

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ПЕСТИЧНЫХ И ТЫЧИНОЧНЫХ ЦВЕТКОВ  
*POTENTILLA BIFURCA* (ROSACEAE) В АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ**

**В.Н. Годин**

Московский педагогический государственный университет,  
129164, Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5, e-mail: godinvn@yandex.ru

Изучена изменчивость 18 морфологических признаков пестичных и тычиночных цветков *Potentilla bifurca* в 28 ценопопуляциях Алтае-Саянской горной области. Проведена классификация этих признаков на группы на основе их относительной изменчивости и детерминированности. Изменчивость признаков пестичных и тычиночных цветков определяется различиями между особями в ценопопуляции (40.0–92.5 %), ценопопуляциями в одной провинции (9.5–50.6 %) и ценопопуляциями разных геоботанических провинций (2.9–27.1 %). Не обнаружена зависимость степени выраженности полового диморфизма цветков *P. bifurca* от условий произрастания.

**Ключевые слова:** *Potentilla bifurca*, пол, цветок, Алтае-Саянская горная область.

**VARIABILITY OF FEMALE AND MALE FLORAL CHARACTERS  
OF *POTENTILLA BIFURCA* (ROSACEAE) IN THE ALTAI-SAYAN MOUNTAIN REGION**

**V.N. Godin**

Moscow State Pedagogical University,  
129164, Kibalchicha str., 6, Bldg. 5, e-mail: godinvn@yandex.ru

The variability structure of 18 morphological floral characters of *Potentilla bifurca* in 28 coenopopulations of Altai-Sayan Mountain region has been studied. Classification of the characters studied into groups on the basis of relative variability and determinacy has been performed. Distinctions between flower indices individuals of coenopopulations (40.0–92.5 %), coenopopulations in a province (9.5–50.6 %) and coenopopulations in different provinces (2.9–27.1 %) contribute significantly to total variation. Evidence of sexual dimorphism in *P. bifurca* flowers is independent of conditions of growth.

**Key words:** *Potentilla bifurca*, sex, flower, Altai-Sayan Mountain region.

**ВВЕДЕНИЕ**

*Potentilla bifurca* L. – травянистый длиннокорневищный симподиально нарастающий многолетник из сем. *Rosaceae*, имеющий достаточно широкий диапазон условий обитания. Ареал вида охватывает европейскую часть России, Западную и Восточную Сибирь, Среднюю Азию и Монголию (Юзепчук, 1941). *P. bifurca* – мезоксерофит и один из характерных видов разных степных фитоценозов Алтае-Саянской горной области от опустыненных до настоящих, в том числе и солонцеватых (Юнатов, 1950; Куминова, 1960; Растительный покров Хакасии, 1976; Растительный покров..., 1985). Заходит в высокогорный пояс в районах с сухим климатом (Ревушкин, 1988).

Согласно литературным и собственным данным, особям *P. bifurca* свойствен половой полиморфизм: тычиночные и пестичные цветки формируются на разных особях (Wolf, 1908; Юзепчук, 1941; Годин, Басаргин, 2007; Годин, 2015).

Популяции диэцичных растений характеризуются двумя основными показателями: половым диморфизмом и степенью его выраженности и соотношением мужских и женских особей. В.А. Геодакян (1987) считает, что эти показатели тесно связаны со средой и определяют эволюционную пластичность вида. Он предположил, что в наименее комфортных для вида условиях обитания половой диморфизм должен быть четче выражен, чем в оптимальных. Исследования на разных видах растений и животных пока не подтвердили гипотезу В.А. Геодакяна (Волкович, 1984). Хотя важную роль в жизни популяции играет соотношение половых форм, в настоящей работе рассмотрим только первый показатель – половой диморфизм и степень его выраженности – как возможный путь адаптации к разным условиям обитания *P. bifurca*. В связи с этим цель работы – изучить половую дифференциацию популяций вида в пределах Алтае-Саянской горной области.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 2001–2007 гг. в естественных условиях Горного Алтая, Монголии, Тувы и Хакасии. Изучена изменчивость морфологических признаков пестичных и тычиночных цветков *P. bifurca* в 28 ценопопуляциях (ЦП). В ЦП собирали по 30 цветков каждого полового типа и фиксировали их в растворе Карнуа. В связи с тем, что *P. bifurca* – длиннокорневищное растение и практически невозможно определить границы особи, цветки с растений собирали на расстоянии не менее 5.0 м друг от друга, т. е. по одному цветку с каждой “предполагаемой” генетты.

Размеры частей цветков измеряли под бинокляром МБС-1. Производили промеры следующих частей цветка: диаметр венчика (*A*); длина и ширина лепестка (*B*, *C*); диаметр чашечки (*D*); длина и ширина наружного чашелистика (*E*, *F*); длина и ширина внутреннего чашелистика (*G*, *H*); длина и ширина пыльника (*J*, *K*); длина тычиночных нитей наружного и внутреннего круга (*L*, *M*); длина стилодия (*O*); диаметр рыльца (*P*); длина и ширина завязи (*Q*, *R*). Подсчитывали число тычинок (*I*) (стаминодиев в пестичных цветках) и пестиков (*N*).

Данные обработаны методами вариационной статистики (Шмидт, 1984). Для каждого признака определяли среднее значение (*M*). Для всех признаков цветка вычислены коэффициенты вариации (*CV*, %), описывающие размах варьирования на индивидуальном (между особями одной ЦП) и межпопуляционном уровне. Для оценки нормальности распределений по отдельным признакам рассчитывали коэффициенты эксцесса и асимметрии. Для каждой ЦП между всеми признаками вычислены парные коэффициенты корреляции и получены полные корреляционные матрицы. Для определения среднего уровня внутривидовых связей использовали коэффициент детерминации, усредненный по отдельным признакам ( $R_{ch}^2$ ) (Ростова, 2002). Статистический анализ признаков проводили с помощью методов иерархического дисперсионного и метода главных компонент. Для оценки существенности различий между выборками использовали иерархический дисперсионный анализ (Рокицкий, 1964). Он наиболее полно соответствует структуре изучаемого материала, который можно представить в виде схемы: геоботаническая провинция – ценопопуляция – растение. На нижнем уровне дисперсионного комплекса оценивали изменчивость признаков между разными особями ЦП (случайная изменчивость), далее – различия между разными ЦП и, наконец, на верхних уровнях этого комплекса определяли различия между ЦП разных геоботанических провинций. Путем разложения значений суммы квадратов получены дисперсии, обусловленные влиянием изучаемых факторов, и вычислены доли

влияния этих факторов в структуре изменчивости признаков. Долю влияния оценивали с учетом рекомендаций В.Ю. Урбаха (1963).

Различия по средним значениям признаков у цветков разных половых типов определяли в процентах по формуле:  $(X_{\delta} - X_{\text{♀}})/X_{\text{♀}} \times 100$ , где  $X_{\delta}$  и  $X_{\text{♀}}$  – средние величины признаков у тычиночных и пестичных цветков.

На территории Алтае-Саянской горной области описаны и использованы для сбора материала ЦП *P. bifurca*. Геоботаническое разделение Алтае-Саянской горной области на провинции приведено по работам А.В. Куминовой (1960), “Растительный покров...” (1985) и Е.А. Волковой (1994).

