

УДК 581.4 : 582.739

© З. В. Акулова, Т. В. Кузнецова, Д. Д. Соколов

О СТРОЕНИИ СОЦВЕТИЙ В РОДЕ *ANTHYLLIS*  
(*PAPILIONACEAE*, *LOTEAE*)Z. V. AKULOVA, T. V. KUZNETSOVA, D. D. SOKOLOFF. ON THE STRUCTURE OF INFLORESCENCES  
IN THE GENUS *ANTHYLLIS* (*PAPILIONACEAE*, *LOTEAE*)

Изучены особенности цветорасположения у всех 23 видов рода *Anthyllis*, а также для сравнения у представителей всех других родов трибы *Loteae*. Выявлены таксономически значимые признаки для подродов *Anthyllis*, а также секций в подроде *Barba-Jovis*.

Ключевые слова: соцветие, цветорасположение, цветonoс, *Anthyllis*.

Особенности цветорасположения традиционно используются в систематике трибы *Loteae* сем. *Papilionaceae*, причем они оказываются важными как при разграничении видов, родов и внутривидовых подразделений (Polhill, 1981; Акулова, 1985; Lassen, 1989; Тихомиров, Соколов, 1996; Крамина, Sokoloff, 1997), так и при решении вопроса об объеме самой трибы (Lassen, 1989; Tikhomirov, Sokoloff, 1996, 1997). В то же время специальных работ по морфологии соцветий *Loteae*, насколько нам известно, выполнено не было. Мы выбрали для исследования род *Anthyllis* — язвенник, поскольку по разнообразию вариантов цветорасположения он занимает исключительно место в трибе *Loteae*. *Anthyllis* — третий по величине род трибы, он содержит 23 вида, распространенных почти по всей Европе, в Восточной и Северной Африке (включая Мадейру), в Западной Азии, в том числе на Кавказе, и в Гималаях; наибольшее число видов сосредоточено в Западном Средиземноморье (Соколов, 1998).

В работе принята следующая система рода *Anthyllis* (Тихомиров, Соколов, 1996; Соколов, 1998).

*Anthyllis* L.Subgen. *Barba-Jovis* V. Tichom. et D. D. SokoloffSect. *Doryenioides* DC. emend. V. Tichom. et D. D. Sokoloff

*A. aegaea* Turrill, *A. barba-jovis* L., *A. aurea* Host, *A. ramburei* Boiss., *A. rupestris* Cosson, *A. polycephala* Desf., *A. podocephala* Boiss., *A. plumosa* Cullen ex Domínguez, *A. tejedensis* Boiss., *A. warnieri* Emberger, *A. onobrychioides* Cav.

Sect. *Aspalathoides* DC.*A. hermanniae* L., *A. hystrix* (Willk. ex Barc.) Cardona, Contandriopoulos et Sierra.Sect. *Sericeae* V. Tichom. et D. D. Sokoloff*A. lagascana* Benedí, *A. henoniana* CossonSect. *Oreanthyllis* Griseb.*A. montana* L.Subgen. *Cornicina* (DC.) Akulova ex V. Tichom. et D. D. Sokoloff*A. lotoides* L., *A. hamosa* Desf., *A. cornicina* L.Subgen. *Terniflora* V. Tichom. et D. D. Sokoloff*A. cytisoides* L., *A. terniflora* (Lag.) Pau

Основная цель работы состояла в более подробном морфологическом изучении особенностей цветорасположения, которые используют при выделении подродов и секций в пределах рода *Anthyllis*. Мы стремились также выявить новые таксономически значимые признаки, связанные со строением соцветий.

### Материал и методика

Результаты работы основаны на изучении гербарных коллекций, собственных сборов авторов и живых растений в природе и культуре. По материалам гербариев Е, К, КРАВГ, LE, ЛЕСВ, МНА, MW, P, PCU и YALT изучены особенности цветорасположения у всех видов рода *Anthyllis*, а также для сравнения у представителей всех других родов *Loteae* (с привлечением коллекций гербариев А, CAS, DS, GH, LL, TEX, US). Некоторые виды *Anthyllis*, *Lotus*, *Dorycnium*, *Coronilla*, *Securigera*, *Hippocrepis*, *Scorpiurus*, *Tripodion* и *Tetragonolobus* изучены в природе (в Европейской России, на Кавказе, в Испании) или выращены в Ботаническом саду Московского государственного университета (МГУ) и на опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в Отрадном. Собранные или выращенные авторами растения фиксировали в 70°-ном спирте или засушивали в виде гербарных образцов.

### Результаты

Соцветия язвенников характеризуются наиболее распространенным в сем. *Papilionaceae* общим планом строения. Флоральная единица у всех видов *Anthyllis*, как и у множества других мотыльковых, представляет собой двойную кисть.<sup>1</sup> Ниже флоральной единицы на цветоносном побеге у многих видов, особенно у *A. vulneraria* s. l., могут развиваться параклади (рис. 1, 3). Число паракладиев и число порядков их ветвления у видов *Anthyllis*, как и у других растений, являются наиболее изменчивыми параметрами структуры соцветия и сильно зависят от условий произрастания (Troll, 1964; Кузнецова, 1998), а поэтому в качестве таксономических признаков их использовать трудно.

Флоральные единицы видов *Anthyllis* можно разделить на 2 типа, различия между которыми связаны с характером расположения составляющих флоральную единицу элементарных соцветий — простых открытых кистей. Во флоральных единицах 1-го типа, которые характерны для *A. aurea* и *A. barba-jovis* (рис. 1, 1), главная ось заканчивается верхушечным элементарным соцветием.<sup>2</sup> Такие растения следует считать двухосными (Серебряков, 1952). Во флоральных единицах 2-го типа, которые отмечены у остальных видов рода, главная ось прекращает рост, не переходя к формированию верхушечного элементарного соцветия (рис. 1, 3). Такие растения следует считать трехосными.

В пределах рода *Anthyllis* можно выстроить следующий морфологический ряд, отражающий различия в структуре кроющих листьев элементарных соцветий.

1. Кроющий лист нижнего во флоральной единице элементарного соцветия перистосложный, не имеет качественных отличий от расположенных ниже

<sup>1</sup> Целесообразность использования термина «флоральная единица» показана в работе Т. В. Кузнецовой (1991). Отметим также, что из-за отсутствия другого подходящего термина мы используем здесь понятие «кисть» в широком смысле, понимая под ним не только собственно кисти, но также головки, зонтики и колосья.

<sup>2</sup> Эту флоральную единицу, строго говоря, можно было бы назвать плейохазием из кистей. По нашему мнению, в таких случаях удобнее говорить о закрытой кисти, а не о плейохазии (см.: Кузнецова и др., 1992).

него листьев главной оси (*A. aegaea*, *A. tejedensis*, *A. warnieri*, *A. cornicina*, *A. hamosa*, *A. lotoides*).

