

УДК 582.766.5:581.332

СТРУКТУРА ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РОДА *CESTRUM* (SOLANACEAE). ТИПИЧНАЯ ФОРМА И ОТКЛОНЕНИЯ (МОРФОЗЫ)

© 2024 г. А. Е. Пожидаев*, В. В. Григорьева**, А. Н. Семенов

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376 Россия

*E-mail: pae62@mail.ru

**E-mail: grigorieva@binran.ru

Поступила в редакцию 07.04.2023 г.

После доработки 21.03.2024 г.

Принята к публикации 25.04.2024 г.

Изучена индивидуальная изменчивость морфологических признаков пыльцы 55 видов рода *Cestrum* (Solanaceae) при помощи светооптического (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов. Типичные пыльцевые зерна изученных видов 3-кольпоратные; оры экваториально вытянутые, у пыльцы некоторых видов образуют сплошной экваториальный оровый пояс; скульптура гладкая, струйчатая, морщинистая или бугорчатая, а также существуют промежуточные варианты. Описаны размах и структура изменчивости морфологических признаков пыльцы (число и расположение апертур и скульптура поверхности) в изученных образцах видов *Cestrum* на индивидуальном уровне и на уровне рода в целом. Изменчивость изученных признаков пыльцы укладывается в непрерывные, закономерные, транзитивно упорядоченные (таксон-неспецифичные и рангово-независимые; поверх границ родства таксонов и гомологии структур) геометрические ряды. Признаки пыльцы малоинформативны для уточнения секционного деления рода (все секции рода палиноморфологически неоднородны), хотя они могут использоваться для диагностики отдельных видов. Изученные виды не удается распределить на какие-либо четкие группы в соответствии с рассмотренной системой рода — признаки пыльцы перекрывающиеся, их изменчивость параллельна и транзитивна. Различение дискретных признаков в непрерывном многообразии имеет характер скорее логический и требует существенной (с теоретической точки зрения) редукции естественного многообразия — наблюдаемой изменчивости. В неделимые (непрерывные) и целостные (упорядоченные) ряды оказываются объединены типичная и атипичная изменчивость форм расположения апертур. Различные формы расположения апертур могут быть типичными в разных таксонах, принадлежать не разным архетипам (схема тела разных таксонов), а вместе с атипичными формами пыльцы выстраиваются в непрерывные и геометрически упорядоченные транзитивные (параллельные) морфологические ряды. Описанные свойства структуры индивидуальной изменчивости рассматриваются с позиции нетипологической модели биологической формы (метаморфоз).

DOI: 10.31857/S0044459624030031, EDN: vdchqa

РЕДУКЦИИ КАК СПОСОБ ОБЪЯСНЕНИЯ (КАРТИНА МИРА)

Биология, как и вся европейская наука, родилась в рамках онтологических редукций, возникших еще в донаучный период в классической метафизике (представление о роде как сущности, идее, форме; определение понятия через ближайший род и видовое отличие; объяснение через подведение под понятие) вне задачи описания структуры биологической изменчивости (Куприянов, 2005; Поздняков, 2015; Любарский, 2018). Это в итоге определило и ограничило набор тех

метафор и интуиций (дискретный тип, дискретно-иерархическая классификация, дивергентное генеалогическое древо), которые легли в основу научного подхода к изучению природы (научная картина мира).

Онтологическая редукция предмета исследования происходит в момент, когда мы начинаем говорить не о целостном мире, вполне нечленораздельном в наивном опыте, а решаем различать предметы по признакам (ввиду практической необходимости). Цель этой редукции — в описании наличной изменчивости (познание начинается

с “наречения имен”, поэтому Линней и называл себя “новым Адамом”). Нарекая (означивая) типичные, наиболее распространенные формы или признаки живых тел (пыльцевых зерен), мы выделяем их онтологически, наделяем их индивидуальную форму собственным бытием, свойством быть. Редукция состоит в том, что сходство типичных форм рассматривается как наиболее существенное, субстанциональное свойство. Отсюда возникает представление о биологической реальности как о разнообразии дискретных типов признаков, исходно разделенных небытием на неперекрывающиеся классы (дискретные типы, монофилетические таксоны), и о родо-видовой организации живого, его иерархии (классификация), а затем и генеалогии (филогения).

Действительно, кажется логически вполне допустимым и даже интуитивно верным и ожидаемым, что дискретные (в силу поголовной смертности) живые тела должны и признаки иметь дискретные, а потому могут быть без остатка, с точностью до живого тела, распределены по дискретным (неперекрывающимся) классам и подклассам (логические роды и виды). Тогда соблюдается логическая эквивалентность процедур (типологический универсум; In Memoriam..., 2007; Любарский, 2018; Павлинов, 2018, с. 158) делительных мерономических классификаций частей живых тел (деление архетипа на мероны, части и признаки; система гомологизаций; диагноз; интенционал, содержание понятия “таксон”) и объединительных таксономических классификаций самих живых тел (экстенционал, объем понятия “таксон”).

Кажется не менее верным, что атипичная изменчивость является результатом уклонений от морфологически центральной типичной формы и прочно ассоциируется с беспорядком и неопределенной множественностью подлунного мира (акциденции).

Однако, несмотря на интуитивную ясность и даже проверенную опытом эффективность типологического подхода, который, кажется, не нуждается в специальных доказательствах, в действительности то, что типичная форма является признаком таксона (типологического или филогенетического), доказывать не просто, не прибегая к дополнительным онтологическим и метафизическим предположениям, которые сами нуждаются в последовательном обосновании (Оскольский, 2007; Поздняков, 2015; Любарский, 2018).

В то же время наблюдаемая биологическая изменчивость неоднократно давала повод для описания существования параллельного морфологического сходства (независимого, в неродственных таксонах), выходящего за рамки родо-видовой

упорядоченности и выстраиваемого в последовательные (трансформационные, генеративные и генетические) ряды. Эта изменчивость отразилась в представлениях об очень разных явлениях (лестница существ, параллелизм, метаморфоз, рефрен, градация, клина), от многих из которых, когда-то казавшихся вполне очевидными (Мирзоян, 2013), отказались как от “метафизики” и натурфилософских выдумок в пользу идеи дискретных типов, дивергентной эволюции, генеалогического древа и монофилии таксонов.

Атипичную изменчивость изредка описывают как всевозможные модификации, морфозы, отклонения (Чупов, 1972), а чаще вовсе не фиксируют ни в систематических, ни в морфологических исследованиях. Прежде всего на том основании, что эти отклонения всегда редки, выглядят необычно и устойчиво не наследуются; эта изменчивость не может быть обобщена до родовых понятий. Очередная редукция произошла на наших глазах. Из типичных, таксоноспецифичных форм, описанных морфологом, систематик отбирает случаи апоморфного сходства, и только синапоморфии используются для эволюционных построений (реконструкция филогенеза). Практически это означает, что большая часть изменчивости, по сути, игнорируется (так как не несет филогенетического сигнала) и выводится из-под эволюционной интерпретации, а значит, и причинного (научного) объяснения (картина мира).

Поклоение мужских гаметофитов (пыльцевые зерна, содержащиеся в одном бутоне, пыльнике, микроспоры постмейотической тетрады; результат бесполого размножения — популяция гаплоидных, близкородственных гаметофитов, одноклеточных, на момент заложения апертур) может служить экстремальной моделью полной индивидуальной изменчивости полного поколения генеалогической клады в разных таксонах.

Пыльца — это онтологически полное поколение, полнота которого состоит в том, что на этом этапе жизненного цикла нет смерти как биологического явления. Содержимое пыльника — это не случайная выборка, доступная для изучения на примере спорофитного поколения, а естественный фрагмент и целостный образец генеральной совокупности (все потомки одного предка; модель полного поколения рода). В силу перечисленного задача описания свойств целостного морфологического многообразия живых тел, представляющаяся вполне фантастической на примере спорофитного поколения, оказывается технически несложной на примере полного поколения гаметофитов (пыльцы).

В качестве объекта для такого исследования послужил род *Cestrum* (триба *Cestreae* подсемейства *Cestroideae*) — второй по величине род в семействе *Solanaceae* после рода *Solanum* (Hunziker, 2001; Olmstead et al., 2008). Его представители — главным образом вечнозеленые, реже листопадные кустарники или небольшие деревья, произрастающие на юге Северной Америки, в Центральной и Южной Америке. Некоторые виды имеют декоративное, лекарственное значение и широко культивируются в странах Старого Света, частично там натурализуясь. Среди представителей рода есть растения, обладающие токсическими свойствами.

Вопросы объема рода, его систематики, а также связи с другими родами сем. *Solanaceae* до сих пор остаются не до конца решенными. Первая значительная систематическая обработка р. *Cestrum* была сделана Франси (Francey, 1935, 1936), и, согласно ей, этот род объединяет 257 видов, разделенных на 2 секции: *Eucestrum* и *Habrothamnus*. Д'Арси (D'Arcy, 1979, 1991) и Ольмстед с соавт. (Olmstead et al., 2008) рассматривают род в объеме 175 видов. Ханзикер (Hunziker, 2001) сократил объем рода до 150—200 видов. Ни (Nee, 2001), критически пересмотрев существующие системы р. *Cestrum*, сохранил в нем лишь 150 видов, распределив их по 3 секциям (*Pseudocestrum*, *Cestrum*, *Habrothamnus*) и 22 сериям.

В трибе *Cestreae* род *Cestrum* тесно связан с родами *Sessea* Ruiz. & Pav. и *Vestia* Willd. (Benítez de Rojas, D'Arcy, 1998; Olmstead et al., 2008). Сравнительный палиноморфологический анализ родов *Cestrum*, *Sessea*, *Vestia* показал, что по признакам пыльцы невозможно провести границу между этими близкими родами (Benítez de Rojas, Laportte, 2005).