*Провинция Центральный Алтай*. 1. Кустарниковая каменистая луговая степь, общее проективное покрытие (ОПП) – 55 %, проективное покрытие вида (ППВ) – 3 %, окр. пос. Кучерла, южный склон, долина р. Кучерла, сев. макросклон Катунского хр., Усть-Коксинский р-н, 1300 м. 2. Разнотравно-ковыльно-осоковая луговая степь, ОПП – 95 %, ППВ – 3 %, окр. пос. Карагай, долина р. Карагай, Усть-Коксинский р-н, 800 м. 3. Разнотравно-осоково-злаковый остепненный луг, ОПП – 95 %, ППВ – 3 %, окр. с. Юстик, юж. макросклон Теректинского хр., Усть-Коксинский р-н, 1200 м. 4. Разнотравно-злаковая луговая степь, ОПП – 75 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Балыктуюль, Усть-Улаганский р-н, 1600 м. 5. Разнотравно-злаковая луговая степь, ОПП – 80 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Табалда, Усть-Канский р-н, 1150 м.

*Юго-Восточная Алтайская горная степная провинция*. 6. Разнотравно-злаковая каменистая высокогорная криоксерофильная степь, ОПП – 60 %, ППВ – 2 %, надпойменная терраса р. Ак-Алаха, плато Укок, Кош-Агачский р-н, 2300 м. 7. Полынно-осочково-злаковая высокогорная криоксерофильная степь, ОПП – 70 %, ППВ – 1 %, надпойменная терраса р. Ак-Алаха, плато Укок, Кош-Агачский р-н, 2300 м. 8. Разнотравно-осоково-злаковая каменистая степь, ОПП – 60 %, ППВ – 1 %, долина р. Жумалы, Кош-Агачский р-н, 1900 м. 9. Мелкозлаковая высокогорная криоксерофильная степь, ОПП – 50 %, ППВ – 1 %, долина р. Шара-Харагай, хр. Монгун-Тайга, Монгун-Тайгинский р-н, 2300 м. 10. Разнотравно-злаковая высокогорная криоксерофильная степь, ОПП – 50 %, ППВ – 3 %, долина левого притока р. Каргы, юж. макросклон хр. Цаган-Шибэту, Монгун-Тайгинский р-н, 2100 м.

*Тувинская котловинная степная провинция*. 11. Тонконоговая мелкодерновинная настоящая степь, ОПП – 60–70 %, ППВ – 5 %, окр. пос. Аржан, долина р. Тарлаг, сев. макросклон Уюкского хребта, Пий-Хемский р-н, 1100 м. 12. Типчаково-ковыльная настоящая степь, ОПП – 75 %, ППВ –

3 %, долина р. Енисей, окр. пос. Бегреда, юж. макросклон Уюкского хребта, Пий-Хемский р-н, 900 м. 13. Овсецово-колосняковая солонцеватая степь, ОПП – 60–65 %, ППВ – 3 %, окр. пос. Хайыракан, надпойменная терраса р. Енисей, Улуг-Хемский р-н, 550 м. 14. Стоповидноосоково-селягинелловая закустаренная степь, ОПП – 60 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Хайыракан, Улуг-Хемский р-н, 600 м.

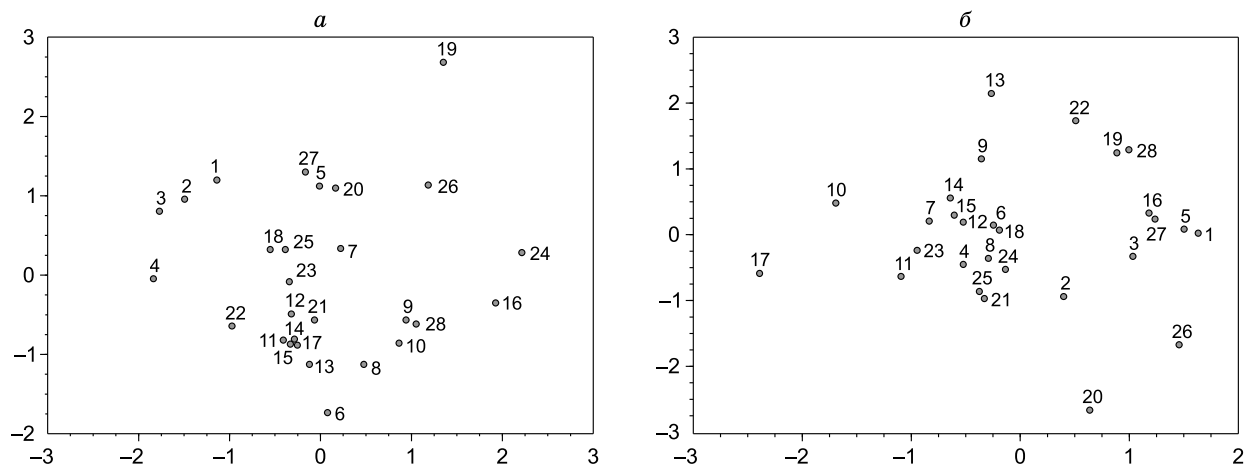
*Убсунурская равнинная опустыненно-степная провинция.* 15. Разнотравно-злаковый лесной луг, ОПП – 95 %, ППВ – 3 %, окр. оз. Кара-Холь, хр. Восточный Танну-Ола, Тес-Хемский р-н, 1700 м. 16. Карагановая злаковая опустыненная степь, ОПП – 30 %, ППВ – 5 %, окр. пос. Саглы, юж. макросклон хр. Западный Танну-Ола, долина р. Орта-Хадын, Овюрский р-н, 1600 м. 17. Карагановая полынно-злаковая опустыненная степь, ОПП – 30–35 %, ППВ – 3 %, окр. оз. Тере-Холь, Эрзинский р-н, 1000 м. 18. Закустаренная разнотравно-злаковая луговая степь, ОПП – 85–90 %, ППВ – 3 %, перевал Калчан на хр. Западный Танну-Ола, окр. пос. Саглы, Овюрский р-н, 1650 м. 19. Житняково-тонконоговая мелкодерновинная степь, ОПП – 75 %, ППВ – 3 %, окр. пос. Саглы, долина р. Терехтиг, юж. макросклон хр. Западный Танну-Ола, Овюрский р-н, 2020 м. 20. Лесной разнотравно-злаково-мятликовый луг, ОПП – 85 %, ППВ – 2 %, надпойменная терраса р. Барлык, сев. макросклон хр. Цаган-Шибэту, Монгун-Тайгинский р-н, 1850 м.

*Северная Монголоалтайская провинция.* 21. Тонконоговая мелкодерновинная настоящая степь, ОПП – 65 %, ППВ – 1 %, долина р. Хобдо, окр. г. Хобдо, Хобдоский р-н, 1400 м. 22. Разнотравно-злаковая мелкодерновинная степь, ОПП – 75 %, ППВ – 1 %, надпойменная терраса р. Хобдо,

Хобдоский р-н, 1500 м. 23. Курчавково-тереске-новая полынно-злаковая опустыненная степь, ОПП – 30 %, ППВ – 3 %, окр. с. Манхан, Хобдоский р-н, 1400 м. 24. Чиево-колосняковая солонцеватая степь, долина сая, ОПП – 60 %, ППВ – 5 %, окр. пос. Дарви, Хобдоский р-н, 1500 м.

