращения кустарников в травы. В семействе лютиковых ничего подобного не могло быть, так как вся эволюция, видимо, шла исключительно на уровне трав.

III модель в некоторых случаях может быть производной от I. Начальные этапы подобной дифференциации можно видеть, например, у *Festuca sylvatica* Vill. (Серебрякова, 1971а), где розеточные вегетативные побеги часто имеют недоразвитый зачаток соцветия на верхушке, а пазушные безрозеточные остаются в качестве единственных плодущих. Сходная же модель у *Carex pilosa*, но следов недоразвитого соцветия уже нет. В обоих случаях верхушечная меристема специализированного вегетативного побега замирает очень быстро и не обеспечивает «поликарпичности».

Во всех описанных примерах видно, что основным элементом, подающим перестройку, оказывается малый цикл. Именно в нем часто происходят аббревиации и девиации и наблюдаются явления, которые можно отнести к категории неотенических. Как известно, неотении придается особое значение в эволюции цветковых (Тахтаджян, 1964). В большом жизненном цикле перестройки, как правило, не имеют характера неотенических (за исключением модуса возникновения однолетних). Тем не менее ранние базальные девиации могут изменять и тип побегов и характер их систем.

Однотипные во взрослом состоянии структуры побегов в разных таксонах могут иметь разную природу и разный генезис. Так, например, «выпадение» розеточной части побега, ведущее к его превращению в удлинненный безрозеточный, как мы видели, может происходить по крайней мере четырьмя путями: а) через превращение розеточных листьев в чешуи (как у *Adonis*), а среди лилейных — и в луковичу (например, у *Fritillaria*—Гомозова, 1974); б) через ускорение темпа развития побега и действительное растяжение розеточной части вставочным ростом (как у *Aconitum*); в) путем дифференциации побегов в системе, когда главный цветonos на конце розеточного побега не образуются, а боковые параклады, не имеющие зоны возобновления, остаются в качестве удлинненных генеративных побегов (как у *Festuca syl-*

vatica); г) путем настоящей «тотальной» неотении (образование безрозеточных яровых однолетников, например у некоторых видов *Salvia*).

Все это не исключает возможности в других таксонах возникновения полурозеточных побегов из удлинненных, но это нельзя называть «обратной эволюцией». Во всех случаях эволюция отдельных морфологических признаков в пределах таксона следует правилу, сформулированному Стеббинсом (Stebbins, 1967): «evolution along the line of the least resistance» — «эволюция по линии наименьшего сопротивления». Уже приобретенные признаки при изменении условий, даже в сторону прежних исходных, не возвращаются вспять; на их базе возникают новые перестройки, приводящие лишь к конвергентному сходству с первоначальными признаками.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р. П., Пустовойтова В. И. 1973. Морфолого-анатомическое исследование *Ranunculus repens* L. и *R. reptans* в процессе их индивидуального развития. — «Вестн. Моск. ун-та, сер. биол.», № 6.
- Барыкина Р. П., Гуланян Т. А. 1974. Морфолого-анатомическое исследование *Hepatica nobilis* Garsault. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 79, вып. 2.
- Барыкина Р. П., Гуланян Т. А., Чубатова Н. В. 1976. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секции *Lycostomum* DC. в онтогенезе. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 81, вып. 1.
- Барыкина Р. П., Гуланян Т. А., Чубатова Н. В. 1977. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секций *Aconitum* и *Anthora* DC. в онтогенезе. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 82, вып. 1.
- Былова А. М. 1968. Онтогенез и возрастные группы василька шероховатого (*Centaurea scabiosa* L.). — В кн.: Вопр. морфогенеза цветк. раст. и строение их популяций. М.
- Былова А. М. 1974. Свербига восточная. — В кн.: Биол. флора Моск. обл., вып. 1. Изд-во МГУ.
- Былова А. М. 1976. Василек шероховатый. — В кн.: Биол. флора Моск. обл., вып. 3. Изд-во МГУ.
- Ворошилов В. Н., Скворцов А. К., Тихомиров В. Н. 1966. Определитель растений Московской области. М.
- Гатцук Л. Е. 1974а. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 79, вып. 1.
- Гатцук Л. Е. 1974б. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 79, вып. 3.
- Гатцук Л. Е. 1976. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения. — «Тр. МОИП», т. 42.
- Голубев В. Н. 1960. К вопросу о классификации жизненных форм. — «Тр. Центр. Черноз. заповедн. им. В. В. Алехина», вып. 6. Курск.
- Голубев В. Н. 1965. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.
- Голубев В. Н. 1976. Некоторые вопросы филоморфогенеза древесных и травянистых жизненных форм покрытосеменных. — «Бот. журн.», т. 61, № 12.
- Гомозова И. В. 1974. Сравнительное изучение малых жизненных циклов рябчика Радде (*Fritillaria raddeana* Rgl.) и рябчика широколистного (*F. latifolia* Willd.). — «Биол. науки», № 5.
- Гуленкова М. А. 1974а. Становление жизненной формы *Lathyrus pannonicus* (Kraemer) Garcke в онтогенезе. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 79, вып. 4.
- Гуленкова М. А. 1974б. Сочевичник весенний. — В кн.: Биол. флора Моск. обл., вып. 1. Изд-во МГУ.
- Дорохина Л. Н. 1969а. Жизненные формы и эволюционные отношения в подроде *Dracunculus* Bess. рода *Artemisia* L. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 74, вып. 2.
- Дорохина Л. Н. 1969б. Морфогенез жизненной формы травянистого многолетника у лесной полыни (*Artemisia silvatica* Max.). — «Биол. науки», № 10.
- Еленевский А. Г. 1973. Происхождение и развитие рода *Veronica* L. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 78, вып. 1.
- Еленевский А. Г. 1975. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. Автореф. докт. дис. М.
- Ермакова И. М. 1976. Овсяница луговая. — В кн.: Биол. флора Моск. обл., вып. 3. Изд-во МГУ.