В литературе приведены изображения пыльцы и данные по ее морфологии лишь для небольшого числа видов (Gentry, 1986; Silva et al., 2003; Stafford, Knapp, 2006; Barth, Duarte, 2008; Vignoli-Silva et al., 2015). Исключение составляют бразильские виды, пыльца которых изучена детально (Silva et al., 2003; Vignoli-Silva et al., 2015). Описав с помощью оптического микроскопа пыльцу 12 видов *Cestrum*, произрастающих во влажных лесах Байи на северо-востоке Бразилии, авторы (Silva et al., 2003) выделили по характеру их скульптуры три основных палинологических типа пыльцевых зерен: 1) гладкие, 2) бородавчатые, 3) струйчатые. Выявленные палиноморфологические признаки (форма пыльцевого зерна, очертания эндоапертур, скульптура поверхности) позволили авторам составить ключ для определения изученных видов *Cestrum* по их пыльце. Полученные данные позволили сделать вывод о палиноморфологической неоднородности

этого рода. Основной вывод данной работы: признаки пыльцевых зерен могут быть использованы для уточнения систематики р. *Cestrum* (Silva et al., 2003). Кроме того, авторы отмечают, что данные по морфологии пыльцы подтверждают самостоятельность некоторых спорных видов *Cestrum* (Vignoli-Silva et al., 2015). Таким образом, существует потребность в дополнительных палиноморфологических исследованиях пыльцевых зерен на примере большего числа видов р. *Cestrum*.

В работе Ни (Nee, 2001) 150 видов, насчитываемых им в роде, распределены на 3 секции (*Pseudocestrum*, *Cestrum*, *Habrothamnus*) и 22 серии (для серий приведены только типовые виды секций, а список всех видов дан по алфавиту). Это не позволило составить полный список распределения всех исследованных видов по трем секциям системы рода (Nee, 2001). Составление подобных списков требует монографической работы систематики, поэтому в настоящей работе использована более ранняя система рода по Франси (Francey, 1935, 1936), согласно которой этот род объединяет 257 видов, разделенных на 2 секции (*Habrothamnus* и *Eucestrum*). Для части исследованных видов их систематическое положение внутри рода осталось неизвестным. Поэтому задачи данного исследования сосредоточены не столько на подробном анализе размаха изменчивости и специфичности признаков пыльцы с точки зрения таксономии и филогении рода или на детальном изучении внутривидовой и популяционной изменчивости. Однако доступный материал (более 50 видов из 150—200 описанных) вполне репрезентативен для решения поставленной задачи — сравнения свойств индивидуальной изменчивости в пределах р. *Cestrum* и в других таксонах.

Статья продолжает описание свойств индивидуальной изменчивости морфологических признаков пыльцы и способов ее теоретической интерпретации (Пожидаев, 2015; Пожидаев, Петрова, 2022; Пожидаев и др., 2023).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили зрелые пыльцевые зерна, содержащиеся в одном-двух бутонах, взятых с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (ЛЕ). Пыльцевые зерна исследовали с помощью светового (СМ) и сканирующего электронного микроскопов (СЭМ). Для светооптического исследования использовали метод ацетолизной обработки пыльцы по Эрдтману (Erdtman, 1952). Препараты изучали при помощи микроскопа Carl

Zeiss Jenaval. Для описания размаха индивидуальной изменчивости признаков пыльцы обследовались два-три препарата каждого образца (или более в случае интересной морфологии). Детали строения поверхности пыльцевых зерен уточняли на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6390 в Центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучена морфология пыльцы 55 видов р. *Cestrum* (Приложение 1). Проведенное сравнительное изучение морфологии пыльцы показало, что пыльцевые зерна всех изученных видов одиночные (монады); типичной является 3-кольпоратная пыльца (рис. 1—3). Пыльцевые зерна широкоэллиптические, почти сферические или слегка сплющено-сферические. В очертании с полюса округлые, слабо-трехлопастные, реже округло-треугольные, ангулеапертурные; в очертании с экватора эллиптические или почти округлые.

Апертуры меридиональные, сложные — кольпоратные. Экзоапертуры (кольпы) длинные, глубокие, узкие или довольно широкие, сужающиеся к полюсам с закругленными концами, со слегка утолщенными и более или менее ровными краями. Эндоапертуры (оры) вытянутые, экваториально ориентированные, со слегка волнистыми, четко очерченными или с нечеткими краями, часто имеют сужение в области кольпы (*C. nocturnum*, рис. 1о; *C. viride*, рис. 3у). У некоторых видов концы экваториально вытянутых ор сливаются, образуя экваториальный пояс (рис. 1с). Концы ор часто нечеткие, иногда суженные или могут быть расщепленными у разных пыльцевых зерен в одном образце (*C. mathewsii*, рис. 3г, з'). Четкость краев и концов ор, а также форма оры — признак непостоянный и может варьировать у одного вида в разных образцах или даже в одном образце. В полярном положении пыльцевых зерен в СМ отчетливо видно, что края мезокольпиумов приподымаются, эктэксина расслаивается и заметно утолщается, образуя у некоторых видов заметную (*C. euanthes*, рис. 2в; *C. viride*, рис. 3з), а у других менее выраженную (*C. mathewsii*, рис. 3в) камеру над орой. Детали строения экзо- и эндоапертур (длина и ширина, форма, степень слияния) являются признаками, которые могут характеризовать отдельные виды.

Пыльцевые зерна изученных видов р. *Cestrum* имеют средние **размеры** от 27 до 58 мкм по максимальной оси (полярной оси или экваториальному диаметру, в зависимости от формы пыльцевого зерна). Самые мелкие пыльцевые

зерна встречаются у *C. panamense* (полярная ось 27.2—43.3 мкм; экваториальный диаметр 33.9—38.8 мкм), самые крупные — у *C. hartwegii* (полярная ось 49.5—58.7 мкм, экваториальный диаметр 45.8—51.7 мкм; рис. 1е—к) и *C. amictum* (полярная ось 48.8—58.0 мкм, экваториальный диаметр 45.8—49.5 мкм). В разных образцах одного и того же вида размеры пыльцы колеблются от 3 мкм (у *C. anagyris*) до 12 мкм (у *C. bourgeanum*). Для большинства исследованных видов размах изменчивости этого признака составляет 5—7 мкм.

Экзина тектатная, колумеллы в световой микроскоп не просматриваются. Толщина экзины у пыльцы большинства изученных видов 2.0—2.8 мкм. Однако у *C. anagyris* обнаружены пыльцевые зерна с более тонкой экзиной, 1.5 мкм толщиной. Самая толстая оболочка выявлена у пыльцы *C. floribundum*, 3.2—3.4 мкм толщиной.

Использование СЭМ для исследования **скульптуры поверхности** пыльцевых зерен р. *Cestrum* показало, что пыльца изученных представителей достаточно разнообразна по признакам скульптуры. Среди изученных видов можно различать четыре крайних типа скульптуры по наличию или отсутствию соответствующих скульптурных элементов: гладкая, бугорчатая, морщинистая и струйчатая.

Гладкая (*C. euanthes*, рис. 4а) или шероховатая поверхность пыльцевых зерен без ясных перфораций (*C. dumetorum*, рис. 4б; *C. latifolium*, *C. buxifolium*, *C. hirsutum*, *C. moritzii*), иногда неровная или почти волнистая за счет редких перфораций (*C. oblongifolium*, *C. racemosum*, *C. confertum*, *C. alternifolium*, *C. flavescens*, *C. reflexum*).

Бугорчатая скульптура (*C. parqui*, рис. 4с; *C. strigillatum*, рис. 4х; *C. hirtum*, рис. 4ч) нередко хорошо просматривается на СМ. Данные СЭМ позволяют описать детали: бугорки крупные высокие (*C. elegans*, рис. 4и) или широкие плоские, округлые или чаще неправильной формы (особенно у *C. strigillatum*, рис. 4х), 3.5—5.0 мкм в диаметре; поверхность бугров более менее гладкая. Под СЭМ поверхность таких зерен иногда может выглядеть почти гладкой (*C. viride*, рис. 2к; *C. conglomeratum*, рис. 4м).

Морщинистая скульптура. Морщины короткие, беспорядочно расположенные или слабо ориентированные меридионально. Бывает крупноморщинистая (*C. psittacinum*, рис. 4н; *C. lanuginosum*; *C. anagyris*), иногда похожая на крупнобугорчатую (*C. rigidum*, рис. 4ф), с широкими, крупными скульптурными элементами и более или менее гладкой поверхностью между глубокими впадин; или мелкоморщинистая (*C. hartwegii*, рис. 4з; *C. thyrsoides*, рис. 4о; *C. nitidum*) — морщины узкие, иногда похожи на струйки, но менее единообразно ориентированы (*C. bigibbosum*, рис. 4в),