*Провинция Кузнецкое нагорье.* 25. Злаково-ковыльная настоящая степь, ОПП – 85 %, ППВ – 1 %, долина р. Аскиз, окр. пос. Казановка, Аскизский р-н, 450 м. 26. Осоко-злаковая луговая степь, ОПП – 85 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Джирим, Ширинский р-н, 500 м. 27. Разнотравно-злаковая луговая степь, ОПП – 75 %, ППВ – 2 %, окр. пос. Туманный, Ширинский р-н, 450 м. 28. Гераниево-эспарцетовый остепненный луг, ОПП – 80 %, ППВ – 1 %, окр. г. Сорск, Ширинский р-н, 500 м.

Ценопопуляции *P. bifurca* описаны в трех растительных поясах: степном (№ 2, 3, 5, 11–14, 17, 20–24, 26), лесостепном (№ 1, 4, 8, 25, 27, 28) и высокогорном (№ 6, 7, 9, 10, 15, 16, 18, 19) (рис. 1). Для оценки существенности различий между цветками ЦП *P. bifurca* из разных поясов растительности в пределах одной геоботанической провинции провели однофакторный дисперсионный анализ. Использованы данные по ЦП, собранным в Центральном Алтае (степной и лесостепной пояса) и Убсунурской равнинной опустыненно-степной провинции (степной и высокогорный пояса). Данные дисперсионного анализа, проведенного для каждой провинции отдельно, показали, что не обнаруживается статистически значимого влияния пояса растительности на изучаемые признаки цветка *P. bifurca*. В связи с этим влияние фактора “пояс растительности” в дальнейших исследованиях не учитывали.



**Рис. 1.** Относительная внутривоуполюционная изменчивость признаков и ее согласованность у пестичных (а) и тычиночных (б) цветков *Potentilla bifurca*.

По оси абсцисс – средний коэффициент детерминации; по оси ординат – средний коэффициент вариации. Условные обозначения признаков даны в методике.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Средние значения признаков цветка *P. bifurca* представлены в табл. 1. Несмотря на разные пункты сбора и различия в условиях произрастания, средние значения признаков для разных ЦП относительно близки. Обращает на себя внимание близость средних значений большинства признаков пестичных цветков из разных провинций Горного Алтая. Например, практически совпадают средние размеры большинства признаков в ЦП 2, собранной в степном поясе Центрального Алтая, и в ЦП 6, описанной из высокогорий Юго-Восточного Алтая. Напротив, близкие по эколого-фитоценотическим условиям ЦП могут иметь довольно различающиеся средние значения признаков, например, в ЦП 16 и 17 из высокогорного пояса средний диаметр венчика составляет 12.4 и 15.2 мм ( $P < 0.01$ ) соответственно. Следует отметить, что ни один из 18 рассмотренных признаков не дает надежного разделения ЦП друг от друга.

Исследование внутривидовой изменчивости признаков пестичного цветка *P. bifurca* показало, что по величине коэффициента вариации все признаки могут быть разделены на три группы (табл. 2). К первой из них относятся наиболее изменчивые признаки ( $CV > 12\%$ ): размеры наружного чашелистика (*E, F*), длина тычиночных нитей наружного и внутреннего круга (*L, M*), число пестиков в цветке (*N*). Ко второй группе принадлежат наименее изменчивые признаки ( $CV < 7\%$ ): число стаминодиев в цветке (*I*), диаметр рыльца (*O*) и размеры завязи (*Q, R*). Наконец, остальные признаки, коэффициент вариации которых колеблется в пределах 8–11%, обладают средней степенью изменчивости и составляют третью группу (*A–D, G, H, J, K, P*). Распределение признаков на группы по внутривидовой изменчивости у тычиночных цветков несколько отличается от распределения признаков пестичных цветков. Межиндивидуальная изменчивость длины тычиночных нитей наружного и внутреннего кругов у тычиночных цветков меньше ( $CV = 9.1–11.4\%$ ), чем у пестичных ( $CV = 12.2–13.5\%$ ). Внутривидовая изменчивость диаметра рыльца и размеров завязи в тычиночных цветках выше, чем в пестичных (см. табл. 2).

Анализ межвидовой изменчивости признаков показывает, что в пестичных цветках *P. bifurca* коэффициенты вариации у 12 признаков из 18 (*A–E, G, J–M, P, R*), а в тычиночных цветках у 16 признаков из 18 (*A–H, J–O, Q, R*) по своей величине несколько выше внутривидовых (см. табл. 2). Иными словами, пределы изменчивости этих признаков между разными ценопопуляциями перекрывают различия между растениями внутри ценопопуляций. У остальных шести признаков пестичных цветков (*F, H, I, N, O, Q*) и двух призна-

ков тычиночных цветков (*I, P*) наблюдается снижение значений коэффициентов вариации на межвидовом уровне. Это свидетельствует о том, что пределы варьирования данных признаков у двух половых типов цветков исчерпаны разнообразием генотипов и условий среды в рамках отдельных ценопопуляций и в меньшей степени связаны с дифференциацией вида в пределах ареала. Однако наибольшую изменчивость проявляют одни и те же признаки (особенно *E, F, M* в пестичных цветках и *E, F, N, O* в тычиночных цветках), а признаки *I, O, Q* и *R* (в пестичных цветках) и *I* (в тычиночных цветках) по-прежнему наиболее стабильны (см. табл. 2).

Величина наружного чашелистика показывает сильное варьирование на внутривидовом и межвидовом уровне (см. табл. 1). Чашелистики наружного круга наиболее близки по строению и степени изменчивости к листьям верховой формации, расположенным на цветоножке (Годин, 2004). Как известно, варьирование признаков вегетативной сферы растения чаще всего выше варьирования признаков генеративных органов (Берг, 1956, 1958). Сильное изменение числа пестиков зависит от особенностей строения цветков *P. bifurca*, у которого, как и у большинства видов сем. *Rosaceae*, в цветке закладывается неопределенное число зачатков гинецея. Высокая изменчивость длины тычиночных нитей наружного и внутреннего круга (*L, M*) связана с тем, что у пестичных цветков тычинки превратились в стамиодии (Годин, Басаргин, 2007). Сильный размах средних значений диаметра рыльца связан с тем, что в тычиночных цветках гинецей сильно редуцирован и пестики стерильны. Вероятнее всего, поэтому тычиночные нити в пестичных цветках и диаметр рыльца в тычиночных цветках не попадают под действие стабилизирующего отбора. Как показала Р.Л. Берг (1964), такие признаки характеризуются большим диапазоном средних значений. Таким образом, внутривидовая и межвидовая изменчивость показывает признакоспецифичность изучаемых параметров обоих половых типов цветков *P. bifurca*.