2. Кроющие листья всех элементарных соцветий пальчатосложные, а расположенные ниже них листья главной оси — перистосложные (*A. onobrychioides*, *A. rupestris*, *A. polycephala*, *A. podocephala*). Различия между вариантами 1 и 2 не имеют большого таксономического значения. У *A. barba-jovis*, *A. aurea*, *A. ramburei* и *A. plumosa* мы наблюдали оба варианта. Виды секций *Aspalathoides* и *Sericeae* трудно отнести к одному из двух вариантов: у этих растений все листья сложные, но число листочков невелико.

3. Кроющие листья элементарных соцветий простые, пальчатолопастные, а расположенные ниже них листья главной оси — сложные (*A. montana*, *A. vulneraria*, *A. lemniiana*). Этот вариант четко очерчен, а его признаки важны при обособлении подрода *Anthyllis* и секции *Oreanthyllis*.

В ряду 1—2—3 можно наблюдать увеличение целостности флоральной единицы. Помимо возрастающих структурных различий между кроющими листьями элементарных соцветий и прочими листьями на главном побеге можно отметить относительное увеличение длины главного междоузлия (междоузлия на главной оси, которое непосредственно предшествует флоральной единице), а также уменьшение длин междоузлий в пределах флоральной единицы. У видов группы 3 главное междоузлие — обычно самое длинное междоузлие на монокарпическом побеге. Если исходить из концепции псевдоциклов в эволюции соцветий (Кузнецова, 1998), соцветия видов

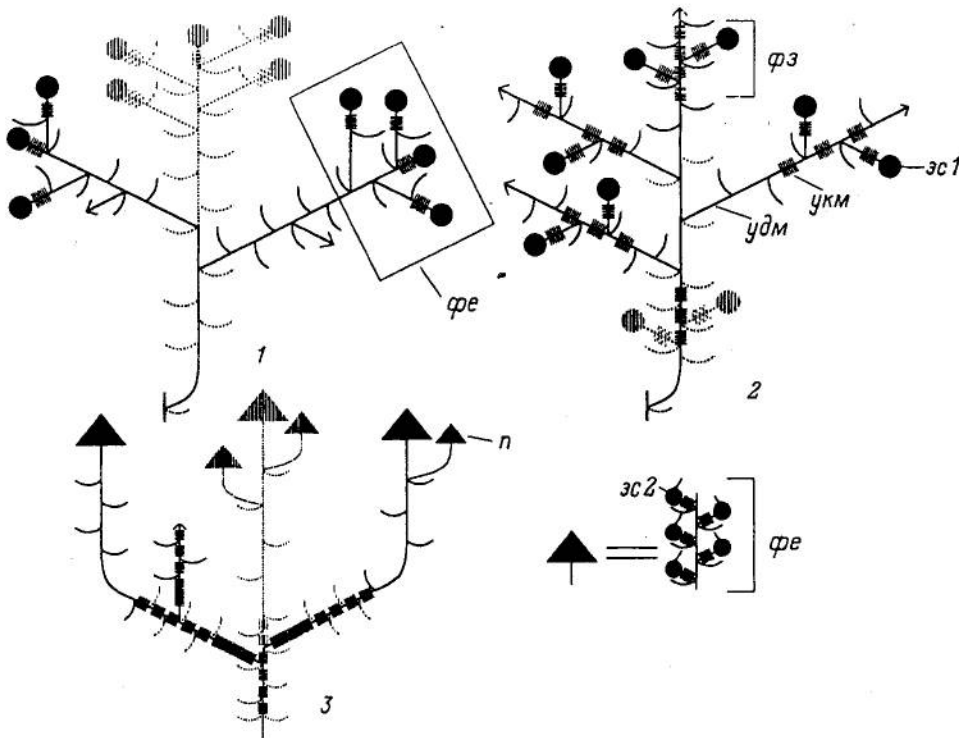


Рис. 1. Важнейшие типы цветорасположения и нарастания побегов в трибе *Loteae*.

1 — схема двухлетней системы побегов *Anthyllis barba-jovis* (двухосное растение с симподиальным нарастанием побегов); 2 — схема двухлетней системы побегов *Cytisopsis pseudocytisus* (трехосное растение с моноподиальным нарастанием побегов); 3 — схема системы побегов трехлетнего растения *Anthyllis vulneraria* s.l., один из вариантов (трехосное растение с симподиальным нарастанием побегов); в нижней части схемы показаны семядоли. п — параклайд, удм — удлиненное междоузлие, укм — укороченное междоузлие, фс — флоральная единица, фз — флоральная зона, эс1 — элементарное соцветие—головка, эс2 — элементарное соцветие—головка с зеленым листом (см. рис. 2, 7). Отмершие части показаны пунктиром.

группы 3 являются более специализированными, чем соцветия видов первой и второй групп.

4. Кроющие листья верхних элементарных соцветий простые, цельные и цельнокрайные, а остальные листья на главной оси состоят из 1—3(4) снабженных при основании сочленениями листочков (*A. terniflora*, *A. cytisoides*). Простые листья *A. cytisoides* отличаются от состоящих из одного листочка сложных листьев не только отсутствием сочленения, но и пластинкой с несколькими, а не единственной главными жилками.

По степени удлиненности междуузлий элементарные соцветия язвенников можно разделить на 2 типа. Кисти в узком смысле<sup>3</sup> характерны только для *A. cytisoides* и *A. terniflora* (рис. 2, 8). Нижние междуузлия на оси элементарного соцветия в этом случае удлиненные. Головки отмечены у всех остальных видов *Anthyllis* (и у всех остальных представителей трибы *Loteae*); все междуузлия на оси головки укороченные (рис. 2, 1—7). Мы придаем этому признаку большое значение, поскольку элементарные соцветия в виде кистей широко распространены среди представителей соседних в системе мотыльковых триб — *Galegeae* и *Hedysareae*. Виды с элементарными соцветиями—кистями целесообразно выделить в особый подрод *Terniflora* (Тихомиров, Соколов, 1998).

Кисти *A. cytisoides* и *A. terniflora* состоят из (4)6(8) цветков. Число цветков в головках варьирует в широких пределах — от 30 и более у *A. vulneraria* до 1 в некоторых соцветиях *A. hystrix* и *A. hermanniae*. 1-цветковые головки мы называем головками, а не кистями, поскольку нередко в составе одной флоральной единицы можно наблюдать как 3- и 2-цветковые головки, так и 1-цветковые элементарные соцветия.