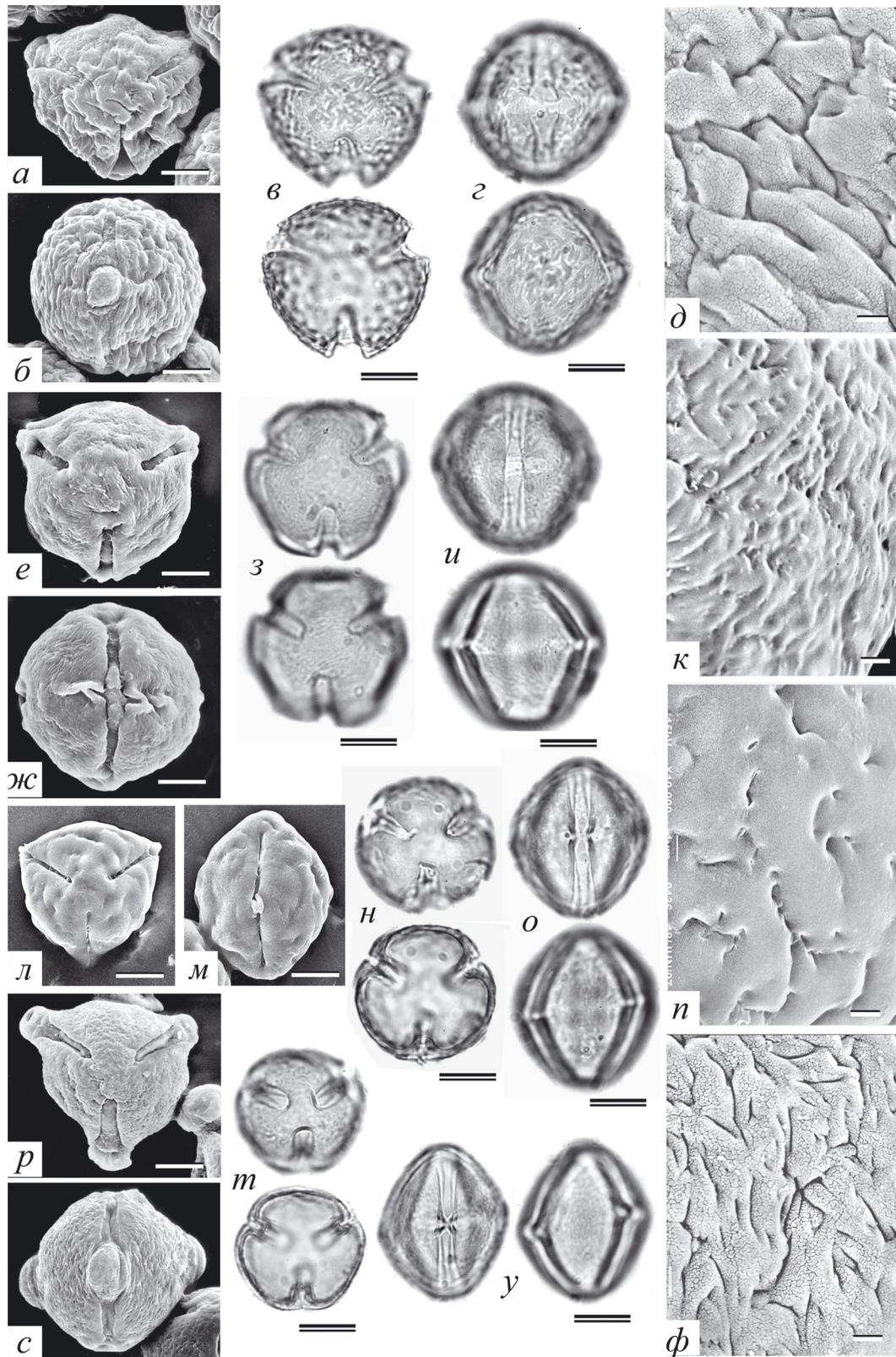


Рис. 1. Морфология типичных пыльцевых зерен представителей р. *Cestrum*: а–д — *C. elegans*, е–к — *C. hartwegii*, л–п — *C. nocturnum*, р–ф — *C. psittacinum*.

а, в, е, з, л, н, р, т — вид пыльцевого зерна с полюса; б, г, ж, и, м, о, с, у — вид пыльцевого зерна с экватора; д, к, н, ф — скульптура поверхности. а, б, д, е, ж, к, л, м, н, р, с, ф — СЭМ; в, г, з, и, н, о, т, у — СМ. Для каждого пыльцевого зерна (СМ) показан верхний и нижний фокус. Масштабные линейки: а–г, е–и, ж–о, з–у — 10 мкм; д, к, н, ф — 1 мкм.

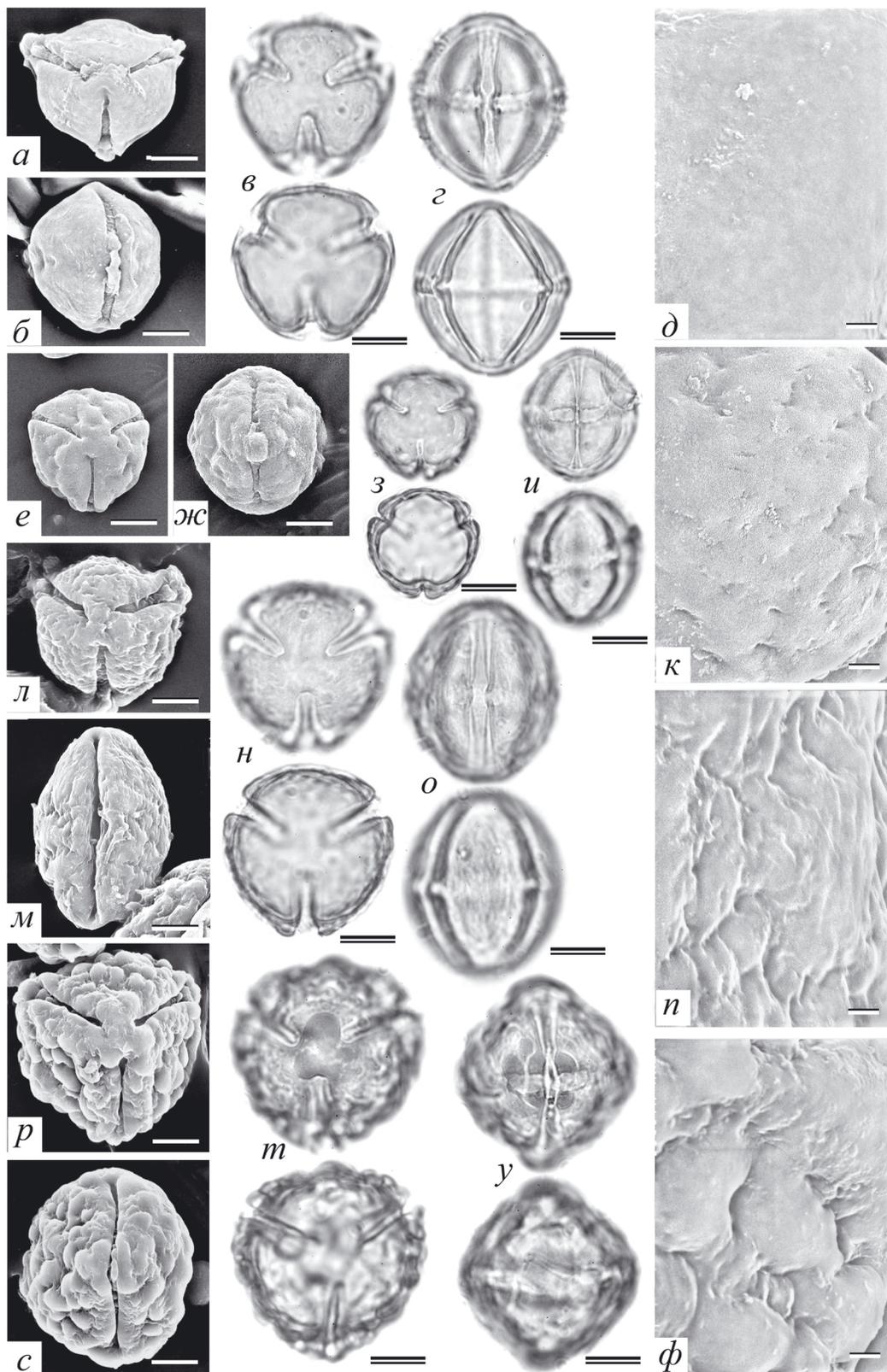


Рис. 2. Морфология типичных пыльцевых зерен представителей р. *Cestrum*: а–д — *C. euanthes*, е–к — *C. viride*, л–п — *C. parqui*, р–ф — *C. strigillatum*.

а, в, е, з, л, н, р, т — вид пыльцевого зерна с полюса; б, г, ж, и, м, о, с, у — вид пыльцевого зерна с экватора; д, к, п, ф — скульптура поверхности. а, б, д, е, ж, к, л, м, н, р, с, ф — СЭМ; в, г, з, и, н, о, т, у — СМ. Для каждого пыльцевого зерна (СМ) показан верхний и нижний фокус. Масштабные линейки: а–г, е–и, ж–о, з–у — 10 мкм; д, к, п, ф — 1 мкм.

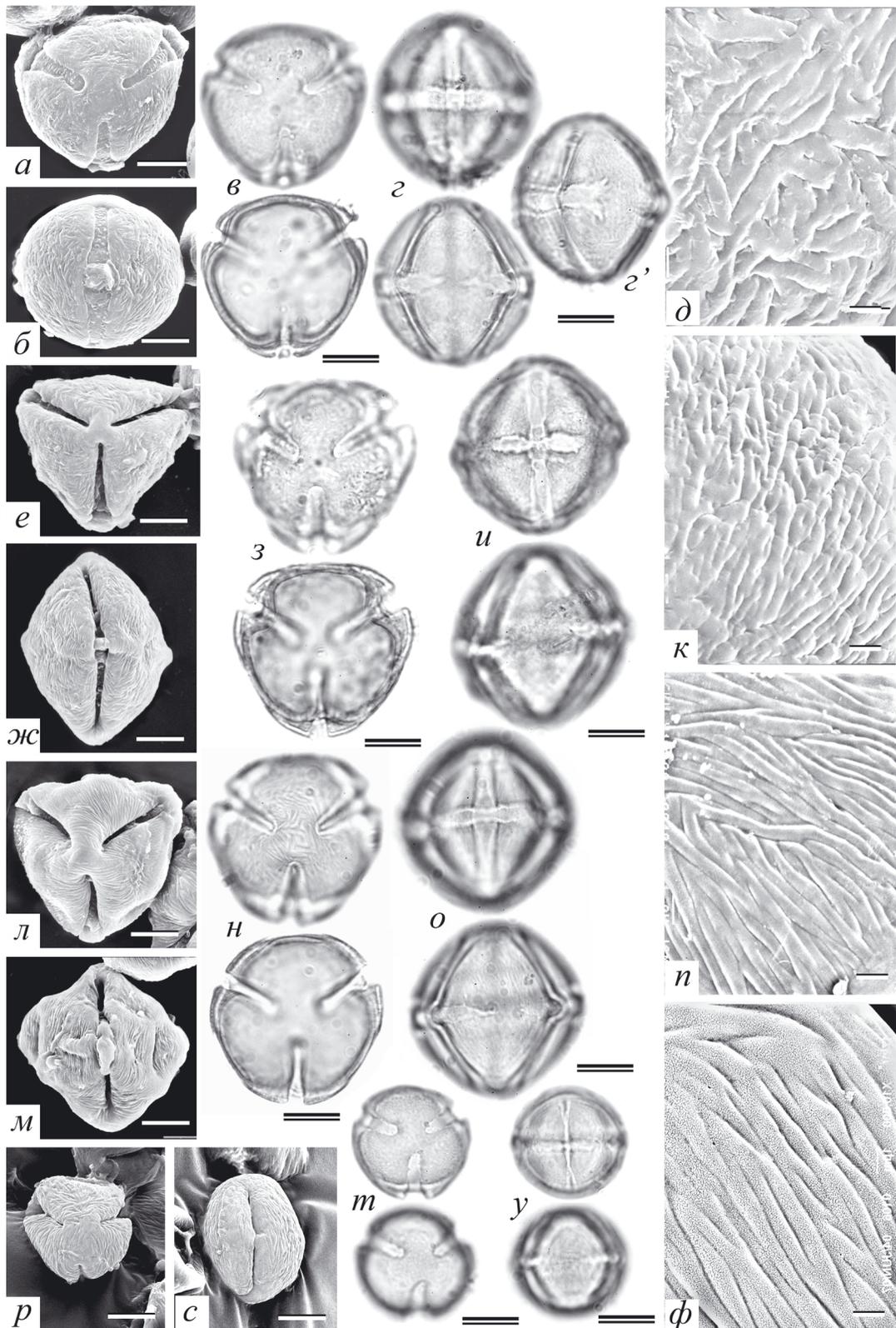


Рис. 3. Морфология типичных пыльцевых зерен представителей р. *Cestrum*: а–д — *C. mathewsii*, е–к — *C. bigibbosum*, л–п — *C. bracteatum*, р–ф — *C. subpulverulentum*.