Анализ относительной изменчивости ( $CV$ ) и детерминированности ( $R_{ch}^2$ ) разных признаков у растений позволил Н.С. Ростовской (2002) разделить их на четыре группы (эколого-биологические, биологические, таксономические и экологические индикаторы), различающиеся по роли экзо- и эндогенных факторов в их варьировании. У пестичных и тычиночных цветков *P. bifurca* к биологическим индикаторам с относительно низким размахом внутривидового варьирования и сильными связями с другими показателями относятся диаметр чашечки, венчика, длина лепестка и внутреннего чашелистика (*D, A, B, G*) (см. рис. 1). Дан-

**Морфометрические показатели пестичных и тычиночных цветков *Potentilla bifurca*  
разных ценопопуляций**

ЦП	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<b>Пестичные цветки</b>																		
<i>Провинция Центральный Алтай</i>																		
1	12.96	5.03	3.80	10.27	3.25	1.29	3.37	2.56	20.36	0.55	0.30	0.68	0.87	47.43	1.32	0.27	0.64	0.48
2	12.91	5.13	3.71	9.79	2.96	1.01	3.35	2.46	19.93	0.54	0.31	0.65	0.78	55.47	1.41	0.23	0.61	0.47
3	13.29	5.35	3.59	9.24	2.85	1.06	2.96	2.41	19.93	0.48	0.29	0.62	0.76	44.43	1.37	0.27	0.63	0.47
4	11.99	4.65	3.46	8.54	2.32	0.93	3.04	2.28	19.75	0.50	0.29	0.54	0.70	45.33	1.33	0.22	0.62	0.42
5	13.54	5.45	4.27	9.73	3.19	1.19	3.27	2.46	19.87	0.57	0.34	0.75	1.08	40.40	1.56	0.27	0.64	0.51
<i>Юго-Восточная Алтайская горная степная провинция</i>																		
6	9.20	3.68	3.35	8.84	3.13	1.06	2.56	2.03	19.93	0.52	0.31	0.64	0.86	48.67	1.43	0.25	0.53	0.41
7	12.57	4.95	3.53	9.38	2.79	1.19	3.15	2.43	19.80	0.62	0.34	0.73	1.03	52.27	1.30	0.26	0.59	0.46
8	10.54	4.11	3.16	9.01	2.93	1.16	2.80	2.38	20.13	0.56	0.33	0.72	0.96	48.33	1.38	0.23	0.57	0.44
9	11.81	4.49	2.99	9.33	2.81	1.25	2.96	2.66	20.13	0.60	0.35	0.78	1.08	46.07	1.33	0.21	0.61	0.46
10	11.31	4.29	3.45	8.53	2.43	1.03	2.90	2.27	19.73	0.61	0.33	0.78	1.04	46.00	1.37	0.26	0.57	0.46
<i>Тувинская котловинная степная провинция</i>																		
11	10.65	4.03	3.39	8.12	2.25	1.03	2.70	2.45	19.93	0.52	0.32	0.60	0.83	40.53	1.26	0.26	0.61	0.48
12	11.55	4.47	3.57	7.95	2.04	1.07	2.93	2.62	19.93	0.49	0.33	0.70	0.92	46.93	1.21	0.24	0.59	0.44
13	10.79	4.15	3.21	8.17	2.21	0.96	2.90	2.37	19.93	0.51	0.32	0.68	0.88	41.07	1.35	0.25	0.57	0.44
14	11.00	4.22	3.39	8.08	2.17	1.02	2.84	2.48	19.93	0.51	0.32	0.66	0.88	42.84	1.27	0.25	0.59	0.45
<i>Убсунурская равнинная опустыненно-степная провинция</i>																		
15	10.58	4.03	3.79	7.59	1.95	0.88	2.65	2.42	19.73	0.53	0.32	0.65	0.81	44.07	1.27	0.27	0.59	0.48
16	12.79	5.02	3.81	8.71	2.47	1.10	3.04	2.35	19.93	0.69	0.46	0.87	1.11	41.20	1.22	0.24	0.59	0.44
17	12.22	4.96	2.62	8.07	2.09	0.84	2.98	2.14	19.93	0.54	0.30	0.69	0.99	39.40	1.41	0.28	0.59	0.43
18	12.36	4.80	3.87	8.99	2.59	1.10	3.12	2.46	19.86	0.52	0.32	0.68	0.94	44.36	1.43	0.24	0.63	0.49
19	15.18	5.98	4.67	10.81	3.27	1.31	3.82	2.88	19.93	0.73	0.41	0.98	1.18	37.53	1.42	0.33	0.69	0.56
20	13.83	5.48	3.89	9.55	2.68	1.17	3.33	2.33	19.73	0.68	0.35	0.77	1.08	59.87	1.22	0.28	0.58	0.46
<i>Северная Монголоалтайская провинция</i>																		
21	11.38	4.33	3.60	8.37	2.25	1.00	2.91	2.40	19.87	0.58	0.34	0.67	0.84	39.27	1.31	0.26	0.59	0.46
22	10.76	4.19	3.68	8.18	2.03	1.09	2.94	2.24	20.00	0.55	0.30	0.58	0.79	58.73	1.32	0.25	0.55	0.43
23	11.72	4.56	3.44	8.82	2.42	1.06	2.95	2.41	20.20	0.56	0.35	0.67	0.86	49.07	1.31	0.28	0.63	0.49
24	11.07	4.22	3.82	9.86	3.17	1.54	3.33	2.75	19.80	0.66	0.41	0.85	1.32	64.40	1.31	0.32	0.59	0.43
<i>Провинция Кузнецкое нагорье</i>																		
25	12.21	4.77	4.02	8.91	2.47	0.94	3.00	2.49	19.73	0.56	0.30	0.72	0.97	38.73	1.27	0.25	0.64	0.50
26	13.79	5.37	4.51	10.19	3.48	1.24	3.18	2.43	19.67	0.64	0.41	0.89	1.20	55.67	1.34	0.25	0.61	0.47
27	13.83	5.54	4.75	9.70	2.98	1.29	3.38	2.53	19.93	0.61	0.37	0.73	1.02	48.53	1.35	0.25	0.57	0.44
28	11.53	4.48	3.53	8.75	2.46	1.05	3.13	2.30	19.91	0.55	0.33	0.91	1.14	46.09	1.41	0.21	0.63	0.51
<b>Тычиночные цветки</b>																		
<i>Провинция Центральный Алтай</i>																		
1	14.95	6.12	4.84	11.51	3.86	1.28	3.89	2.67	20.13	0.98	0.74	1.48	2.03	30.07	0.52	0.11	0.21	0.16
2	14.58	5.92	4.07	9.89	2.59	0.87	3.68	2.11	19.88	1.20	0.95	1.80	2.44	27.25	0.48	0.11	0.20	0.16
3	14.32	5.95	4.44	10.94	3.36	1.14	3.82	2.40	19.93	1.10	0.84	1.58	2.23	30.07	0.52	0.11	0.21	0.16
4	13.38	5.25	3.96	9.35	2.54	1.07	3.35	2.45	20.07	1.09	0.82	1.72	2.47	39.60	0.50	0.11	0.20	0.18
5	15.43	6.23	4.61	11.17	3.96	1.38	3.55	2.61	19.93	0.91	0.80	1.77	2.35	26.27	0.59	0.13	0.18	0.17
<i>Юго-Восточная Алтайская горная степная провинция</i>																		
6	12.09	4.58	4.05	11.11	3.84	1.34	3.68	2.43	19.93	1.35	0.91	1.88	2.63	40.20	0.62	0.12	0.22	0.17
7	12.19	4.91	3.41	9.03	2.31	1.06	3.41	2.40	19.93	1.05	0.76	1.31	2.07	35.07	0.67	0.11	0.22	0.17
8	12.92	5.01	3.99	9.91	3.14	1.31	3.35	2.39	19.93	1.25	0.90	1.73	2.38	35.87	0.67	0.10	0.21	0.17
9	13.32	5.08	3.53	9.40	2.41	1.10	3.42	2.51	19.47	1.09	0.85	1.72	2.47	33.33	0.75	0.13	0.24	0.19
10	11.77	4.23	3.47	9.06	2.24	1.02	3.20	2.43	19.73	1.14	0.89	1.68	2.33	41.00	0.61	0.14	0.21	0.18