В пределах трибы *Loteae*, как и во многих других группах мотыльковых, выявлена корреляция между строением прицветников (кроющих листьев цветков) и строением прилистников прочих листьев (Polhill, 1981; Kramina, Sokoloff, 1997). У язвенников с заметными прилистниками, а это большая часть видов рода, прилистники и прицветники похожи друг на друга и представлены небольшими (менее 1 мм дл.) более или менее шаровидными или несколько оттянутыми на верхушке темными железками. Иногда удается наблюдать полиморфизм в строении прицветников, например у *A. onobrychioides*, где в одной и той же головке могут присутствовать цельные, двухлопастные и трехлопастные прицветники. У *A. terniflora* в пределах одной кисти нередко одни прицветники цельные, а другие представлены парами свободных прилистников. Цельные и двураздельные прицветники мы наблюдали и у *A. lemnioides*. Таким образом, обычно в образовании прицветников участвуют в основном прилистники; изредка заметен и сильно редуцированный остаток пластинки. У *A. barba-jovis*, *A. aegaea*, *A. henoniana*, *A. lagascana* и *A. montana* все листья лишены заметных прилистников. Первые 2 вида, подобно другим язвенникам, имеют прицветники в виде темных железок. У *A. montana* прицветники представлены линейными, пленчатыми, прозрачными, только в верхней части нередко темными чешуйками, несущими иногда на верхушке пучок волосков. Наконец, у *A. henoniana* и *A. lagascana* заметные кроющие листья цветков отсутствуют.

Прицветники и цветки расположены в элементарном соцветии по густой спирали,<sup>4</sup> в то время как остальные листья у всех видов, кроме *A. terniflora*, *A. cytisoides* и отчасти *A. aurea*, расположены двурядно. Иное листорасположение в пределах элементарного соцветия говорит о значительной целостности этой структуры. Изменение характера листорасположения при переходе к элементарному соцветию отмечено у многих мотыльковых (Яковлев, 1991).

Прицветнички (предлистья на цветоножках) нам удалось наблюдать только на одном растении *A. rupestris* (Spain, Sierra de La Sagra, 10 VII 1953, J. Borja, s. n. —

<sup>3</sup> См. примеч. 1.

<sup>4</sup> Если головки малоцветковые, то цветки даже кажутся часто расположенными в одной мутовке (см. также: Velenovský, 1910).

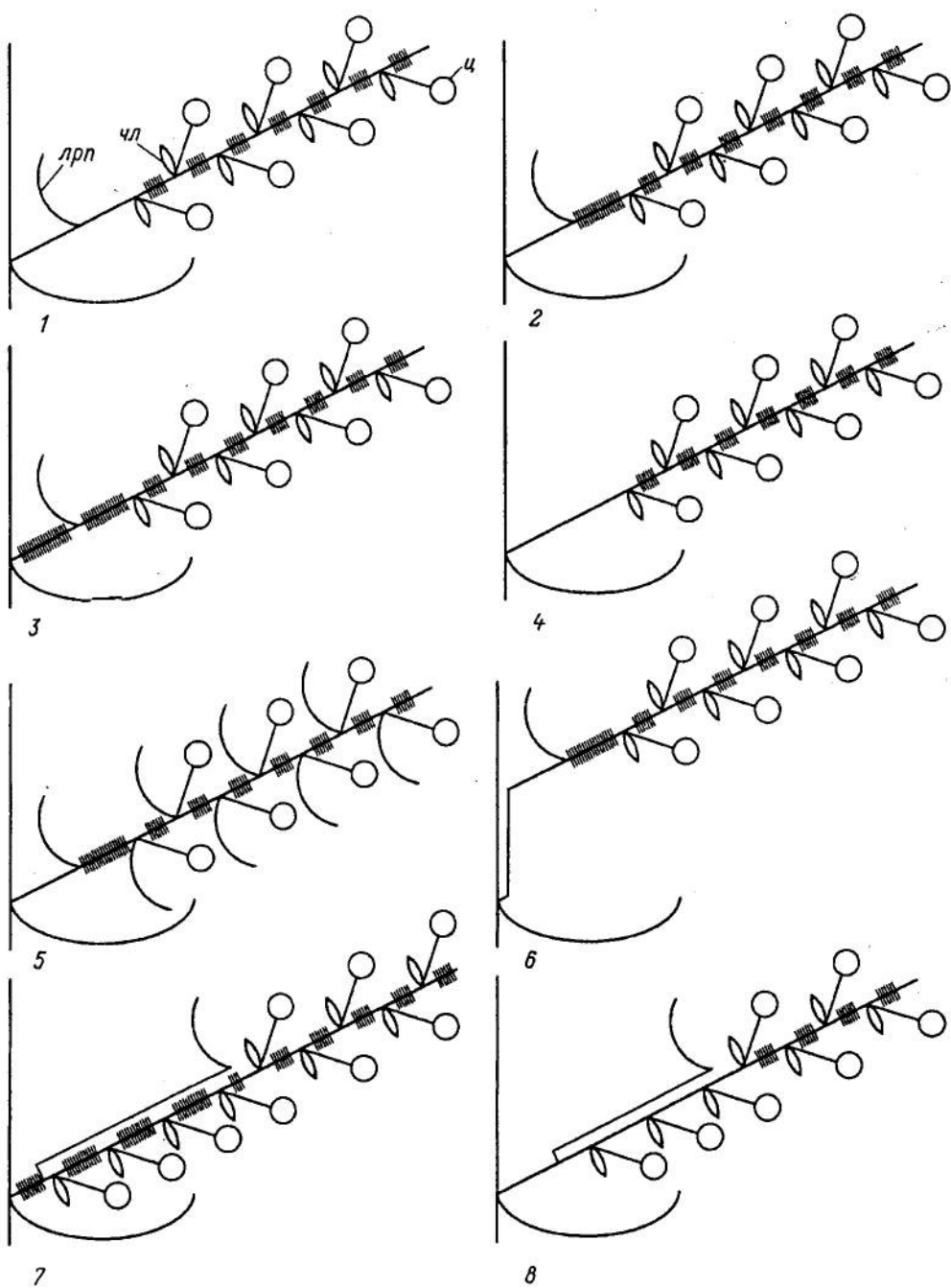


Рис. 2. Схемы строения пазушных цветоносов, несущих элементарное соцветие.

1 — большинство видов *Dorycnium*, некоторые виды *Hosackia*, *Lotus discolor* (p.p.), *Antopetitia abyssinica* (развитые у некоторых из этих таксонов прицветнички не показаны); 2 — *Anthyllis* subgen. *Cornicina*, большинство видов *Anthyllis* sect. *Dorycnioides*, большинство видов *Lotus*; 3 — *Anthyllis* sect. *Aspalathoides*, *A.* sect. *Oreanthyllis*; 4 — *Dorycnopsis*, *Securigera*, *Hippocrepis*; 5 — *Dorycnium sanguineum*; 6 — *Anthyllis aurea* (один из вариантов); 7 — *Anthyllis* subgen. *Anthyllis*; 8 — *Anthyllis* subgen. *Terniflora*. лрп — лист с развитой пластинкой, ц — цветок, чл — чешуевидный лист. Остальные обозначения, как на рис. 1. На этом и следующих рисунках число цветков показано условно — оно может варьировать в пределах таксона.