а, в, е, з, л, н, р, т — вид пыльцевого зерна с полюса; б, г, ж, и, м, о, с, у — вид пыльцевого зерна с экватора; д, к, п, ф — скульптура поверхности. а, б, д, е, ж, к, л, м, н, р, с, ф — СЭМ; в, г, з, и, н, о, т, у — СМ. Для каждого пыльцевого зерна (СМ) показан верхний и нижний фокус. Масштабные линейки: а–г, е–и, ж–о, з–у — 10 мкм; д, к, п, ф — 1 мкм.

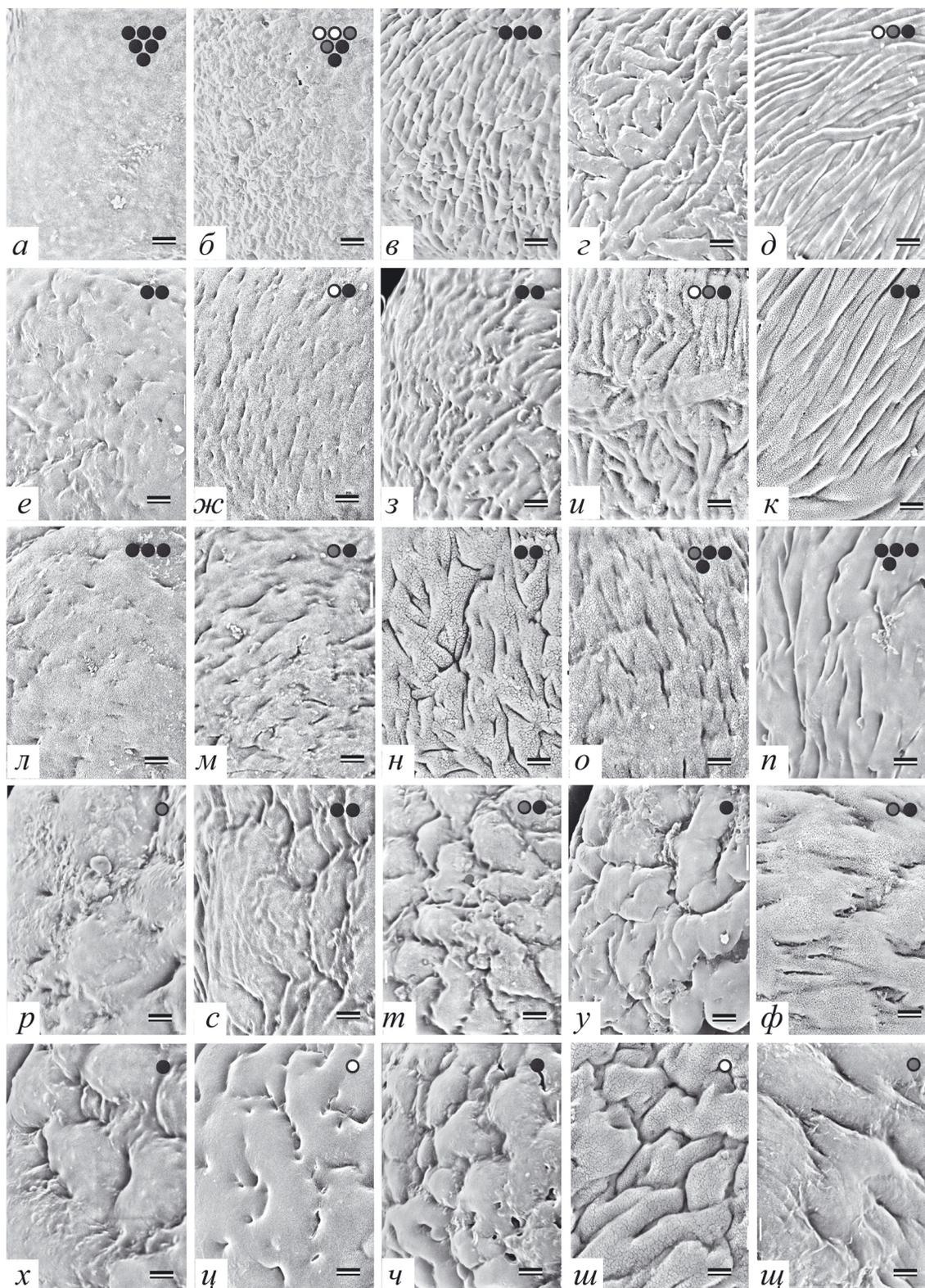


Рис. 4. Изменчивость признаков типичной скульптуры пыльцевых зерен представителей р. *Cestrum*: а — *C. euanthes*; б — *C. dumetorum*; в — *C. bigibbosum*; г — *C. mathewsii*; д — *C. bracteatum*; е — *C. microphyllum*; ж — *C. discolor*; з — *C. hartwegii*; и — *C. roseum*; к — *C. subpulverulentum*; л — *C. viride*; м — *C. anagyris*; н — *C. psittacinum*; о — *C. thyrsoides*; п — *C. diurnum*; р — *C. laxum*; с — *C. parqui*; т — *C. conglomeratum*; у — *C. jaegeri*; ф — *C. rigidum*; х — *C. strigillatum*; ц — *C. nocturnum*; ч — *C. hirtum*; ш — *C. elegans*; щ — *C. laurifolium*. Точками в правом верхнем углу кадра обозначено число видов со схожей скульптурой: белые — секция *Habrothamnus*, черные — секция *Eucestrum* (Francey, 1935, 1936), серые — секция неизвестна. Масштабная линейка — 1 мкм.

с перфорациями, собранными в неглубокие впадины (*C. psittacinum*, рис. 1р–ф; *C. discolor*, рис. 4ж).

Струйчатая скульптура под световым микроскопом едва просматривается либо совсем неразличима. Под СЭМ у пыльцы разных видов *Cestrum* струи на поверхности пыльцевых зерен различаются длиной, шириной, расположением. Струи длинные и тонкие (*C. bracteatum*, рис. 4д) или более широкие (*C. subpulverulentum*, рис. 4к), иногда похожие на морщины, но более тонкие и единообразно ориентированные более или менее меридионально. Для пыльцы *C. mathewsii* (рис. 4г) характерны разветвляющиеся струи, не имеющие общего направления. У некоторых видов скульптура на полюсах и вдоль края апертуры из струйчатой и морщинистой переходит в более гладкую (*C. rigidum*, рис. 4ф).

Кроме перечисленных терминальных форм скульптуры с хорошо выраженными признаками существуют виды с промежуточными вариантами признаков, тонкие градиенты промежуточных состояний которых не всегда однозначно позволяют отнести скульптуру вида к тому или иному варианту (рис. 4).

Описанные варианты скульптур распределены между изученными видами более или менее равномерно (рис. 4, число видов и их секционное деление показаны числом и цветом точек в правом верхнем углу); распределение вариантов скульптур по секциям также не обнаруживает какой-либо заметной специфичности (Приложение 1). В р. *Cestrum* незначительно преобладают виды с однообразной гладкой (рис. 4а), почти гладкой или шероховатой скульптурой (рис. 4а, б, е, л), у которой все скульптурные элементы (перфорации, морщины, бугорки, струи) могут быть слабо выражены или почти неразличимы. Немного меньше число видов с различными вариантами мелкоморщинистой, мелкоструйчатой скульптуры (рис. 4в–д, з–к) и с их разнообразными слабо различимыми промежуточными состояниями, с большей или меньшей выраженностью одного из вариантов признака. Меньшая доля видов с более разнообразной крупноморщинистой (рис. 4н–п, ф, ш) и крупнобугорчатой пыльцой (рис. 4р–у, х–ш). Подобные подсчеты сильно зависят от того, с какой подробностью развернут непрерывный ряд.