- Жукова Л. А. 1976. Луговик дернистый (щучка). — В кн.: «Биол. флора Моск. обл.», вып. 3. Изд-во МГУ.
- Исайкина А. П. 1974. Цмин песчаный. — В кн.: Биол. флора Моск. обл., вып. 1. Изд-во МГУ.
- Крылова И. Л. 1974. Ландыш майский. — В кн.: Биол. флора Моск. обл., вып. 1. Изд-во МГУ.
- Левина Р. Е. 1974. О соотношении морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 79, вып. 1.
- Левченко М. Ф. 1974. Жизненный цикл чистотела *Chelidonium majus* L. — «Бот. журн.», т. 59, № 1.
- Литвиненко О. И. 1977. Морфогенез и эволюционные взаимоотношения жизненных форм некоторых видов рода *Aconitum* L. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 82, вып. 4.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. 1977. Структура и морфогенез кустарников. М.
- Михайлова Т. Д. 1970. Биоморфологические особенности *Astragalus glycyphyllos* L. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 75, вып. 5.
- Михайлова Т. Д. 1971. Некоторые пути эколого-морфологической специализации побегов травянистых астрагалов в связи с их эволюцией. — В кн.: 4-е Моск. совещ. по филогении растений. Тез. докл., т. 1. Изд-во МГУ.
- Мусина Л. С. 1975. Онтогенез и возрастные особенности *Achyrophorus maculatus* (L.) Scop. (о партикуляции). — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 80, вып. 4.
- Мусина Л. С. 1976. Побегообразование и становление жизненной формы некоторых розеткообразующих трав. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 81, вып. 6.
- Нухимовский Е. Л. 1969. О термине и понятии «каудекс». Сообщение 2. Современное состояние вопроса. — «Вестн. Моск. ун-та, сер. биол.», № 1.
- Нухимовский Е. Л. 1970. Структурная организация и морфогенез некоторых семенных растений. Автореф. канд. дис. М.
- Нухимовский Е. Л. 1971. Осевая и побеговая системы семенных растений. — «Известия ТСХА», вып. 1.
- Нухимовский Е. Л. 1973. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение». — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 78, вып. 5.
- Первухина Н. В. 1970. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.
- Петухова Л. В. 1977. Онтогенез и структура побегов манжетки пастушьей (*Alchimilla pastoralis* Buser). — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 81, вып. 3.
- Писковацкова Н. П. 1972. Возрастные состояния колокольчика сборного. — «Биол. науки», № 8.
- Попов М. Г. 1948. Род *Erigeron* в горах Средней Азии. — «Тр. БИН АН СССР», сер. 1, вып. 7, М.—Л.
- Пошкурлат А. П. 1969. Развитие подземных органов виргинильных растений горичвета весеннего. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 74, вып. 5.
- Пошкурлат А. П. 1973. Горичветы СССР. Докт. дис. М.
- Пошкурлат А. П. 1975. Большой жизненный цикл горичвета весеннего. — «Раст. ресурсы», т. 11.
- Сацыперова И. Ф. 1975. Борщевик сибирский. — В кн.: Биол. флора Моск. обл., вып. 2. Изд-во МГУ.
- Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.
- Серебряков И. Г. 1959. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. — «Учен. зап. МГПИИ им. В. П. Потемкина», т. 100, каф. ботаники, вып. 5.
- Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. 1965. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 70, вып. 2.
- Серебрякова Т. И. 1967. Типы побегов и эволюция жизненных форм в семействе злаков. — «Биол. науки», № 2.
- Серебрякова Т. И. 1971а. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.
- Серебрякова Т. И. 1971б. Типы большого жизненного цикла и структура надземных побегов у цветковых растений. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 76, вып. 1.
- Серебрякова Т. И. 1973. К вопросу об эволюционных взаимоотношениях древесных и травянистых жизненных форм цветковых растений. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 78, вып. 3.
- Серебрякова Т. И., Кагарлицкая Т. Н. 1972. Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции *Pseudolysimachium* Koch. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 77, вып. 6.
- Серебрякова Т. И., Полынцева Н. А. 1974. Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде *Aconitum* L. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 79, вып. 6.