К), у остальных язвенников они не отмечены. Хотя наличие или отсутствие прицветничков нередко используют при выделении родов, подродов и секций бобовых (например, Geesink, 1984), в пределах трибы *Loteae* этот признак заметно изменчив и не имеет большого значения для систематики.

Несущие элементарные соцветия оси 2-го порядка во флоральной единице, которые мы далее для простоты будем называть цветоносами, имеют у язвенников, за редкими исключениями, один лист с развитой пластинкой (рис. 2, 2, 3, 6—8). Кроме этого листа на цветоносе расположены только чешуевидные прицветники. Характерная особенность листа с развитой пластинкой состоит в том, что он не несет в пазухе ни цветка, ни побега; по морфологии он похож на кроющий лист элементарного соцветия, но имеет в среднем меньшие размеры и меньшее число листочков или лопастей. Лист с развитой пластинкой на цветоносе или гомологичный ему чешуевидный лист, который похож на прицветник, но не несет в пазухе цветка (Kramina, Sokoloff, 1997), характерен и для многих других представителей *Loteae* (*Hosackia* Douglas ex Benth, *Ottleya* D. D. Sokoloff, *Kebirita* Kramina et D. D. Sokoloff, *Pseudolotus* Rech. f., *Dorycnium* Miller, *Lotus* L., *Tetragonolobus* Scop., *Acmispon* Rafin., *Syrmaticum* Vogel,<sup>5</sup> *Tripodion* Medik., *Hymenocarpos* Savi, *Antopetitia* A. Rich., *Hammatolobium* Fenzl, большинство видов *Ornithopus* L.). Мы считаем эту особенность важным признаком трибы *Loteae* в целом, несмотря на то что существует 7 родов трибы, у которых на цветоносе нет листьев, не несущих в пазухе цветков (например, рис. 2, 4). Дело в том, что наличие одного и только одного зеленого листа на цветоносе — весьма редкое среди бобовых явление.<sup>6</sup>

Наличие или отсутствие листа с развитой пластинкой на цветоносе — важный признак при обособлении от *Anthyllis* близкого рода *Dorycnopsis*, у представителей которого цветонос несет только чешуевидные прицветники (см.: Lassen, 1989; Tikhomirov, Sokoloff, 1997). Отметим, что один из видов *Dorycnopsis* — *D. gerardii* (L.) Boiss. — нередко включали в род *Anthyllis* и сближали с *A. onobrychioides* (de Candolle, 1825; Cullen, 1968). Указывали, что оба вида не имеют зеленого листа на цветоносе (Cullen, 1968). Наши наблюдения подтверждают данные O. de Bolòs, J. Vigo (1984) о том, что у *A. onobrychioides* цветонос всегда несет маленький зеленый лист.

У видов секции *Sericeae* нами были обнаружены как головки, имеющие при основании лист с развитой пластинкой, так и головки без такого листа. Найдены и цветоносы промежуточных типов: с небольшим листом при основании головки, с меленькой волосистой чешуйкой на его месте и т. д. В тех случаях, когда пластинка листа совсем не развита, часто удается обнаружить его основание в виде довольно широкой каймы. Мы считаем, что отсутствие в некоторых случаях зеленого листа на цветоносах *A. henoniana* и *A. lagascana* — явление явно вторичное и объяснимое: соцветие этих видов (в отличие от *Dorycnopsis*!) очень компактное, все междоузлия на цветоносе укорочены. Заметим, что редукция листа, не несущего в пазухе цветка, происходит в этом случае позже, чем редукция прицветников.

Лист с развитой пластинкой может иметь различное положение на цветоносе. У большинства видов *Anthyllis* он расположен при основании элементарного соцветия — головки (рис. 2, 2, 3, 6). Подобная ситуация характерна и для подавляющего большинства других представителей *Loteae*, имеющих зеленый лист на цветоносе.

<sup>5</sup> У *S. watsonii* (Vasey et Rose) Brand в отличие от видов *Anthyllis* в пазухе зеленого листа может развиваться элементарное соцветие или паракладий (но не цветок!).

<sup>6</sup> R. M. Polhill (1994) упомянул о том, что M. Lavin (неопубл. данные) предложил новую трактовку этой оригинальной структуры цветоноса большинства *Loteae*. По мнению M. Lavin, зеленый лист на цветоносе является на самом деле кроющим листом головки. Согласно этой гипотезе, цветонос *Loteae* несет не простую, а двойную головку, причем все пазушные простые головки в ней, кроме одной, в результате редукции отсутствуют. Большинство видов трибы оказываются тогда не трехосными, а четырехосными растениями. Наши данные не подтверждают, но и не опровергают гипотезу M. Lavin, и мы следуем в этой статье традиционной точке зрения ввиду ее большей простоты. Точка зрения M. Lavin может быть принята только в том случае, если будут найдены неизвестные нам пока факты, которые нельзя объяснить в рамках традиционной точки зрения.

Лишь у немногих видов трибы зеленый лист отделен от головки удлинённым междуузлем (*Antopetitia abyssinica* A. Rich., часть видов *Dorycnium* и *Hosackia*, часть образцов *L. discolor* E. Meyer и видов *Lotus* subgen. *Canaria* (Rikli) Gillett, — рис. 2, 1). У видов *Dorycnium* нередко на нижних цветоносах зелёный лист отделен от головки удлинённым междуузлем, а на верхних — укороченным, причем в пределах растения можно наблюдать все промежуточные варианты.

Необычное положение на цветоносе листа с развитой пластинкой характерно для 4 видов *Anthyllis* — *A. terniflora*, *A. cytisoides*, *A. vulneraria* s. l. и *A. lemniiana* (рис. 2, 7, 8). Лист с развитой пластинкой расположен у этих растений в верхней части элементарного соцветия и делит его на 2 части — проксимальную и дистальную. Проксимальная часть — односторонняя, поскольку цветки развиваются только на стороне, противоположащей листу с развитой пластинкой. Дистальная, меньшая часть соцветия имеет радиальную симметрию. У растений с элементарным соцветием в виде кисти (*A. cytisoides*, *A. terniflora*) междуузлия удлинены только в проксимальной части, в дистальной они укорочены. Положение листа с развитой пластинкой на цветоносе — важный таксономический признак в роде *Anthyllis*. *A. vulneraria* и *A. lemniiana* составляют типовой подрод, а *A. cytisoides* и *A. terniflora* выделены в подрод *Terniflora* (Тихомиров, Соколов, 1996).

Таксономическим признаком является и длина первого междуузлия на цветоносе (Акулова, 1985). Этот признак использован при выделении внутривидовых таксонов *Anthyllis* (Тихомиров, Соколов, 1996): для видов секции *Dorycnioides* (с оговоркой относительно *A. aurea*, — см. ниже) и подрода *Cornicina* характерно удлинённое первое междуузлие (рис. 2, 2); у видов секций *Aspalathoides*, *Sericeae* и *Oreanthyllis*, а также у представителей типового подрода оно укороченное (рис. 2, 3, 7). У видов подрода *Terniflora* первое видимое междуузлие может быть либо укороченным, либо удлинённым.