Индивидуальная изменчивость формы расположения апертур пыльцы в роде Cestrum

Типичные формы пыльцевых зерен по числу и расположению апертур оказываются лишь малой частью естественной изменчивости, наблюдаемой в р. *Cestrum* (рис. 5, 6а). В 29 из 55 исследованных видов (более половины; Приложение 1) в пределах одного пыльника, кроме типичной 3-кольпоратной

пыльцы, были обнаружены разнообразные атипичные формы, отклоняющиеся по числу и расположению апертур (рис. 5, 6). Все формы пыльцы, обнаруженные в р. *Cestrum*, отклоняющиеся и типичная (т.е. вся индивидуальная изменчивость), изображенные в некоторой стандартной проекции, могут быть составлены в один непрерывный геометрически упорядоченный ряд (рис. 6а). В этом ряду геометрически наиболее простая отклоняющаяся форма с одной циклической апертурой, которая делит пыльцевое зерно на две равные половины (рис. 5а, г; рис. 6а, форма А), за счет ассиметричного изгибания кольцевой апертуры в одну сторону и постепенного появления дополнительной кольпы из зачатков на противоположных сторонах циклической апертуры (рис. 5б, в; рис. 6а, формы В и С) постепенно “превращается” в типичную 3-кольпатную форму (рис. 6а, D). Ряд может быть продолжен, и за счет симметричного изгибания в обе стороны (рис. 6а, F) циклическая апертура исходной формы (рис. 6а, А) постепенно “закручивается” как шов на теннисном мяче и “превращается” в 4 W-образно расположенные кольпы (рис. 5и–л, р; рис. 6а, G). Затем 4-кольпатная W-форма (рис. 6а, G) за счет появления 2 дополнительных апертур на ее противоположных сторонах (рис. 5м, о; рис. 6а, H и I) “преобразуется” в 6-ругатную тетраэдр-форму (рис. 5н, с–у; рис. 6а, J) с 6 апертурами, расположенными глобально по ребрам. Кроме того, существуют отклоняющиеся формы 3-кольпатной пыльцы (рис. 6а, D), у которых апертуры занимают такое положение, в котором появление дополнительной апертуры (рис. 5е–з; рис. 6а, E) “превращает” ее в 6-руговую тетраэдр-форму. Также 3-кольпатная форма может быть прямо трансформирована в 6-ругатную, за счет возникновения на одном из ее полюсов широкого парасинкольпа (рис. 5ф–ч; рис. 6а, K). Вопрос о направлении ряда и предпочтительности какого-либо из возможных направлений остается открытым. В целях данной работы удобнее начинать описание ряда с геометрически наиболее простой формы (с одной циклической апертурой, которая делит пыльцевое зерно на две равные половины; рис. 5а, г; рис. 6а, А), а не, например, с типичной формы.

В изученных образцах пыльцы р. *Cestrum* обнаружен разный размах изменчивости атипичных форм: в образцах атипичные формы встречаются в неполных наборах, в небольшом числе вариантов и в разных сочетаниях (Приложение 1).

Распределение по секциям отклоняющихся форм расположения апертур также не обнаруживает какой-либо заметной специфичности.

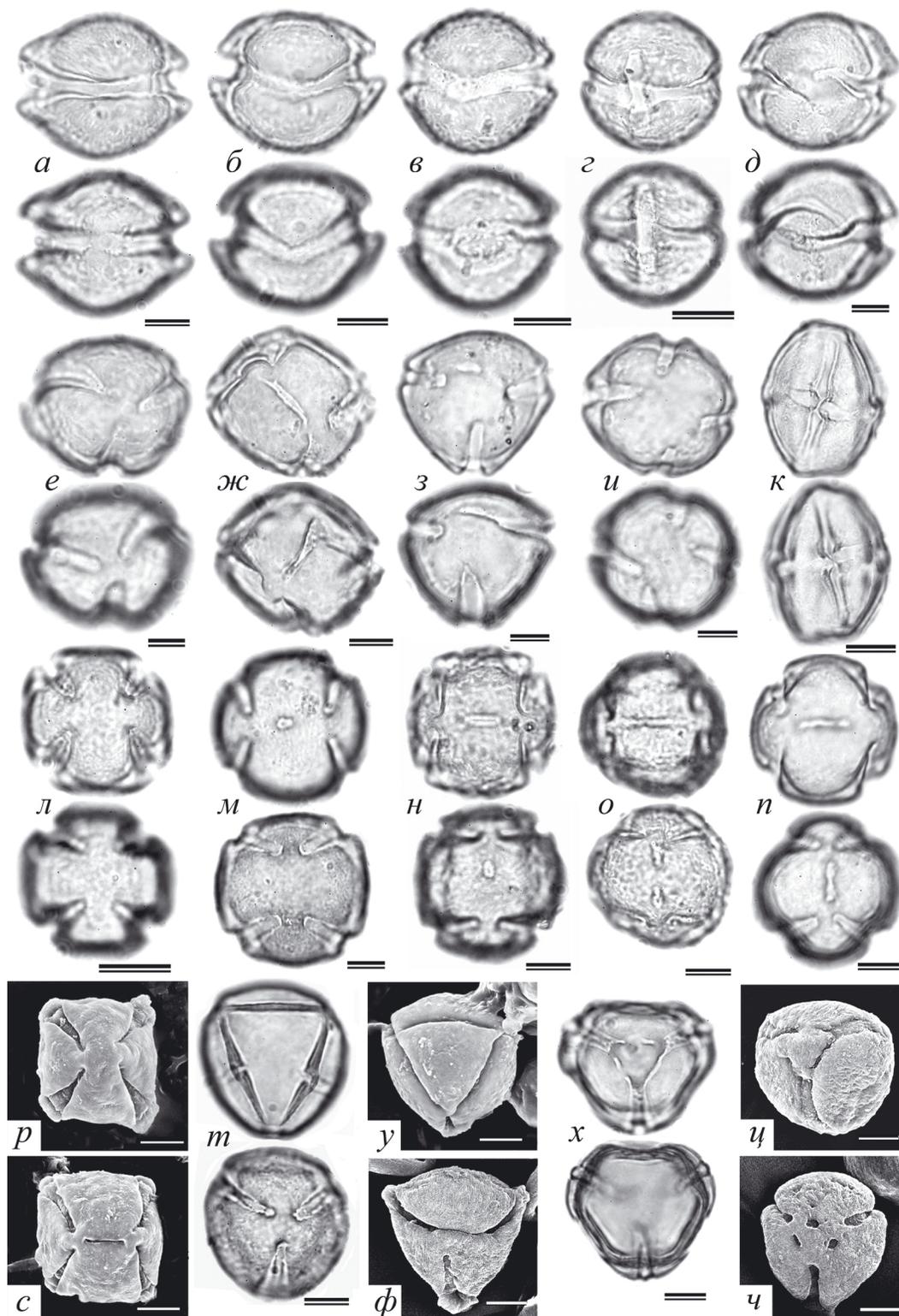


Рис. 5. Отклоняющиеся формы расположения апертур пыльцы представителей р. *Cestrum*: а — *C. benthami*; б — *C. lanatum*; в, г — *C. lanuginosum*; д — *C. fasciculatum*; е — *C. dumetorum*; ж — *C. euanthes*; з, и — *C. buxifolium*; к — *C. thyrsoides*; л — *C. dumetorum*; м — *C. anagyris*; н — *C. parqui*; о — *C. hirtum*; п — *C. buxifolium*; р — *C. anagyris*; с — *C. violaceum*; т — *C. boeionense*; у — *C. boeionense*; ф — *C. violaceum*; х — *C. racemosum*; ц — *C. scandens*; ч — *C. violaceum*.

а — форма А; б — форма В; в, г — форма С (одно и то же пыльцевое зерно в двух разных проекциях); е–з — форма Е; и–л, р — форма Г; м, н — форма Н; о — форма I; п, с, т, у — форма J; ф–ч — форма К. Буквенные обозначения форм см. на рис. 6. Для каждого пыльцевого зерна (СМ) показан верхний и нижний фокус. Масштабная линейка — 1 мкм.

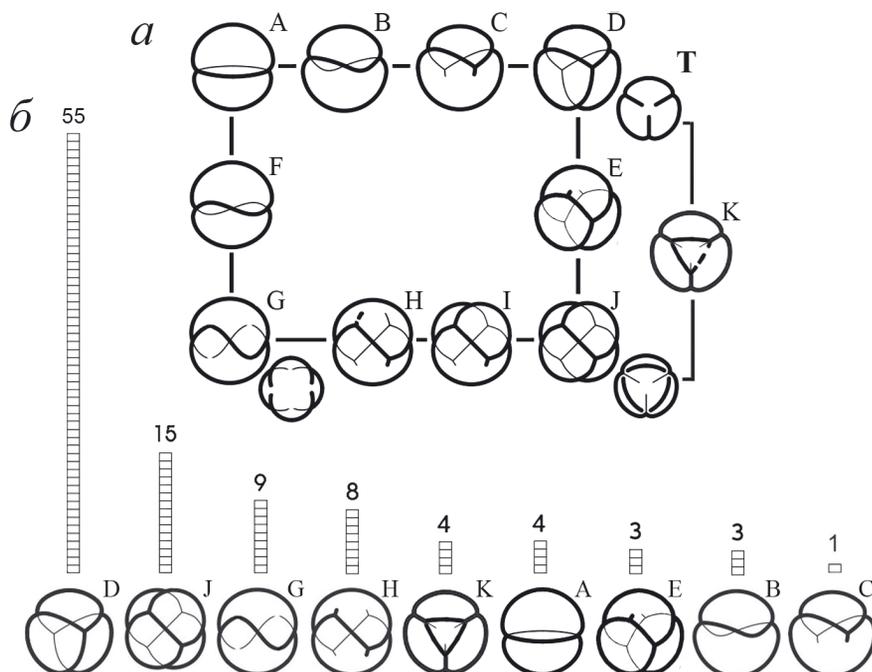


Рис. 6. Схематическое изображение форм расположения экзоапертур пыльцы представителей р. *Cestrum*; морфологический ряд (а) и распределение встречаемости форм пыльцы по числу видов р. *Cestrum* (б — высотой столбцов и цифрами у каждой формы на диаграмме указано число видов, в котором обнаружена обозначенная форма). А — циклоапертурная форма, с кольцевой апертурой, лежащей в плоскости экватора пыльцевого зерна; D — 3-кольчатая форма (типичная); G — циклоапертурная форма, с одной кольцевой апертурой, закрученной как шов на теннисном мяче (уменьшенное изображение внизу справа — 4-кольчатая форма с четырьмя W-образно попарно скошенными кольцами); J — 6-ругатная тетраэдр-форма; K — 3-кольчатая форма с парасинкольпом на одном из полюсов; B, C, F, E, H, I — промежуточные формы. Уменьшенные изображения внизу справа от форм D, G и J показывают эту же форму в другой проекции.

Упорядоченность охватывает многообразие в целом — все (редкие и даже единичные) его формы с точностью до долей процентов (Pozhidaev, 2002, fig. 3). Других форм в изученных образцах р. *Cestrum* не обнаружено. Среди отклоняющихся форм наиболее распространенными оказываются формы с симметрией, близкой к тетраэдрической (W-форма, тетраэдр-форма; рис. 6б, G–J). Остальные формы встречаются реже и у меньшего числа видов.