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Тувинская котловинная степная провинция</i>																		
11	12.59	4.92	3.86	8.58	2.30	1.12	3.01	2.42	19.89	1.10	0.90	1.68	2.29	27.22	0.45	0.11	0.20	0.16
12	13.44	5.25	4.46	9.07	2.23	1.10	3.41	2.58	19.93	1.10	0.92	1.86	2.65	35.50	0.56	0.13	0.22	0.17
13	13.21	5.17	4.13	8.94	2.29	0.96	3.46	2.60	19.93	0.91	0.72	1.63	2.32	26.67	0.74	0.15	0.23	0.22
14	13.08	5.11	4.15	8.86	2.27	1.06	3.29	2.53	19.92	1.04	0.85	1.72	2.42	29.80	0.58	0.13	0.22	0.18
<i>Убсунурская равнинная опустыненно-степная провинция</i>																		
15	12.80	4.91	4.38	8.61	2.09	0.77	3.32	2.30	19.93	1.10	0.75	1.54	2.46	33.57	0.57	0.11	0.24	0.19
16	15.05	6.11	4.67	10.71	2.97	1.28	3.97	2.65	19.93	1.08	0.84	1.68	2.44	29.93	0.61	0.13	0.21	0.16
17	11.15	4.03	3.01	7.50	1.65	0.77	2.57	1.99	19.93	0.94	0.79	1.21	1.89	35.36	0.80	0.11	0.19	0.16
18	13.07	4.91	4.37	10.06	2.92	1.28	3.47	2.80	19.93	1.10	0.85	1.89	2.55	32.86	0.48	0.11	0.21	0.18
19	14.87	5.76	4.63	10.46	2.89	1.14	3.71	2.58	19.79	1.14	0.84	2.02	2.71	39.14	0.78	0.12	0.25	0.21
20	14.40	5.77	4.77	9.65	2.66	1.07	3.52	2.43	19.64	1.07	0.73	1.73	2.52	34.71	0.45	0.10	0.14	0.11
<i>Северная Монголоалтайская провинция</i>																		
21	13.63	5.23	4.15	9.65	2.49	1.02	3.38	2.55	19.87	0.96	0.80	1.85	2.57	34.93	0.49	0.13	0.17	0.14
22	14.62	5.77	3.96	10.41	2.90	1.33	3.93	2.63	19.60	1.30	1.01	2.15	3.02	45.87	0.95	0.14	0.24	0.22
23	12.77	4.76	3.71	10.37	2.96	1.50	3.53	2.69	20.07	1.30	1.00	2.12	2.63	38.47	0.40	0.13	0.21	0.15
24	13.67	5.27	4.30	9.99	2.84	1.43	3.52	2.52	19.80	1.04	0.86	1.87	2.52	45.87	0.54	0.12	0.20	0.16
<i>Провинция Кузнецкое нагорье</i>																		
25	13.07	5.28	3.83	8.44	2.53	0.92	3.15	2.20	19.67	0.93	0.73	1.65	2.42	36.27	0.76	0.11	0.19	0.15
26	16.58	6.53	5.53	11.59	3.60	1.25	3.96	2.90	20.47	1.09	0.91	1.93	2.85	51.47	0.28	0.11	0.18	0.14
27	15.17	5.82	4.80	10.73	3.09	1.11	4.07	2.62	19.93	1.07	0.89	1.93	2.73	30.93	0.61	0.12	0.21	0.18
28	14.99	5.93	4.73	10.41	2.95	1.06	3.65	2.64	19.93	1.11	0.76	1.78	2.45	30.33	0.65	0.13	0.24	0.20

Примечание. Номера ценопопуляций (ЦП) и обозначения признаков приведены в методике.

Таблица 2

**Коэффициенты вариации (CV, %) признаков пестичных и тычиночных цветков *Potentilla bifurca***

Признак	Пестичные цветки			Тычиночные цветки		
	внутри ЦП		между ЦП	внутри ЦП		между ЦП
	Min-max	Среднее	Среднее	Min-max	Среднее	Среднее
A	6.0–16.6	9.1	11.0	4.0–15.2	8.4	9.3
B	5.8–16.5	9.9	12.1	4.9–18.8	9.9	11.6
C	3.7–17.6	10.2	13.0	5.6–17.4	9.8	12.9
D	5.1–15.6	8.5	8.8	3.0–16.6	9.1	10.3
E	8.6–27.9	14.7	16.5	9.5–32.2	17.5	20.4
F	7.6–22.6	14.6	13.7	9.9–31.9	15.5	16.7
G	4.6–13.7	8.1	8.7	3.4–13.6	7.9	9.2
H	4.0–16.6	8.2	7.2	3.8–15.8	7.6	7.9
I	1.3–6.3	2.2	0.8	1.3–6.9	2.0	0.9
J	4.0–20.2	10.8	11.2	4.5–15.6	8.6	10.5
K	6.3–21.4	11.5	12.3	2.9–19.0	8.2	9.5
L	5.2–24.3	13.5	14.6	5.7–18.1	11.4	12.2
M	4.2–23.5	12.2	15.9	5.6–16.6	9.1	9.9
N	7.1–27.2	17.1	14.7	6.9–24.4	15.3	17.8
O	2.5–11.5	6.0	5.8	4.8–44.5	19.5	24.1
P	4.7–22.5	9.1	10.9	4.7–19.2	11.0	10.9
Q	3.3–11.8	6.4	5.6	4.5–20.2	10.7	11.4
R	3.3–12.5	6.5	7.3	5.3–25.0	10.6	14.7

Примечание. Условные обозначения признаков даны в методике. Min-max – предельные значения коэффициентов вариации в разных ценопопуляциях.

ные признаки – индикаторы изменчивости цветка: различия в условиях местообитаний сказываются в первую очередь именно на этих признаках. Число стаминодиев, или тычинок в цветке (*I*), относится к таксономическим индикаторам, для которых, как показала Н.С. Ростова (2002), характерно незначительное варьирование и низкий уровень связей с другими признаками. Число стаминодиев, или тычинок, – самый автономный признак в своем развитии, что связано с более ранним завершением его формирования в онтогенезе цветка. Остальные признаки имеют промежуточные значения внутривидовой изменчивости и их детерминированности (см. рис. 1).