У *A. aurea* в отличие от всех остальных видов удлинённое первое междуузлие на нижних цветоносах флоральной единицы в большей или меньшей степени (иногда даже по всей длине) сростается с материнским побегом (рис. 2, б). Верхние пазушные головки расположены у этого вида на укороченных цветоносах в пазухах кроющих листьев, несущих 1—3 маленьких листочка или вовсе не имеющих пластинки и тогда очень похожих на прицветники. Междуузлия между нижними кроющими листьями головок удлинённые, а между верхними — укороченные. Таким образом, верхняя часть флоральной единицы *A. aurea* представляет собой компактную структуру, состоящую из верхушечной головки (см. выше) и нескольких вплотную прилегающих к ней пазушных головок. Встречаются и растения *A. aurea* с обедненными соцветиями, состоящими из одной верхушечной и одной пазушной головок на укороченном цветоносе. Верхушечная головка во всех исследованных соцветиях *A. aurea* по размеру и числу цветков заметно превышает верхнюю пазушную. У другого язвенника с двухосной флоральной единицей — *A. barba-jovis* — наблюдается обратное соотношение. Можно отметить и другое различие между этими видами. У *A. barba-jovis* при переходе к верхушечной головке листорасположение на главном побеге меняется резко, в то время как у *A. aurea* нередко угол расхождения кроющих листьев верхних пазушных головок постепенно приближается к углу расхождения прицветников. На наш взгляд, изложенные факты говорят о том, что у *A. aurea* имеет место «стирание границы» верхушечной головки.<sup>7</sup> Хотя с морфологической точки зрения это явление несомненно заслуживает внимания, мы не склонны придавать ему большого таксономического «веса».

<sup>7</sup> Говоря о «стирании границы», мы не вкладываем в эти слова эволюционного истолкования наблюдаемых фактов.

Полученные данные подтверждают, что в пределах рода *Anthyllis* существует значительное разнообразие вариантов цветорасположения и структура соцветий несет несколько существенных признаков, которые следует учитывать при разграничении подродов и секций (Тихомиров, Соколов, 1996). Важными признаками подродов являются тип элементарного соцветия (головка или кисть в узком понимании) и положение зеленого листа на цветоносе. При разграничении секций в подроде *Barba-Jovis* существенное значение имеют длина первого междоузлия на цветоносе и структура кроющих листьев элементарных соцветий.

Строение прицветников также является, по нашим данным, важным диагностическим признаком секций в подроде *Barba-Jovis*. Результаты изучения прицветников подтверждают выделение *A. henoniana* и *A. lagascana* в особую секцию *Sericeae* и перенос всех (за исключением *A. montana*) видов секции *Oreanthyllis* в секцию *Dorycnioides*. Это — таксономические решения, принятые на основании анализа других признаков (Тихомиров, Соколов, 1996). Ранее строение прицветников не использовали в систематике *Anthyllis*, вероятно, из-за путаницы в терминологии. Прицветниками (bracts) обычно называли (например, Cullen, 1976; Akeroyd, 1986) кроющий лист пазушного цветоноса и лист с развитой пластинкой на нем, который на самом деле никогда не несет у язвенников пазушного цветка. Естественно поэтому, что собственно кроющие листья цветков нередко ускользали от внимания систематиков.

Заслуживает внимания тот факт, что в пределах рода *Anthyllis* существуют как двухосные, так и трехосные растения. На обособленность по этому признаку *A. aurea* и *A. barba-jovis* от других язвенников, насколько нам известно, исследователи ранее не указывали.

Хотя внимание к различиям в осях оказалось весьма перспективным при изучении ряда групп растений (Серебряков, 1952; Нотов, 1993, и др.), в пределах рода *Anthyllis* таксономическая значимость этого признака, на наш взгляд, невелика. Достаточно отметить, что у исключительно близкого к *A. barba-jovis* вида *A. aegaea*, как показало изучение типового материала (К), верхушечное элементарное соцветие отсутствует.

Завершая обсуждение таксономической значимости отдельных признаков, заметим, что особенности цветорасположения, важные при разграничении подродов и секций, связаны в основном со строением элементарных соцветий и несущих их пазушных цветоносов. С этими же структурами связаны и важнейшие признаки рода *Anthyllis* и даже трибы *Loteae* в целом (наличие зеленого листа на цветоносе и полностью укороченных междоузлий в элементарном соцветии<sup>8</sup>). Некоторые особенности структуры флоральной единицы как таковой, по-видимому, устойчивы в пределах вида (например, наличие или отсутствие верхушечной головки). Наконец, степень развития паракладиев зачастую сильно изменчива в пределах вида и не может быть признана существенным таксономическим признаком. Структура соцветий, как известно, иерархична, и элементы низкого порядка характеризуются в ней наибольшей консервативностью (см.: Кузнецова, 1998). Элементарные соцветия, как элементы самого низкого порядка, несут поэтому наибольшее число таксономически значимых особенностей.

Два связанных с рассматриваемой проблемой вопроса заслуживают, на наш взгляд, более подробного обсуждения: во-первых, эволюционные взаимоотношения между двухосными и трехосными формами и, во-вторых, морфологическая природа зеленого листа на цветоносе.

Мы уже указывали, что некоторые различия в структуре флоральных единиц язвенников удобно интерпретировать с точки зрения концепции псевдоциклов (см.: Кузнецова, 1991, 1998). Кажется естественным исходить из концепции псевдоциклов

<sup>8</sup> Последний признак особенно важен при отграничении трибы *Loteae* от соседних триб *Galegeae* и *Hedysareae*. Даже у видов подрода *Terniflora* верхние прицветники в кисти разделены укороченными междоузлиями.



и при анализе взаимоотношений двухосных и трехосных форм. Эта концепция недвусмысленно указывает на примитивность двухосных (рис. 1, 1) и производность трехосных (рис. 1, 3) растений: в ходе псевдоцикла происходит редукция верхушечного элемента соцветия, в нашем случае — верхушечной головки. На этом заключении можно было бы поставить точку, если бы не сравнение видов *Anthyllis* с другими представителями *Loteae*. Остальные виды трибы, насколько позволяет судить их выборочное изучение, являются трехосными растениями. Более того, у немногих представителей трибы двойная кисть (опять же в широком смысле слова кисть) является интеркалярной, а не верхушечной; такую двойную кисть следует рассматривать уже не как флоральную единицу, а как флоральную зону на скелетном моноподиальном побеге (рис. 1, 2). Трехосными моноподиально нарастающими формами являются, в частности, оба вида *Cytisopsis*, некоторые растения *Hammatolobium lotoides* Fenzl и *Hippocrepis emerus* (L.) Lassen s. l. (см.: Голубев, 1984; Tikhomirov, Sokoloff, 1996; Соколов, 1997).