Во всех образцах пыльцы отклонения единичны, с частотами встречаемости, стремящимися к нулю; поэтому сравнение распределения частот встречаемости форм в каждом образце оказывается мало информативным. Содержательной оказывается более грубая оценка: сравнение широты распространения отклоняющихся форм в изученных видах — доля видов, в которой встречается данная форма (рис. 6б). Распределение встречаемости форм пыльцы по числу изученных видов имеет квазигиперболический вид, характерный для целостных систем (Чайковский, 2004).

ОБСУЖДЕНИЕ

Структура изменчивости признаков скульптуры в роде Cestrum

В р. *Cestrum* существуют виды, у пыльцы которых перечисленные выше признаки скульптуры (гладкая, морщинистая, струйчатая, бугорчатая) выражены ясно и отчетливо (рис. 4а, д, х, и). Но немало видов, пыльца которых характеризуется переходными, промежуточными признаками типичной скульптуры.

Все варианты типичных скульптур, обнаруженные у исследованных видов, удается расположить таким образом, что терминальные, хорошо различимые варианты скульптур оказываются объединены переходными вариантами с промежуточным состоянием признаков в широкий, непрерывный и упорядоченный ряд (рис. 4). Выделение каких-либо дискретных, хорошо различимых типов в непрерывном ряду и описание изменчивости с помощью классификации не соответствует свойствам наблюдаемой изменчивости. Попытка классифицирования непрерывного многообразия

приводит к необратимому искажению свойств наблюдаемой изменчивости (игнорирование ее непрерывной упорядоченности).

Учитывая непрерывный характер изменчивости признаков скульптуры в р. *Cestrum*, предлагаемые в литературе классификации скульптур (Silva et al., 2003), отражают скорее логическую возможность различения некоторых терминальных форм признака, чем реальное свойство изменчивости и распределения вариантов признака среди изученных видов. Ввести такие разграничения (свести изменчивость к дискретным типам признака) бывает тем проще, чем меньше число изученных видов (Пожидает и др., 2023). Однако подобное деление требует значительной редукции части наблюдаемого естественного многообразия (промежуточных форм признака), существование которого мы не можем игнорировать. Хотя в задачи исследования не входило сопоставление палиноморфологических характеристик (размах и специфичность изменчивости признаков пыльцы) таксономических подразделений в системах р. *Cestrum*, полученные данные показывают, что все секции рода палиноморфологически неоднородны, во всех секциях встречаются виды с разными вариантами скульптуры (рис. 4) и строения эндоапертур.

Из-за высокой степени параллелизма морфологические признаки пыльцы оказываются малоинформативны для уточнения секционного деления рода. Признаки скульптуры изученных видов *Cestrum* достаточно стабильны и единообразны в пределах одного образца — какие-либо значительные отклонения или индивидуальная изменчивость скульптуры в исследованных образцах не обнаружены. Наличие изменчивости по признакам скульптуры обычно связано с глубокими нарушениями развития и чаще характерно для стерильной пыльцы (Tellería, Daners, 2007; Shishova et al., 2019). Это позволяет с некоторой уверенностью высказывать предположение о специфичности признаков пыльцы по отдельному образцу для вида в целом.

Структура индивидуальной изменчивости форм расположения апертур в роде *Cestrum*

Некоторые отклоняющиеся формы пыльцы р. *Cestrum* повторяют типичные формы других (далеких, неродственных) таксонов. Так, циклоапертурная форма (рис. 6a, A) не бывает типичной в сем. Solanaceae, но описана как типичная во многих группах однодольных (*Monstera*, сем. Araceae; *Rapatea*, сем. Rapateaceae; *Nyssa*, сем. Anacardiaceae) и в нескольких родах двудольных растений: *Eupomatia*, сем. Eupomatiaceae; *Pedicularis*, сем. Orobanchaceae; *Belangeria*, сем. Cunoniaceae (Pozhidaev,

2000b, fig. 57); *Crypteronia*, сем. Penaeaceae (Pozhidaev, 1998, Plate I, 13); *Victoria*, *Nymphaea*, сем. Nymphaeaceae (Pozhidaev, 2000b, fig. 73, 74). 6-пугатная форма не бывает типичной в сем. Solanaceae, но является типичной в семействах Basellaceae (*Basella*), Euphorbiaceae (*Euptelea*), Fumariaceae (*Corydalis*), Cactaceae (*Rhipsalis*), Lamiaceae (*Sideritis*, подрод *Empedoclea*). Обе эти формы вместе со слитно-апертурной формой “теннисный мяч” (или раздельно-апертурной W-формой, на рис. 6a обозначенных одной буквой G), которая не бывает типичной ни в одном таксоне, являются наиболее частыми отклонениями в таксонах двудольных с типичной 3-кольчатой пыльцой. 4-кольчатая W-форма (и ее слитно-апертурный вариант) никогда не бывает типичной, но вместе с циклоапертурной и 6-пугатной формами является наиболее распространенным отклонением в таксонах с 3-кольчатой и 3-кольпоратной пыльцой. Выявленные отклонения форм пыльцы и их ряды не имеют ясной таксономической значимости, таксон-неспецифичны и универсальны — повторяются подобно рефрену (In Memoriam..., 2007) во многих таксонах цветковых растений с типичной 3-кольчатой и 3-кольпоратной пыльцой: *Acer* (Pozhidaev, 1993), *Aesculus* (Pozhidaev, 1995), *Krameria* (Pozhidaev, 2002), *Scrophularia* (Шелудякова и др., 2017), *Euonymus* (Gavrilova et al., 2018), *Nicotiana* (Григорьева и др., 2019), *Galeopsis* (Пожидает, Петрова, 2022), *Physalis*, *Rubus*, *Euphorbia*.

Ряд живых тел непрерывен — делится только на дискретные живые тела и ни на какие группы (типы, архетипы, классы, таксоны) без остатка, с точностью до живого тела; не делится — остаются живые тела с промежуточными формами признака. Дискретные живые тела с непрерывным многообразием признаков не могут быть распределены без остатка по дискретным таксонам, а их признаки по дискретным архетипам (остаются “лишние” живые тела промежуточной формы). Описание не может быть сведено к типологии — мерономические отношения “часть—целое” оказываются содержательнее задач типологического описания (Раутиан, 2001).

Строение отклоняющихся форм геометрически вполне упорядочено (хоть и менее симметрично), что не позволяет предполагать, что отклоняющиеся формы — случайные ошибки в программе развития. Отклонения оказываются не случайными уродствами, абберациями, искажениями обычной, нормальной формы (Clarke, 1975), а вполне упорядоченными состояниями, которые могут быть выстроены в непрерывные последовательности промежуточных вариантов между типичными формами. Как бы “криво” и неправильно ни выглядели некоторые отклоняющиеся формы пыльцы

Cestrum (рис. 5e–z; рис. 6a, B, E), расположение их апертур так же строго подчиняется той же геометрической закономерности и в этом смысле не менее упорядочено, чем расположение апертур типичных, наиболее симметричных форм. Весь геометрически закономерный ряд форм в целом и расположение апертур каждой из форм в отдельности (рис. 6a) в точности описываются этой закономерностью. Атипичные пыльцевые зерна имеют обычное, нормальное для типичной фертильной пыльцы строение апертур (независимо от их числа и расположения на пыльцевом зерне), скульптуру поверхности и стратификацию слоев спородермы, размеры, близкие к типичным, нормально развитый протопласт, обычное цитологическое строение и способны к формированию пыльцевой трубки. Все пыльцевые зерна (типичные и отклоняющиеся) являются дефинитивными формами зрелой пыльцы.

Это дает основание предполагать, что их форма не является результатом нарушений, и рассматривать отклонения не как патологическое состояние (дефект, нарушение), имеющее собственные причины, а как вариант нормы, возникающий вследствие тех же причин, что и типичная форма.

Преобладают, являются типичными наиболее симметричные, геометрически завершенные формы ряда (рис. 6a, A, D, J), а большинство отклоняющихся, атипичных форм оказываются менее симметричными состояниями, промежуточными между разными типичными. Впрочем, завершенность типичных форм — не правило для всех признаков; все варианты скульптур являются типичными (и терминальными, наиболее выраженными, и промежуточными, с переходными признаками; рис. 4).

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Продланное исследование индивидуальной изменчивости полного поколения пыльцы представителей р. *Cestrum* показало, что разные формы пыльцы, которые бывают типичными (рис. 6a, A, D, J), входят не в разные архетипы (тип организации, схема живого тела) разных таксонов, а вместе с отклоняющимися формами образуют непрерывный упорядоченный ряд (рис. 6a), в котором отклоняющиеся, менее симметричные варианты оказываются промежуточными между типичными состояниями. Предметно наблюдаемая биологическая изменчивость (результат произошедшей эволюции) устроена принципиально иначе; если не игнорировать существование переходных форм, то полная индивидуальная изменчивость имеет свойства, иные до противоположных теоретически

ожидаемым, основанным на филогенетических представлениях. Ряды изменчивости не дискретные, а непрерывные; не случайные, а упорядоченные; не таксонспецифичные, а транзитивные; не иерархичные, а рангово-независимые (Пожидаев, 2015).

Типичные формы и ряды форм

Типичные формы, которые мы пытаемся вписывать в генеалогические последовательности и связываем генетически, для существования которых подыскиваем адаптационные и функциональные объяснения, оказываются гармоничными частями совсем других рядов — не филогенетических (генеалогических) последовательностей, а рядов чистых геометрических форм, лишенных всех свойств и смыслов (в том числе и биологических), кроме протяженности.

Упорядочена вся индивидуальная изменчивость — случайных форм не бывает. Признаки живых тел составляют самосогласованный ансамбль форм — целостную надорганогенную форму, единую геометрически упорядоченную периодическую систему параллелизмов (симметричная и периодическая сеть морфологических рядов; Пожидаев, 2015, рис. 2), в которой гомологические ряды не могут быть оторваны от гетерологических, а типичные формы — от отклонений и объяснены отдельно. Все формы (типичные и отклоняющиеся) непрерывного и упорядоченного ряда связаны единой геометрической закономерностью, и, определенно, в силу единства и неделимости ряда их возникновение не может быть объяснено отдельно друг от друга, разными причинами (например, типичные — положением пыльцевого зерна в тетраде и ориентацией веретена деления, родством или приспособлением, а отклоняющиеся — как закономерность, случайность, удача или чудо).