- Смирнова Е. С. 1968. Признаки строения вегетативной сферы тропических и субтропических однодольных растений. — «Журн. общ. биологии», т. 29, № 6.
- Смирнова Е. С. 1969. Типы морфологического строения вегетативной сферы. — В кн.: Тропич. и субтропич. растения (фонды ГБС). М.
- Смирнова Е. С. 1970. Морфологические типы многолетних цветковых растений тропиков и субтропиков. — «Журн. общ. биологии», т. 31, № 5.
- Смирнова Е. С. 1974. Морфологические типы и формирование облика растений. — «Бюл. ГБС», вып. 93.
- Смирнова Е. С. 1976. Классификация морфологических типов цветковых растений. — В кн.: Тропич. и субтропич. растения. М.
- Смирнова О. В., Торопова Н. А. 1972. Большой жизненный цикл *Galeobdolon luteum* Huds. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 77, вып. 1.
- Смирнова О. В., Торопова Н. А. 1975. Пролесник многолетний. — В кн.: Биол. флора Моск. обл., вып. 2. Изд-во МГУ.
- Смирнова О. В., Торопова Н. А. 1976. Зеленчук желтый. — В кн.: Биол. флора Моск. обл., вып. 3. Изд-во МГУ.
- Тахтаджян А. Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л.
- Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.—Л.
- Тихонова В. Л. 1974. Лапчатка прямостоячая. — В кн.: Биол. флора Моск. обл., вып. 1. Изд-во МГУ.
- Трулевич Н. В. 1970. Морфологические особенности *Adonis chrysocyathus*. — «Бюл. ГБС», вып. 75.
- Трулевич Н. В. 1974. Возрастные особенности адониса золотистого. — «Бюл. ГБС», вып. 93.
- Шик М. М. 1953. Сезонное развитие травяного покрова дубравы. — «Учен. зап. МГПИИ им. В. И. Ленина», т. 73, каф. ботаники, вып. 2.
- Bell A. D. 1974. Rhizome organization in relation to vegetative spread in *Medeola virginiana*. — «J. Arnold Arboretum», vol. 55, N 3.
- Gatsuk L. E. 1975. Hierarchic system of shoot body units in seed plants. — В кн.: XII Междунар. бот. конгресс. Тез. докл., т. 1. Л.
- Hagemann W. 1973. The organization of shoot development. — «Rev. biol.», vol. 9, N 1—4.
- Hagemann W. 1975. Eine mögliche Strategie der vergleichenden Morphologie zur phylogenetischen Rekonstruktionen. — «Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr.», Bd 96, N 1—4.
- Hallé F. 1975. The concept of architectural models in vascular plants. — В кн.: XII Междунар. бот. конгресс. Тез. докл., т. 1. Л.
- Hallé F., Oldeman R. A. A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris.
- Jong K., Britt B. L. 1975. The evolution of morphological novelty exemplified in the growth patterns of some Gesneriaceae. — «New Phytologist», vol. 75, N 2.
- Levina R. E. 1975. Relative independence of morphogenesis in evolution. — В кн.: XII Междунар. бот. конгресс. Тез. докл., т. 1. Л.
- Meusel H., Kästner A. 1974. Zur Wuchsform einiger Veilchenarten. — «Phyton», vol. 16, fasc. 1—4.
- Meyen S. V. 1973. Plant morphology in its nomothetical aspects. — «Bot. Rev.», vol. 39, N 3.
- Sattler R. 1973. Organogenesis in flowers: a photographic textatlas. Toronto Univ. Press.
- Sattler R. 1974a. A new conception of shoot of higher plants. — «J. Theor. Biol.», vol. 47, N 2.
- Sattler R. 1974b. A new approach to gynoecial morphology. — «Phytomorphology», vol. 24, N 1—2.
- Serebryakova T. I. 1975. Modes of evolutionary transformation of life forms in different taxa. — В кн.: XII Междунар. бот. конгресс. Тез. докл., т. 1. Л.
- Stebbins G. L. 1967. Adaptive radiation and trends of evolution in higher plants. — «Evolutionary Biology», vol. 1. N. Y.
- Troll W. 1954. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Bd 1, Jena.
- Troll W. 1964. Die Infloreszenzen, Bd 1, Jena.
- Warming E. 1918. Om Jordudlobere. — «Kgl. Dansk. Videnskab. Selskabs. Skrifter», Attende Raekke, t. 8 (Naturvid. og Mathem.), II. Kbhvn.
- Weberling F. 1975. Über die Beziehungen zwischen Scheidenlappen und Stipeln. — «Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr.», Bd 96, N 1—4.