Моноподиально и симподиально нарастающие трехосные формы связаны переходами, что можно наблюдать, например, в роде *Hammatolobium* (Tikhomirov, Sokoloff, 1996). У *Hippocrepis emerus* s. l. тип нарастания побегов является нестабильным (Голубев, 1984). Напрашивается вывод, что в упомянутых группах *Loteae* имел место переход от интеркалярных соцветий к псевдотерминальным, который описан в ряде таксонов *Papilionaceae* (Кузнецова, 1998), а формы с моноподиальным нарастанием являются первичными. Учитывая, что триба *Loteae* представляется нам весьма естественной и ясно очерченной группой, в этом случае необходимо будет признать производный характер трехосных растений и возможность возникновения верхушечной головки у *Anthyllis aurea* и *A. barba-jovis* de novo.

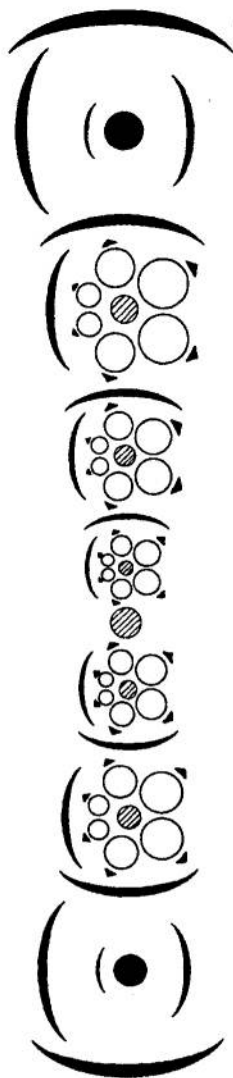
Таким образом, наши данные не позволяют доказать первичный или производный характер весьма редких в трибе *Loteae* трехосных флоральных единиц. Примечательно, что ничего не дает в этом отношении анализ цветорасположения в трибе *Galegeae*, с которой принято связывать происхождение *Loteae* (Polhill, 1981). В пределах *Galegeae* существует тот же набор форм, что и в трибе *Loteae*: решительно преобладают трехосные растения, среди которых есть формы как с симподиальным, так и моноподиальным нарастанием; отмечены и двухосные растения (например, *Galega*), но они редки.

Рассмотрим вопрос о морфологической природе зеленого листа на цветоносе язвенников. Мы считаем, что лист с развитой пластинкой, расположенный у *Anthyllis vulneraria*, *A. lemniiana*, *A. terniflora* и *A. cytisoides* в средней или верхней части элементарного соцветия, гомологичен зеленому листу при основании головки (или на удлиненной части цветоноса) у других представителей *Loteae*. Гомология этих структур подтверждается, в частности, односторонним цветорасположением в проксимальной части элементарного соцветия у видов subgen. *Anthyllis* и subgen. *Terniflora*. Типичным для рода *Anthyllis* является положение зеленого листа при основании головки. У 4 рассматриваемых видов произошло его смещение из обычного положения в верхнюю или среднюю часть элементарного соцветия. Именно вдоль «траектории» этого смещения в соцветии не развиваются цветки, за счет чего и возникает его односторонность (рис. 2, 7, 8). В пользу гомологии рассматриваемых листьев говорит и их значительное морфологическое сходство. Достаточно сравнить пальчатолопастный лист при основании головки у *Anthyllis montana* и точно такой же пальчатолопастный лист в средней части головки *A. vulneraria* и *A. lemniiana*. Отметим также, что у представителей *Loteae* в пазухе листьев с развитой пластинкой независимо от их положения на цветоносе не развивается цветок. Исключения составляют только *Dorycnium sanguineum* Vural с зелеными ланцетными прицветниками и *Lotus larius* Rech. f. et al., у которого прицветники иногда несут маленькую шиловидную пластинку. Впрочем, у этих 2 видов при основании головки расположен зеленый лист с пазухой, не занятой цветком.

Наконец, лист, не несущий в пазухе цветка, всегда ориентирован в трансверсальной плоскости. Можно наблюдать даже более общую закономерность. Как видно из

Рис. 3. Диаграмма флоральной единицы и двух нижележащих междоузлий на главной оси у *Anthyllis* subgen. *Cornicina*, большинства видов *Anthyllis* subgen. *Barba-Jovis* и рода *Lotus*.

Дугами обозначены листья с развитыми пластинками, треугольниками — чешуевидные прицветники, белыми кругами — цветки, заштрихованными кругами — закончившие рост оси, черными кругами — оси, продолжающие рост.



диаграммы на рис. 3, первые листья на всех боковых ветвях (как вегетативных, так и генеративных) обращены к одной и той же стороне материнского побега (на нашей диаграмме это левая сторона). Таким образом, каждый двурядный побег является в сущности дорзивентральным. Поэтому, изучив единственную пазушную ветвь, расположенную, например, в нижней части материнского побега, можно обычно предсказать положение первых листьев на всех остальных ветвях. Основываясь на этом критерии, мы убедились на собранном в Средней России большом материале по *Anthyllis vulneraria*, что зеленый лист в средней части головки всегда ориентирован именно так, как должен быть ориентирован первый лист на побеге. Напротив, самый нижний цветок в головке всегда расположен так, что его кроющий лист, согласно выявленной закономерности, никак не может быть первым листом на цветоносе.

Итак, мы считаем, что у представителей *Loteae* лист с развитой пластинкой на цветоносе (учитывая оговорки относительно *Dorycnium sanguineum* и *Lotus laticus*) с морфологической точки зрения всегда является первым развитым листом на этом побеге. Более того, этот лист, по нашему мнению, представляет собой один из предлистьев пазушного побега, несущего элементарное соцветие.

Важнейшим доводом в пользу того, что у представителей *Anthyllis*, *Lotus* и близких родов лист с развитой пластинкой является единственным предлистом побега, несущего элементарное соцветие (цветоноса), мы считаем строение соцветий *Anthyllis barba-jovis* и *A. aurea*. У этих видов в отличие от остальных представителей трибы развиты верхушечные головки. Верхушечная головка не имеет при основании зеленого листа без цветка или почки в пазухе. Следовательно, лист с развитой пластинкой на цветоносе не относится к элементарному соцветию. Мы вправе поэтому считать его листом, присущим цветоносу как пазушному побегу, т. е. предлистом.

Таким образом, у видов *Anthyllis*, как и у многих других *Loteae* в отличие от большинства двудольных растений морфологически выражен только один предлист. Необычно и то, что предлистья в области соцветия в этой группе являются единственными зелеными листьями на боковых побегах, в то время как у большинства растений они, если отличаются от других листьев, имеют меньший размер и часто чешуевидные (Eames, 1961, и др.). Кроме того, у некоторых видов *Anthyllis* в области соцветия предлист имеет противоположное (хотя и объяснимое) положение в верхней части, а не при основании побега.