Естественная изменчивость формы живого тела возникает не в силу действия каких-либо причин, а как свойство целостности, на общих основаниях. Геометрическая упорядоченность законоподобна — не знает исключений, предустановлена и не требует других объяснений. Эти законы характеризуют не действие и наступают не при каком-либо условии; они безусловны и абсолютны (системные законы, автоматизм формы; автопоэз — Чайковский, 2018), но их разворачивание также занимает время.

Упорядоченность индивидуальной изменчивости — не результат обобщения, а свойство целого. Типичные формы, как и все прочие — это индивидуальные формы, а не результат процедур обобщения (редукции естественной изменчивости к типичной форме); не возникают в результате идеализаций и умножения реальности в умозрении (ненаблюдаемые понятия);

не нуждаются в типологическом описании (классификация). Изменчивость возникающего поколения живых тел упорядочена не "по роду их" (Библия, гл. 1. Genesis), и не род определяет признаки типичной формы (Линней, 1989) — параллельна вся изменчивость (Берг, 1922).

*Не клада, а клина; не наследование,
а воспроизведение; не генезис, а морфоз*

Наблюдаемая индивидуальная изменчивость признаков полного поколения выстраивается не в дискретно-иерархическую классификацию, дивергентное древо или в монофилетическую кладу, а в клину — непрерывный ряд, в котором разные типичные формы оказываются соединены переходными формами (лестница существ — Мирзоян, 2013; метаморфоз — Гете, 2014; рефрен — Мейен, 1978).

На примере полного поколения пыльцы как на модельном объекте для изучения свойств изменчивости (все потомки одного предка, при почти полном их генетическом единообразии) наблюдается не наследование типичной, предковой формы, а воспроизводится фрагмент универсального непрерывного и упорядоченного многообразия (ряд одинаковых отклонений и типичных форм далеких, неродственных родов).

Для возникновения наблюдаемых свойств индивидуальной изменчивости при размножении в поколении генеалогической линии должен происходить не генезис (порождение, возникновение по родам, процессуальная реконструкция; In *Memoriam...*, 2007), а морфоз (перерождение, изменение родовых признаков, возникновение формы другого рода, далекого, неродственного таксона). Для обозначения наблюдаемых отклонений и перерождения формы используется понятие "морфоз", как более нейтральное (и потому более содержательное), позволяющее избежать при интерпретации данных негативных коннотаций, заведомо вкладываемых в понятие "нарушение" (уродство, патология).

В индивидуальной изменчивости пыльцы наблюдается как за одно поколение, сразу, возникает форма живого тела, типичная для далекого, неродственного, генетически несовместимого таксона. В каждом поколении происходят события, сопоставимые с макроэволюционными — возникает сбалансированный онтогенез иного плана организации, схема тела другого таксона. Наблюдается массовая и политопная макропотенциальная изменчивость (а не гипотетические и пока не обнаруженные макромутации — редкие уникальные эволюционные события с эпохальными

последствиями: возникновение нового макротаксона; геологические масштабы времени). В явлении морфоза изменчивость (вся) возникает всякий раз заново. Действие причин эволюции (история возникновения изменчивости) не отнесено в далекое прошлое (в силу предполагаемой медленности эволюции), а происходит в вечном и неизменном, неподвижном, никуда не текущем и единственно реальном времени "сейчас".

Сведение же наблюдаемой индивидуальной изменчивости к дискретным архетипам как способу первичного описания исходных данных с еще неизученной структурой изменчивости приводит к их излишней редукции, недопустимой с теоретической точки зрения (теряется часть изменчивости, необратимо искажается ее упорядоченность) и неудовлетворительной по результату (таксон-меронное несоответствие; In *Memoriam...*, 2007). Чтобы скомпенсировать искажения, вносимые типологическим способом описания, возникает необходимость введения целого каскада излишних, ненаблюдаемых сущностей. Результат — гипотетичность всей теоретической конструкции филогенеза (непроверяемость, нефальсифицируемость по Попперу; поэтому дарвинизм — не научная теория, а учение, мировоззрение; Павлинов, 2018); принципиальная ненаблюдаемость основных понятий (таксон, родство, дивергенция); отсутствие однозначных критериев их предметности и определений (гомология, таксон, вид); объяснение ненаблюдаемых явлений ненаблюдаемыми причинами; неизбежная содержательная бедность филогенетической интерпретации (без фигуры предка, без морфологии потомков, без привязки изменчивости к временной шкале, без таксономических рангов).

Свойства изменчивости

На полном поколении пыльцы (содержимое бутона или пыльника) как на модельном объекте, обладающем максимальной полнотой при минимальной сложности, становятся видны собственные свойства изменчивости (параллелизм, транзитивность, упорядоченность, симметрия, изомерия; Pozhidaev, 2000a; Пожидаев, 2015; Пожидаев, Петрова, 2022; Пожидаев и др., 2023) — наблюдаемый (и даже фотографируемый) аспект реальности, никак не рефлексированный актуальной теоретической моделью филогенетической (генеалогической, дивергентной, селективной) эволюции.

Непрерывность морфологической изменчивости не следует ни из каких теоретических концепций и может быть только внесена в теоретический дискурс как результат наблюдения. Несмотря на

тотальный редукционизм типологического подхода, находятся способы наблюдать свойства целостности. Каким бы контринтуитивным ни выглядело сделанное заключение, оно более соответствует наблюдаемым свойствам индивидуальной изменчивости — позволяет учесть неизвестные прежде наборы форм и выявить морфологические закономерности, которые не были описаны при другом подходе. Такое представление биологической формы рациональнее описывает всю изменчивость (результат предшествовавшей морфологической эволюции) в ее предметной целостности (индивидуальные формы), не прибегая к типологическим процедурам обобщения, без введения общих понятий, универсалий, без удвоения реальности в формах умозрения.

Рациональный образ бытия может быть введен содержательно (а не как форма дискурса) из наблюдения свойств целого, доступных прямому созерцанию, непосредственному чувственному восприятию в упорядоченности формы единичных предметов — натуралий, многообразия индивидуальных живых тел (единичная вещь как предмет мысли, феноменологическая редукция; Оскольский, 2001). Созерцание как наблюдение, неопровержимое свидетельство о бытии, как оно есть, в котором каждый субъект (который также является конечным, смертным живым телом, познающим бесконечный мир) может убедиться на собственном опыте (“вложить персты”).

Получаем простую, но не наивную науку, которой открыт взгляд на естественное многообразие в его совершенстве и целостности, не расчлняя на дискретные типы и не объединяя в дискретные классы их органическое единство (не умножая сущностей в процедурах типологического описания), не вводя в качестве причин биологической эволюции понятия, которые обозначают принципиально ненаблюдаемые явления (родство, дивергенция, таксон), не используя понятий и идеализаций, для которых не удастся выработать ясных критериев и определений — способов установить их натуральное соответствие, предметность (вид, экониша, тип, таксон, родство, гомология).

Ряды современных форм отражают не морфогенетические последовательности, а метаморфоз — ряды пластические. Появление в индивидуальной изменчивости типичной формы других таксонов означает, что в полном поколении генеалогической линии происходит не генезис (порождение, генетические и генеративные ряды, случайное мутирование, дивергенция за счет селективного вымирания), а морфоз (перерождение, изменение родовых признаков без изменения видовых).

События эволюции не отнесены в далекое прошлое, а наблюдаются во времени “сейчас”.

Ряд, как способ описания, позволяет представить явление изменчивости как единое целое, не противопоставляя типичную изменчивость и параллелизмы (как в теории типов и в теории дивергенции), не выводя из-под причинного объяснения большую часть наблюдаемой изменчивости, не вводя каждый раз отдельную причину для отдельной формы (разные для типичных форм и “нарушений”). Ряд позволяет отразить в свойствах модели первичность и самого многообразия, и его упорядоченности (а не исходное единообразие и первозданный хаос). Непрерывность рядов форм пыльцы означает также, что все формы существуют у современных растений, вымерших форм нет. Возникающая эволюционная новизна (морфологическая изменчивость, результат эволюции) исходно упорядочена (нередуцируемая сложность, системность по Ю.А. Урманцеву; In Memoriam..., 2007) и не нуждается в дополнительном упорядочивании с помощью классифицирования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) в рамках выполнения госзадания по теме “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений” (AAAA-A18-118031690084-9).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов.

Приложение 1.

Секционное деление р. *Cestrum* (по: Francey, 1935, 1936), список исследованных образцов и краткое описание морфологических признаков пыльцы. Буквенные обозначения отклоняющихся форм расположения апертур (отклонения) см. на рис. 6.