У обоих типов цветков наблюдается четкое разделение признаков вегетативной части цветка (чашечка и венчик) и его генеративных органов (андроцей и гинецей) по степени их детерминированности (см. рис. 1). Для признаков околоцветника характерны более высокие значения коэффициентов детерминации ( $R_{ch}^2 = 0.28-0.40$ ), чем для признаков генеративной сферы ( $R_{ch}^2 = 0.10-0.25$ ). Среди признаков околоцветника по особенностям изменчивости выделяются признаки наружного круга чашечки – длина и ширина наружного чашелистика (*E, F*). Из признаков генеративной сферы по варибельности сильно выделяется число пестиков (*N*) в обоих типах цветков и диаметр рыль-

ца (*P*) в тычиночных цветках *P. bifurca*. Интересно отметить большую детерминацию длины органа по сравнению с его шириной, что характерно как для чашелистиков и лепестков, так и для пыльников и завязей. Н.С. Ростова (2002) показала, что у изученных цветковых растений изменчивость и корреляции ширины органов и их частей в большей степени зависят от изменений условий среды, чем аналогичные параметры длины органа и его частей. Таким образом, исходя из вышесказанного следует, что в цветках *P. bifurca* достаточно четко выделяются группы признаков, характеризующиеся одинаковой степенью варибельности и их детерминированности. Аналогичная зависимость обнаружена у тычиночных, пестичных и обооплодных цветков близкородственного вида *Pentaptychoides fruticosa* (Годин, 2005а,б).

Для оценки существенности различий между выборками проведен иерархический дисперсионный анализ, результаты которого приведены в виде относительного вклада каждого фактора в общую изменчивость (табл. 3). Для каждого типа цветка иерархический дисперсионный анализ выполнен отдельно. Максимальный вклад (от 40.0 до 92.5 %) в общую изменчивость признаков пестичных и тычиночных цветков вносит случайная изменчивость размерных показателей между разными особями в ЦП. Межиндивидуальная изменчи-

Таблица 3

**Результаты иерархического дисперсионного анализа признаков пестичных и тычиночных цветков *Potentilla bifurca***

Признак	Пестичные цветки					Тычиночные цветки				
	Источник варьирования									
	1	<i>P</i>	2	<i>P</i>	3	1	<i>P</i>	2	<i>P</i>	3
<i>A</i>	24.1	0.0000	32.2	0.0000	43.7	14.7	0.0000	29.5	0.0000	55.8
<i>B</i>	27.1	0.0000	30.6	0.0000	42.3	16.1	0.0000	31.6	0.0000	52.3
<i>C</i>	12.0	0.0000	41.2	0.0000	46.8	13.4	0.0000	37.5	0.0000	49.1
<i>D</i>	14.5	0.0000	39.3	0.0000	46.2	11.1	0.0000	34.7	0.0000	54.2
<i>E</i>	18.9	0.0000	37.1	0.0000	44.0	10.0	0.0000	36.4	0.0000	53.6
<i>F</i>	5.3	0.0000	43.7	0.0000	51.0	11.2	0.0000	37.5	0.0000	51.3
<i>G</i>	13.5	0.0000	41.5	0.0000	45.0	7.1	0.0000	39.2	0.0000	53.7
<i>H</i>	2.9	0.003	44.6	0.0000	52.5	6.5	0.0000	32.7	0.0000	60.8
<i>I</i>	<b>0.8</b>	<b>0.622</b>	<b>6.7</b>	<b>0.204</b>	92.5	<b>2.3</b>	<b>0.107</b>	9.5	0.024	88.2
<i>J</i>	20.0	0.0000	35.9	0.0000	44.1	7.9	0.0000	38.4	0.0000	53.7
<i>K</i>	15.8	0.0000	38.4	0.0000	45.8	12.2	0.0000	34.8	0.0000	53.0
<i>L</i>	15.8	0.0000	37.3	0.0000	46.9	17.9	0.0000	36.3	0.0000	45.8
<i>M</i>	20.5	0.0000	39.7	0.0000	39.8	14.7	0.0000	38.4	0.0000	46.9
<i>N</i>	9.8	0.0000	33.4	0.0000	56.8	20.6	0.0000	22.1	0.0000	57.3
<i>O</i>	8.2	0.0000	35.4	0.0000	56.4	8.5	0.0000	48.4	0.0000	43.1
<i>P</i>	15.9	0.0000	41.3	0.0000	42.8	12.4	0.0000	22.6	0.0000	65.0
<i>Q</i>	13.1	0.0000	30.9	0.0000	56.0	<b>1.8</b>	<b>0.059</b>	41.2	0.0000	57.0
<i>R</i>	7.9	0.0000	45.9	0.0000	46.2	3.0	0.0011	50.6	0.0000	46.4

*Примечание.* Условные обозначения признаков даны в методике. **Полужирным** шрифтом выделены недостоверные различия: 1 – различия между провинциями, 2 – межпопуляционные отличия, 3 – внутривидовая гетерогенность.

вость признаков обусловлена как фенотипически, так и генотипически: разные особи одного и того же вида отличаются по генотипу друг от друга. Фенотипическое проявление диапазона варьирования значений признаков обусловлено разным влиянием факторов среды в период заложения и роста цветка и его органов у разных особей.

Различия между ЦП в общей изменчивости варьируют от 30.6 до 46.1 % (у пестичных цветков) и от 9.5 до 50.6 % (у тычиночных цветков) и у подавляющего числа признаков они достоверны (см. табл. 3). Исключение составляет только отсутствие достоверных различий между разными ЦП *P. bifurca* по числу стаминодиев в пестичном цветке ( $P = 0.607$ ). По-видимому, это свидетельствует о том, что пределы варьирования числа стаминодиев в пестичном цветке исчерпаны разнообразием генотипов и условий среды в рамках отдельных ЦП. Различия между ЦП обусловлены взаимодействием географических и экологических факторов. Доля межпопуляционной изменчивости ниже внутривидовой. Проявление межпопуляционной изменчивости – обнаружение достоверных различий между совокупностями, собранными в территориально разобщенных местах, заставляет предполагать, что эти совокупности представляют собой выборки из самостоятельных ЦП.

Между группами ЦП разных геоботанических провинций отмечаются достоверные различия ( $P < 0.001$ ) по подавляющему большинству изученных признаков у обоих типов цветков *P. bifurca*, и доля их в общей изменчивости варьирует от 2.9 до 27.1 (см. табл. 3). Исключение составляет самый автономный признак по своему развитию – число стаминодиев, или тычинок, в обоих типах цветков ( $P = 0.295$ ), а также длина завязи ( $P = 0.059$ ) в тычиночных цветках. Анализ всей структуры изменчивости показывает, что она, во-первых, у тычиночных и пестичных цветков *P. bifurca* имеет сходный характер. Во-вторых, изменчивость признаков у обоих типов цветков, вызываемая влиянием мозаичности экологических условий, различиями в условиях роста разных особей, а также генотипическими различиями между особями, перекрывает по своим масштабам различия даже между удаленными ЦП из контрастных местообитаний.