Единственный предлист является, конечно, редкостью для двудольных, однако его положение на побеге — в трансверсальной плоскости — вполне типичное (рис. 3).

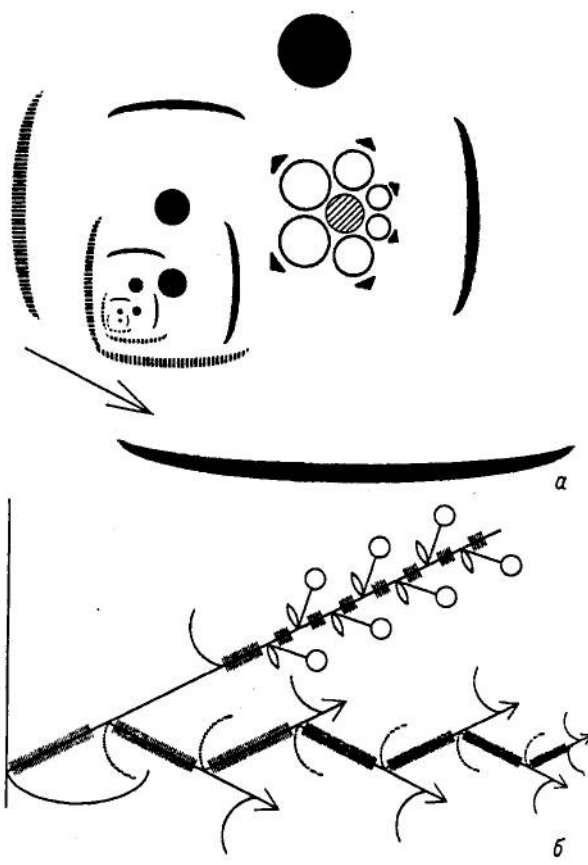


Рис. 4. Диаграмма (а) и схема (б), объясняющие возможную редукцию одного из предлистьев на цветоносе у видов *Anthyllis* и близких родов, с точки зрения гипотезы М. А. Гуленковой (1974) о природе сериальных почек у бобовых. Изображен вариант строения цветоноса, характерный для *Anthyllis* subgen. *Cornicina*, большинства видов *Anthyllis* subgen. *Barba-Jovis* и рода *Lotus*.

Редуцированные предлистья показаны пунктиром. Стрелкой на диаграмме обозначено направление, в котором должна «повернуться» группа почек, чтобы занять медиальное положение, которое она в действительности имеет. Остальные обозначения, как на рис. 1—3. Порядок распускания цветков показан только на диаграмме. Далеко не всегда сериальных почек развивается так много, как показано на этом рисунке.

Мы предполагаем, что один из двух предлистьев у представителей *Loteae* редуцирован. Случаи редукции одного из предлистьев у двудольных описаны в литературе (например, Troll, 1957). Одно из возможных объяснений редукции предлиста у представителей *Loteae* (и ряда других мотыльковых) может быть предложено на основании данных М. А. Гуленковой (1974). По мнению Гуленковой (1974), характерная для ряда бобовых растений нисходящая серия почек является, по-видимому, укороченной системой симподиально нарастающих побегов. Если это так, то следует предположить наличие редуцированного первого листа на боковом побеге, в пазухе которого закладывается следующая «сериальная» почка. По своему положению этот лист как раз соответствует «недостающему» предлисту (рис. 4).

Некоторые данные говорят, однако, и в пользу того, что редукция одного из предлистьев не связана с эволюционным становлением сериальных почек. В частности, у видов *Glycyrrhiza* (триба *Galegeae*), по нашим данным, первые 2 листа на вегетативных побегах, хотя и не отличаются по морфологии от остальных листьев, расположены иногда супротивно. При этом у *Glycyrrhiza* присутствуют сериальные почки. У некоторых представителей *Mimosaceae*, несмотря на сериальное расположение почек, каждый побег имеет 2 чешуевидных предлиста (см. Vele-

povský, 1907), и этот факт трудно объяснить с точки зрения гипотезы Гуленковой (1974).

Отметим также, что у *Lotus corniculatus* L. s. l. и *Anthyllis vulneraria* s. l. при изучении большого материала в поле можно найти цветоносы с двумя (а не одним) зелеными листьями. Впрочем, значение последнего факта, видимо, не стоит переоценивать. Дело в том, что необычное строение имеют, как правило, нижние головки во флоральной единице. В некоторых случаях их можно трактовать как результат «размывания границы» флоральной единицы и «гибридизации программ развития» элементарного соцветия и паракладия (о подобных явлениях см.: Лодкина, 1983).

Итак, «проблема второго предлиста» у видов *Anthyllis* вряд ли имеет определенное решение. Не исключено, что сама постановка вопроса о «поиске следов» второго предлиста не вполне корректна, как некорректны вообще поиски эволюционных путей отдельных метамеров в слабо интегрированной модульной структуре.

«Перемещение» предлиста в среднюю или верхнюю часть элементарного соцветия служит, как уже отмечено, причиной дорсивентральности головок и кистей. При более внимательном рассмотрении менее резко выраженную дорсивентральность можно обнаружить и у тех представителей *Loteae*, которые имеют предлист в «нормальном» положении. Выражается она в небольших отклонениях от акропетального порядка распускания цветков в элементарном соцветии: те из них, которые расположены рядом с предлистом, зацветают позже. Более того, по данным J. Velepovský (1910), опережающее распускание цветков на одной стороне головки выражено даже у видов *Loteae* s. l., не имеющих зеленого листа на цветоносе.

Дорсивентральные элементарные соцветия широко распространены в сем. *Papilionaceae* (Goebel, 1928; Weberling, 1989). Дорсивентральность связана, по мнению Weberling (1989), с тем, что цветки развиваются в основном или только на абаксимальной стороне элементарного соцветия. Общей особенностью дорсивентральных элементарных соцветий в трибе *Loteae* является то, что плоскость их симметрии ориентирована не медиально, а трансверсально.

### Выводы

1. Наиболее таксономически значимые особенности цветорасположения связаны в роде *Anthyllis* со строением элементарных соцветий и несущих их пазушных цветоносов. Важными признаками подродов являются тип элементарного соцветия (головка или кисть в узком понимании) и положение зеленого листа на цветоносе. При разграничении секций в подроде *Barba-Jovis* важна длина первого междоузлия на цветоносе, структура кроющих листьев элементарных соцветий, а также наличие или отсутствие прицветников и их строение.

2. В роде *Anthyllis* представлены как двухосные, так и трехосные формы, причем таксономический «вес» этого признака, видимо, невысок. Эволюционные взаимоотношения между двух- и трехосными флоральными единицами установить трудно, особенно если учесть характер изменчивости признака в близких группах.