ON THE BASIC «ARCHITECTURAL MODELS» OF HERBACEOUS PERENNIALS AND THE MODES OF THEIR TRANSFORMATION

T. I. Serebryakova

Summary

Three basic «architectural models» of perennial herbs are described, occurring in different taxons and reflecting the different ways in which the systems of shoots are formed during the ontogenesis. On the basis of one and the same model diverse life forms may develop. It is suggested that during the evolution of some herbaceous genera (e. g. *Adonis*, *Aconitum*) changeovers took place from one model to another as evidenced by certain features of their ontogenesis. Different modes of transformation of shoot types and systems are considered. Adult shoots (rosetted or rosetteless), similar in the adult state, may have a different origin in different taxons.

УДК 582.5/9

О ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ТЕОРИИ АГАМНО-ПОЛОВОГО КОМПЛЕКСА К СИСТЕМАТИКЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ РОДА *ALCHEMILLA* L.)¹

К. П. Глазунова

Род *Alchemilla* L. отличается своеобразной изменчивостью, создающей большие таксономические трудности. В качестве особых видов с биномиальными названиями описано уже несколько сотен не всегда четко различимых форм, встречающихся часто помногу на небольшой территории. Например, в Московской обл. насчитывается 27 видов² (Ворошилов и др., 1966; Тихомиров, 1969, 1972), в средней полосе европейской части СССР — 36 видов (Тихомиров, 1964, 1972), а во флоре Европы (Pawlowski, Walters, 1968) — около 300. Нередко до 10—15 видов обитают совместно на участке луга площадью в 100—300 м². Точное разграничение видов сопряжено здесь с большими трудностями. Кроме того, все исследователи единодушны в том, что существующие системы рода искусственны (Buser, 1892; Юзепчук, 1941; Rothmaler, 1962; и др.).

Своеобразие рода *Alchemilla* во многом определяется свойственным ему апомиктическим размножением. Считается, что у большинства видов европейских манжеток (кроме некоторых альпийских, размножающихся половым путем) апомиксис облигатный, а пыльца и пыльники недоразвиты (Комаров, 1940; Юзепчук, 1941; Тихомиров, 1969; Pawlowski, Walters, 1968; и др.). Предполагается, что амфимиктическое размножение у них отсутствует. Единицы, которые таксономически описываются как виды, считают клонами. Многие специалисты (Юзепчук, 1941; Тихомиров, 1967; 1969; Fröhner, 1975; и др.) отмечают, что эти «клональные» виды константны, морфологически отличны от других таких же единиц, имеют определенную экологию и ареал, что и дает основания в практической систематике описывать их как таксоны в ранге вида. Таким образом, и любая появившаяся в природе мутантная форма, более или менее широко расселившаяся или даже характе-

¹ Доложено на 5-м Московском совещании по филогении растений 21 декабря 1976 г.

² Кэйн (1958; Cain, 1954) предложил сохранить термин «вид» (species) для таксонов перекрестноразмножающихся организмов, а для апомиктически размножающихся использовать термин *agamosppecies* (агамный вид). В статье для краткости мы будем обычно использовать термин «вид».