Наглядную информацию о структуре изменчивости признаков можно получить с помощью анализа главных компонент. Факторный анализ выборок провели по средним значениям признаков для ЦП. Интерпретируемые результаты получили при анализе первых пяти главных компонент (ГК), суммарно объясняющих 82.3 % общей изменчивости всех признаков пестичных цветков (табл. 4). Максимальные нагрузки на первую глав-

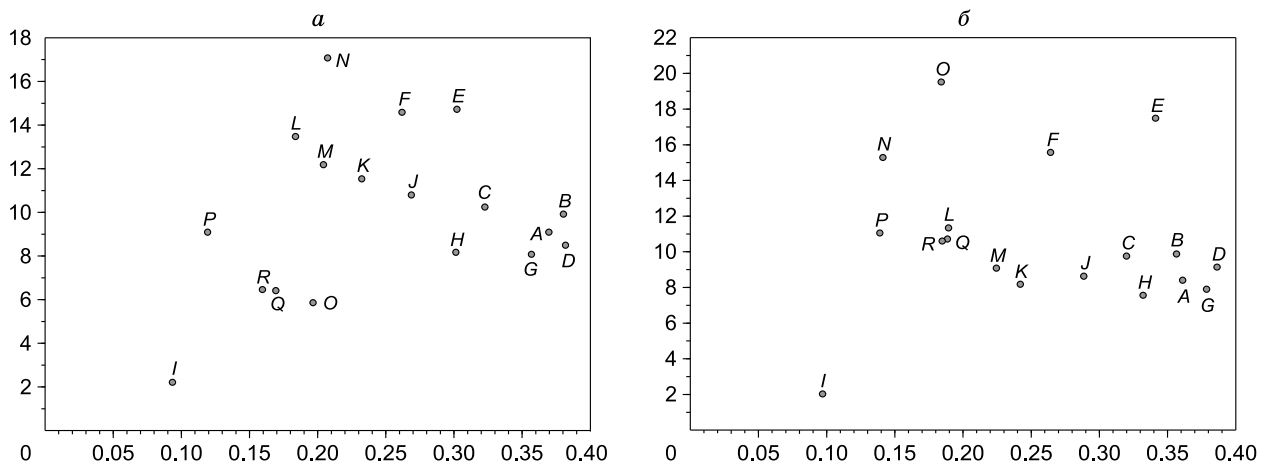
Таблица 4

**Факторная структура изменчивости признаков пестичных и тычиночных цветков разных ценопопуляций *Potentilla bifurca***

Признак	Пестичные цветки					Тычиночные цветки				
	ГК 1	ГК 2	ГК 3	ГК 4	ГК 5	ГК 1	ГК 2	ГК 3	ГК 4	ГК 5
A	0.920	0.048	0.118	-0.173	0.035	0.934	0.201	-0.066	-0.146	0.031
B	0.901	0.006	0.090	-0.198	0.104	0.944	0.060	-0.095	-0.144	-0.029
C	0.778	0.171	-0.059	-0.217	-0.053	0.849	0.159	-0.166	-0.168	0.254
D	0.832	0.250	-0.216	0.241	0.313	0.834	0.107	0.000	0.408	0.272
E	0.622	0.285	-0.310	0.257	0.497	0.760	-0.058	-0.075	0.452	0.261
F	0.533	0.514	-0.432	0.441	0.026	0.384	0.278	0.034	0.558	0.397
G	0.900	0.200	-0.035	0.063	0.057	0.863	0.223	0.146	0.240	0.080
H	0.592	0.278	0.176	0.461	-0.370	0.531	0.413	0.234	-0.015	0.605
I	-0.057	-0.167	0.039	0.855	0.088	0.224	-0.155	-0.239	0.066	0.776
J	0.501	0.743	-0.135	-0.122	-0.114	-0.036	0.385	0.091	0.834	-0.077
K	0.335	0.821	-0.084	-0.057	-0.181	-0.062	0.587	0.045	0.635	0.085
L	0.403	0.852	0.162	-0.041	0.110	0.333	0.833	0.108	0.279	0.064
M	0.330	0.886	-0.048	-0.039	0.110	0.331	0.888	0.081	0.152	-0.055
N	0.128	0.113	-0.866	0.043	-0.067	-0.099	0.599	-0.169	0.287	0.084
O	0.181	-0.055	0.166	0.053	0.893	-0.166	-0.076	0.653	-0.013	-0.587
P	0.437	0.239	0.006	0.074	-0.243	-0.043	0.387	0.701	-0.247	0.168
Q	0.557	-0.051	0.628	0.213	0.018	-0.042	-0.015	0.874	0.232	-0.051
R	0.574	0.106	0.670	0.106	0.074	-0.017	0.055	0.934	0.006	-0.093
EV	6.428	3.410	2.062	1.470	1.444	5.249	2.898	2.794	2.212	1.752
FD, %	0.357	0.189	0.115	0.082	0.080	0.292	0.161	0.155	0.123	0.097

Примечание. Условные обозначения признаков даны в методике. ГК – главная компонента, EV – собственное значение, FD – доля дисперсии.





**Рис. 2.** Распределение пестичных (а) и тычиночных (б) цветков разных ценопопуляций *Potentilla bifurca* в плоскости первых двух главных компонент.

По оси абсцисс – значения фактора 1, по оси ординат – значения фактора 2. Номера ЦП приведены в методике.

ную компоненту имеют диаметр венчика и чашечки, длина и ширина лепестков и внутреннего чашелистика (А–D, G, H). Первая главная компо-

Таблица 5

**Степень выраженности полового диморфизма вторичных признаков у цветков *Potentilla bifurca* на поясno-высотном градиенте**

Признак	Пояс растительности	Степень выраженности полового диморфизма, %	P
А	Степной	16.5*	0.204
	Лесостепной	18.3	
	Высокогорный	10.4	
В	Степной	19.0	0.054
	Лесостепной	21.7	
	Высокогорный	12.2	
С	Степной	18.1	0.154
	Лесостепной	7.4	
	Высокогорный	14.4	
D	Степной	11.8	0.732
	Лесостепной	8.1	
	Высокогорный	9.7	
E	Степной	14.5	0.488
	Лесостепной	21.4	
	Высокогорный	13.9	
F	Степной	10.1	0.608
	Лесостепной	14.5	
	Высокогорный	14.2	
G	Степной	16.9	0.914
	Лесостепной	19.2	
	Высокогорный	16.1	
H	Степной	6.6	0.559
	Лесостепной	5.4	
	Высокогорный	9.1	

Примечание. P – достоверность влияния.

\* Половые различия величин признаков в процентах по формуле, приведенной в методике.

нента интерпретируется как общие размеры околоцветника пестичных цветков *P. bifurca* ( $F_1$ ; 35.7 % дисперсии). Цветки с самыми крупными околоцветниками отмечаются в ЦП Центрального Алтая (№ 1–4) и трех ЦП Убсунурской равнинной опустыненно-степной провинции (№ 16–18); противоположное положение занимают цветки двух ЦП Юго-Восточного Алтая (№ 5, 7) (рис. 2). Со второй главной компонентой тесно связаны параметры андроеца – длина и ширина пыльников, длина тычиночных нитей наружного и внутреннего круга (J–M), а также ширина наружного чашелистика (F). Вторая главная компонента интерпретируется как параметры андроеца ( $F_2$ ; 18.9 % дисперсии). Самые крупные пыльники и длинные тычиночные нити отмечаются у пестичных цветков на юге Алтае-Саянской горной области, самые мелкие – у цветков на севере этой области (в Центральном Алтае). С третьей наиболее тесно связаны три признака: число пестиков (N) и размеры завязей (Q, R) ( $F_3$ ; 11.5 % дисперсии). Четвертую и пятую главные компоненты тесно объединяют только два признака, причем один признак с каждой компонентой в отдельности: число стаминодиев ( $F_4$ ; 8.2 %) и диаметр рыльца ( $F_5$ ; 8.0 %). Такая факторная структура изменчивости признаков пестичного цветка объясняется, скорее всего, тем, что последние два признака слабо связаны с признаками первых трех главных компонент и образуют соответственно каждый свою самостоятельную плеяду.