3. Лист с развитой пластинкой, расположенный у *Anthyllis vulneraria*, *A. lemanniana*, *A. terniflora* и *A. cytisoides* в средней или верхней части элементарного соцветия, гомологичен зеленому листу при основании головок других видов *Anthyllis*. Зеленый лист на цветоносах *Anthyllis* и многих других представителей *Loteae* следует трактовать как предлист пазушных побегов — цветоносов.

4. Плоскость симметрии дорсивентральных элементарных соцветий видов *Anthyllis* ориентирована трансверсально, в то время как у многих мотыльковых, по данным Weberling (1989), она ориентирована медиально.

Авторы благодарны Ю. Е. Алексею, Р. П. Барькиной, Т. Е. Краминой, А. А. Нотову, А. К. Тимонину, В. Н. Тихомирову, Н. Н. Цвелеву и В. В. Чубу за обсуждение результатов и полезные замечания, а также кураторам гербариев А, CAS,

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акулова З. В. К вопросу о путях морфологической эволюции в роде *Anthyllis* L. // Тр. 7-й Конф. молодых ученых БИН АН СССР (Ленинград, апрель 1984 г.). Деп. в ВИНТИ 10.10.85, № 6519—85 деп. С. 29—36.
- Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. Деп. в ВИНТИ 30.07.84, № 5770—84 деп. 218 с.
- Гуленкова М. А. Сернальные почки у некоторых бобовых // Биол. науки. 1974. № 12. С. 55—58.
- Кузнецова Т. В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 12. М., 1991. С. 51—174.
- Кузнецова Т. В. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 1. С. 74—103.
- Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия: морфологическая классификация. СПб., 1992. 126 с.
- Лодкина М. М. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 2. С. 239—253.
- Нотов А. А. Структура системы побегов в связи с систематикой подтрибы *Alchemillinae* Rothm. (*Rosaceae* — *Rosoideae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 18 с.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.
- Соколов Д. Д. О морфологии *Cytisopsis pseudocytisus* (Boiss.) Fertig в связи с положением этого вида в системе трибы *Loteae* (*Papilionaceae*) // Тез. 6-й Молодеж. конф. ботаников в Санкт-Петербурге (12—16 мая 1997 г.). СПб., 1997. С. 14.
- Соколов Д. Д. Морфолого-таксономическое исследование рода *Anthyllis* L. и принципы ревизии системы трибы *Loteae* DC. (*Papilionaceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 18 с.
- Тихомиров В. Н., Соколов Д. Д. О делении рода *Anthyllis* L. (*Papilionaceae*, *Loteae*) на подроды и секции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 1. С. 61—73.
- Яковлев Г. П. Бобовые земного шара. Л., 1991. 144 с.
- Akeroyd J. R. *Anthyllis* L. // Mountain flora of Greece / Ed. by A. Strid. Cambridge, 1986. Vol. 1. P. 521—527.
- Bolós O. de, Vigo J. Flora dels Països Catalans. Barcelona, 1984. Vol. 1. 736 p.
- Candolle de A. P. *Anthyllis* L. // Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. Paris, 1825. Pt 2. P. 168—711.
- Cullen J. *Anthyllis* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 177—182.
- Cullen J. The *Anthyllis vulneraria* complex: a résumé // Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1976. Vol. 35. N 1. P. 3—38.
- Eames A. J. Morphology of the Angiosperms. New York; Toronto; London, 1961. 517 p.
- Geesink R. Scala *Millettiearum*. Leiden, 1984. 131 p.
- Goebel K. Organographie der Pflanzen. 3 Aufl. Jena, 1928. T. 1. 642 S.
- Kramina T. E., Sokoloff D. D. *Lotus roudairei* Bonnet and taxonomic relationships between African and North American species of the tribe *Loteae* (*Papilionaceae*) // Adansonia. Ser. 3. 1997. T. 19. N 2. P. 321—328.
- Lassen P. A new delimitation of the genera *Coronilla*, *Hippocrepis* and *Securigera* (*Fabaceae*) // Willdenowia. 1989. Vol. 19. P. 49—62.
- Polhill R. M. *Loteae* DC. // Proc. Intern. Legume conf. (Kew, 24—29 July 1978). Kew, 1981. Vol. 2. Advances in Legume Systematics. Pt 1. P. 371—375.
- Polhill R. M. Classification of the *Leguminosae* // Phytochemical dictionary of the *Leguminosae* / Ed. by F. A. Bisby, J. Buckingham, J. B. Harborne. New York, 1994. P. xxxv—lvii.
- Tikhomirov V. N., Sokoloff D. D. On the genera *Hammatolobium* Fenzl and *Tripodion* Medik. (*Papilionaceae*, *Loteae* s. l.) // Feddes Repert. 1996. Bd 107. H. 3-4. S. 209—217.
- Tikhomirov V. N., Sokoloff D. D. Taxonomic position of *Vermifruax abyssinica* (A. Rich.) Gillett and taxonomy of the tribe *Loteae* s. l. (*Papilionaceae*) // Feddes Repert. 1997. Bd 108. H. 5-6. S. 335—344.
- Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. T. 2. Die Blühende Pflanze. Jena, 1957. 420 S.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena, 1964. 615 S.

Velenovský J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag, 1907. T. 2; 1910. T. 3. 1211 S.  
Weberling F. Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the *Leguminosae* // Advances in Legume Biology / Ed. by C. H. Stirton, J. L. Zarucchi. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1989. Vol. 29. P. 35—58.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН  
Санкт-Петербург  
Московский государственный университет  
E-mail: sokoloff@dds.srcc.msu.su

Получено 18 V 1999

#### SUMMARY

Flower arrangement pattern is studied in all species of *Anthyllis*, as well as in all genera of the tribe *Loteae*, for comparison. The length of main axis internodes within the partial inflorescence and position of foliage leaf on the peduncle are discussed as significant taxonomic characters of subgenera in *Anthyllis*. The length of first visible internode on the peduncle, the structure of subtending leaves of peduncles, the presence/absence and the structure of subtending leaves of flowers are suggested as important taxonomic features of sections in *Anthyllis* subgen. *Barba-Jovis*. The study of branching and flower arrangement patterns shows that biaxial and triaxial architectural units are present in the genus *Anthyllis*. Taxonomic significance of axiality needs, however, additional confirmation in the group under discussion.

Each peduncle possesses in *Anthyllis*, as a rule, a single foliage leaf. The foliage leaf situated at the middle or distal part of partial inflorescence (head or raceme) in *Anthyllis vulneraria*, *A. lemmaniana*, *A. terniflora*, and *A. cytisoides* is supposed to be homologous to the foliage leaf found at the base of heads of the remaining species of the genus. The foliage leaf can be described as a prophyll of peduncle.

The partial inflorescences have in *Anthyllis* and other members of *Loteae* more or less evident dorsiventral structure. The dorsiventrality in partial inflorescence structure of *Loteae* is not similar to the other variants of dorsiventrality known in *Leguminosae* (see: Weberling, 1989, for complete review).