Интерпретируемые результаты получили при анализе первых пяти ГК, суммарно объясняющих 82.8 % общей изменчивости всех признаков тычиночных цветков (см. табл. 4). Максимальные нагрузки на первую главную компоненту имеют диаметр венчика и чашечки, длина и ширина лепестков, длина внутреннего чашелистиков (А–D, G).

Первая главная компонента интерпретируется как общие размеры околоцветника тычиночных цветков *P. bifurca* ( $F_1$ ; 29.2 % дисперсии). Тычиночные цветки с самыми крупными околоцветниками отмечаются в трех ЦП Центрального Алтая (№ 1–3), трех ЦП Убсунурской равнинной опустыненно-степной провинции (№ 14, 17, 18) и одной ЦП Северной Монголоалтайской провинции (№ 20); противоположное положение занимают цветки одной ЦП Юго-Восточного Алтая (№ 9) и одной ЦП Убсунурской равнинной опустыненно-степной провинции (№ 15) (см. рис. 2). Со второй главной компонентой ( $F_2$ ; 16.1 % дисперсии) тесно связаны длина тычиночных нитей наружного и внутреннего круга ( $L-M$ ). Самые длинные тычиночные нити отмечаются у тычиночных цветков в одной ЦП Юго-Восточного Алтая (№ 5) и двух ЦП Северной Монголоалтайской провинции (№ 20, 21), самые короткие – у цветков в ЦП 2 и 12. С третьей главной компонентой связаны ( $F_3$ ; 15.5 % дисперсии) признаки редуцированной женской генеративной сферы: длина стилодия, диаметр рыльца, длина и ширина завязи ( $O-R$ ). Четвертая главная компонента ( $F_4$ ; 12.3 % дисперсии) объединяет признаки пыльников ( $J, K$ ). Наконец, пятая главная компонента ( $F_5$ ; 9.7 % дисперсии)

группирует вокруг себя только один признак – число тычинок ( $I$ ).

Степень выраженности полового диморфизма цветков *P. bifurca* представлена в табл. 5, из данных которой видно, что половой диморфизм вторичных половых признаков цветков у этого вида четко выражен: абсолютные размерные показатели всех признаков околоцветника тычиночных цветков всегда больше, чем у пестичных. Хотя в разных поясах растительности величина полового диморфизма признаков варьирует, это изменение не носит закономерного характера. Так, у половины признаков ( $A, B, E$  и  $G$ ) половой диморфизм ярче выражен в ЦП лесостепного пояса, в то время как у другой части признаков ( $C, D$  и  $H$ ) – в степном и высокогорном поясах. Однако данные различия недостоверны. Полученные нами сведения в целом не подтверждают предположение В.А. Геодакяна (1987). Известно, что каждый признак обладает спецификой изменения как диапазона варьирования, так и согласованной его изменчивости (Мамаев, 1973; Ростова, 2002). Именно эта специфичность, по нашему мнению, не дала возможности выявить закономерность в степени выраженности полового диморфизма цветков *P. bifurca* на поясно-высотном градиенте.

## ВЫВОДЫ

1. По внутрипопуляционной изменчивости большинство признаков тычиночных и пестичных цветков *P. bifurca* относятся к стабильным ( $CV < 20\%$ ). Исключение составляют размеры наружного чашелистика, длина тычиночных нитей наружного и внутреннего круга и число пестиков (у пестичных цветков), диаметр рыльца и размеры завязи (у тычиночных цветков).

2. Пределы изменчивости признаков тычиночных и пестичных цветков *P. bifurca* между ЦП незначительно перекрывают различия внутри ЦП, что повышает их диагностическую ценность.

3. По степени общей и согласованной изменчивости среди изученных признаков у обоих типов цветков выделены группы, различающиеся по роли экзо- и эндогенных факторов в их варьировании. Признаки околоцветника характеризуются

более высокой детерминированностью, чем признаки генеративной сферы.

4. Основной вклад в общую изменчивость признаков обоих типов цветков вносят различия между особями в ЦП (40.0–92.5 %), ЦП в одной провинции (9.5–50.6 %) и ЦП разных геоботанических провинций (2.9–27.1 %).

5. Степень выраженности полового диморфизма цветков *P. bifurca* закономерно не изменяется на поясно-высотном градиенте.

*Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП “Интеграция” (1997–2000 гг.), 6-го конкурса экспертизы 1999 г. проектов молодых ученых РАН (№ 276), 3-го Лаврентьевского конкурса молодых ученых СО РАН 2003 г. (№ 72), гранта Президента РФ (МК-1088.2005.4).*

## ЛИТЕРАТУРА

- Берг Р.Л.** Стандартизирующий отбор в эволюции цветка // Бот. журн. 1956. Т. 41, № 3. С. 318–334.
- Берг Р.Л.** Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору в эволюции цветка // Там же. 1958. Т. 43, № 1. С. 12–28.
- Берг Р.Л.** Стабилизирующий отбор в эволюции размеров цветков и семян травянистых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1964. 48 с.
- Волкова Е.А.** Ботаническая география Монгольского и Гобийского Алтая. СПб., 1994. 132 с.
- Волкович В.Б.** Соотношение мужских и женских растений в популяциях *Aruncus vulgaris* (Rosaceae) и особенности их роста и развития // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 4. С. 458–465.
- Геодакян В.А.** Эволюционная логика дифференциации полов в филогенезе и онтогенезе: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1987. 39 с.
- Годин В.Н.** Морфология цветков *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 3. С. 457–464.

- Годин В.Н.** Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* в Центральном и Юго-Восточном Алтае. 1. Мономорфные ценопопуляции // Бот. журн. 2005а. Т. 90, № 4. С. 563–575.
- Годин В.Н.** Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* в Центральном и Юго-Восточном Алтае. 2. Гетероморфные ценопопуляции // Там же. 2005б. Т. 90, № 5. С. 655–668.
- Годин В.Н.** Половая структура ценопопуляций *Potentilla bifurca* в Алтае-Саянской горной области // Журн. Сиб. федерал. ун-та. Биология. 2015. Т. 8, № 3. С. 287–298.
- Годин В.Н., Басаргин Е.А.** Морфология цветков *Potentilla bifurca* L. (*Rosaceae*) в связи с половой дифференциацией // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 10. С. 1508–1514.
- Животовский Л.А.** Популяционная биометрия. М., 1991. 271 с.
- Куминова А.В.** Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Мамаев С.А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М., 1973. 283 с.
- Растительный покров** и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск, 1985. 256 с.
- Растительный покров** Хакасии. Новосибирск, 1976. 424 с.
- Ревушкин А.С.** Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 320 с.
- Рокицкий П.Ф.** Биологическая статистика. Минск, 1964. 327 с.
- Ростова Н.С.** Корреляции: структура и изменчивость. СПб., 2002. 308 с.
- Урбах В.Ю.** Математическая статистика для биологов и медиков. М., 1963. 323 с.
- Шмидт В.М.** Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
- Юзепчук С.В.** *Rosoideae* // Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. X. 676 с.
- Юнатов А.А.** Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.; Л., 1950. 224 с.
- Gender and sexual dimorphism in flowering plants.** Berlin, 1999. 305 p.
- Wolf Th.** Monographie der Gattung *Potentilla* // Bibliographie der Botanik. Stuttgart, 1908. Hf. 71. S. 1–715.