| № | Образец | Полярная ось (мкм) | Экваториальный диаметр (мкм) | Ширина мезокольпума (мкм) | Толщина экзины (мкм) | Отклоняющиеся формы | Скульптура | Иллюстрации (рис.) |
|----------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------|------------------------------|---------------------------|-----------------------|---------------------|-------------------------------------------|--------------------|
| Секция <i>Habrothamnus</i> | | | | | | | | |
| 1 | <i>C. auranticum</i> Lindl. Mexico, Pueblo Nuevo Solistahuacán. Alush. Shilom Ton. 2769. 15.08.1967 | 40.0—49.7 44.8 ± 3.85 | 39.2—42.6 40.9 ± 1.73 | 29.7—33.4 31.5 ± 1.85 | 2.5—2.8 2.6 ± 0.15 | | неясно-морщинистая с редкими перфорациями | |
| 2 | <i>C. benthamii</i> Miers. Mexico, St. Hidalgo. C.G. Pringle. 18.08.1898. № 6974 | 46.7—50.1 48.4 ± 1.65 | 42.3—48.0 45.2 ± 2.85 | 31.9—34.0 32.9 ± 1.05 | 2.0—2.5 2.3 ± 0.25 | A | неясно-шероховатая | 5a |
| 3 | <i>C. elegans</i> (Brongn. ex Neumann) Schldt. ("C. <i>purpureum</i> (Lindl.) Standley"). Mexico, Vera Cruz. C. Hernandez et al. 20.04.1976 | 47.2—51.3 49.3 ± 2.05 | 40.0—47.2 43.6 ± 3.60 | 27.7—34.8 31.3 ± 3.35 | 2.5—2.8 2.6 ± 0.15 | | крупнобугорчатая | 1a—d 4и |
| 4 | <i>C. hartwegii</i> Dunal. Mexico, state of Puebla. C.G. Pringle 10005. 22.08.1904 | 49.5—58.7 54.1 ± 4.60 | 45.8—51.7 48.8 ± 2.95 | 32.6—36.9 34.8 ± 2.16 | 2.2—2.5 2.4 ± 0.15 | J | мелкоморщинистая, с редкими перфорациями | 1e—k 4з |
| 5 | <i>C. psitiacinum</i> Stapf. Kew (type plant). Lord Taldot de Malahide. 16.07.1970 | 42.3—44.4 43.4 ± 1.05 | 38.2—42.3 40.3 ± 2.05 | 27.5—27.8 27.6 ± 1.05 | 2.2—2.6 2.4 ± 0.20 | | морщинистая | 1p—ф 4н |
| Секция <i>Eucestrum</i> | | | | | | | | |
| 6 | <i>C. anagyris</i> Dunal (Humsley) Mexico, San Nicolas. M. Bourgeay. 27.09.1865—1866. № 983 | 46.0—49.6 47.8 ± 1.80 | 44.8—49.6 47.2 ± 2.40 | 34.7—38.5 36.6 ± 1.90 | 1.5—2.5 2.0 ± 0.50 | I, J | крупноморщинистая | |
| 6a | <i>C. anagyris</i> Dunal ("C. <i>bourgeianum</i> Fernald.") C.G. Pringle. 13.04.1904. № 8902 | 40.0—52.1 46.1 ± 6.05 | 42.8—48.8 45.8 ± 3.00 | 31.4—36.5 33.9 ± 2.55 | 1.9—2.5 2.2 ± 0.30 | H, I, J | крупноморщинистая | 4м 5м, т |
| 6б | <i>C. laxum</i> Benth. (C. <i>bourgeianum</i> Fernald.) C.G. Pringle 8902. 13 apr. 1904 | 40.0—52.1 45.9 ± 6.1 | 42.8—48.8 45.6 ± 3.00 | 31.4—36.5 33.8 ± 9.43 | 1.9—2.5 2.2 ± 0.30 | | шероховатая | 4p |
| 7 | <i>C. bigibbosum</i> Pittier ("C. <i>taxiflorum</i> Dunal.") Columbia. Moritz. № 212 | 37.6—47.4 42.5 ± 4.90 | 39.2—46.9 43.1 ± 3.85 | 30.0—32.0 31.0 ± 1.00 | 1.7—2.2 1.9 ± 0.25 | | короткоструйчатая, струи 0.25 мкм шириной | 3e—k 4в |
| 8 | <i>C. buxifolium</i> HBK. Columbia. Moritz. № 1027 | 41.8—46.2 44.0 ± 2.20 | 39.2—43.5 41.4 ± 2.15 | 27.3—31.8 29.6 ± 2.25 | 1.9—2.3 2.1 ± 0.20 | E, G, J | гладкая | 5з, и, п—с |

| | | | | | | | | |
|-----|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|-----------------------|------|---------------------------------------------------------------------------------------|------------------|
| 9 | <i>C. calycinum</i> Willd. Bolivia. Guanai. H.K. Rusby. 05.1886. № 815 | 36.5—43.3 39.9 ± 3.40 | 36.9—41.5 39.2 ± 2.30 | 28.2—29.0 28.6 ± 0.40 | 2.0—2.1 2.1 ± 0.07 | | струйчатая, струи узкие около 0.4 мкм шириной, длинные, ориентированные меридионально | 4m |
| 10 | <i>C. conglomeratum</i> Ruiz et Par. Buenos Aires. A. Rimbach. 16.08.1909 | 38.1—43.4 40.8 ± 2.65 | 37.5—43.4 40.5 ± 2.95 | 30.1—33.1 31.6 ± 1.50 | 2.0—2.7 2.4 ± 0.35 | A | крупнобугорчатая, бугорки, около 2.5 мкм в диаметре, на полусе сложенная | 4m |
| 11 | <i>C. confertum</i> Mill. Herb. Fisher | 37.2—44.3 40.8 ± 3.55 | 37.2—41.3 39.3 ± 2.05 | 28.4—31.3 31.2 ± 1.64 | 2.5—3.2 2.9 ± 0.35 | | гладкая с редкими перфорациями | |
| 12 | <i>C. corymbosum</i> Schtdl. Brasil, prov. Minas Geraes: Colds. A.F. Regnell 357. 4.09.1864 | 46.7—51.6 49.2 ± 2.45 | 40.0—46.1 43.1 ± 3.01 | 31.1—37.3 34.2 ± 3.10 | 2.4—2.8 2.6 ± 0.20 | J | струйчатая, струи короткие, широкие, около 0.5 мкм шириной | |
| 13 | <i>C. diurnum</i> L. West India, near Nueva Gerone, Isla de Pinos, W.I. A.H. Cartiss 251. 23.12.1903—7.01.1904 | 38.8—44.0 41.4 ± 2.60 | 33.0—37.5 35.3 ± 2.25 | 26.5—26.9 26.7 ± 0.20 | 1.9—2.2 2.1 ± 0.15 | | крупноморщинистая, на полусе крупнобугорчатая | 4n |
| 13a | <i>C. diurnum</i> L. ("C. fastigiatum Jacq.") Hort. Petrop. Herb. Fisher | 42.3—47.2 44.8 ± 2.45 | 34.5—39.4 37.0 ± 2.45 | 24.0—28.1 26.1 ± 2.05 | 1.9—2.3 2.1 ± 0.20 | | струйчатая, струи толстые, короткие | |
| 14 | <i>C. discolor</i> Dunal ("C. thyrsoideum H.B.K.") Jamaica. Herb. Fisher | 38.8—44.2 39.0 ± 3.06 | 34.0—38.6 36.5 ± 2.30 | 26.9—28.1 27.2 ± 0.62 | 2.4—2.8 2.5 | J | мелкоморщинистая почти гладкая | 4ж |
| 14a | <i>C. thyrsoideum</i> H.B.K. Mexico. G. Woronow, S. Juzepchuk. 845. 11.05.1925 | 47.3—51.9 49.6 ± 2.30 | 40.0—48.8 44.4 ± 4.30 | 34.2—35.7 34.9 ± 0.75 | 2.0—2.2 2.1 ± 1.01 | G | мелкоморщинистая, с редкими, мелкими перфорациями | 4о 5к |
| 15 | <i>C. dumetorum</i> Schtdl. var. <i>phyllobotryon</i> Dunal. Mexico. State of Oaxaca. C.G. Pringle s.n. 24.10.1894 | 34.9—42.0 38.5 ± 3.55 | 31.5—35.7 33.6 ± 2.10 | 24.2—27.2 25.7 ± 1.50 | 1.8—2.3 2.1 ± 0.25 | G, J | гладкая, шероховатая, с редкими перфорациями неправильной формы | 4б 5е, л |
| 16 | <i>C. euanthes</i> Schtdl. Brasilia. Sellow.s.n. | 35.6—40.0 37.8 ± 2.20 | 35.4—38.5 36.9 ± 1.55 | 23.8—26.1 24.9 ± 1.15 | 1.7—2.2 1.9 ± 0.25 | K | гладкая | 2а-д 4а 5ж |
| 17 | <i>C. floribundum</i> Britton. ex Rusby. ("C. reflexum") Bolivia. De Dios. | 34.5—39.4 36.9 ± 2.45 | 34.9—38.0 36.5 ± 1.55 | 25.8—29.0 27.4 ± 1.66 | 3.0—3.4 3.2 ± 0.20 | I | гладко-шероховатая | |
| 18 | <i>C. hirsutum</i> Jacq. Herb. Schrader s.n. | 35.5—40.0 38.0 ± 2.25 | 30.0—34.2 32.1 ± 2.10 | 21.4—26.7 24.1 ± 2.65 | 1.8—2.2 2.0 ± 0.20 | J | гладкая | |
| 19 | <i>C. hirtum</i> Sw. Cuba orientalis. C. Wright. 1860. № 386 | 38.0—46.8 42.2 ± 4.40 | 35.6—41.3 38.5 ± 2.85 | 28.7—31.7 30.2 ± 1.50 | 2.0—2.7 2.4 ± 0.35 | I | крупнобугорчатая, бугорки 2.0—2.5 мкм в диаметре, на расстоянии 0.25 мкм | 4ч 5о |

| | | | | | | | | |
|----|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|-----------------------|------|-----------------------------------------------------------------------------|------------|
| 20 | <i>C. laevigatum</i> Schltld. Rio Janeiro. Gazion. 1878. № 9550 | 42.3—46.2 44.3 ± 1.95 | 38.0—45.7 41.9 ± 3.85 | 32.0—34.4 33.2 ± 1.20 | 1.7—2.4 2.1 ± 0.35 | I | короткоструйчатая, струи широкие, 0.8—1.0 мкм шириной | |
| 21 | <i>C. lanatum</i> Mart. & Gal. Mexico, El Naranjito. M. Rosas R. 1461. 12. Dec. 1968 | 35.3—39.0 37.2 ± 1.85 | 32.6—37.7 35.2 ± 2.55 | 27.9—29.2 28.6 ± 0.65 | 2.0—2.2 2.1 ± 1.00 | B | мелкоморщинистая, сглаженная, с редкими перфорациями | 5б |
| 22 | <i>C. lanuginosum</i> Ruiz & Pav. California. Prov. Otuzco. P. C. Hutchison, J. Kennethwright. № 6131. 9.08.1964 | 42.6—47.0 44.8 ± 2.20 | 37.0—45.3 41.2 ± 4.15 | 29.6—32.0 30.8 ± 1.28 | 2.0—2.5 2.3 ± 0.25 | A, C | крупноморщинистая или струйчатая, струи короткие, широкие, до 1 мкм шириной | 5в, г |
| 23 | <i>C. latifolium</i> Lam. ("C. chloranthum Dunal"). Herb. Fisher | 37.5—43.0 40.3 ± 2.75 | 35.3—43.9 39.6 ± 4.30 | 28.4—30.3 29.4 ± 0.95 | 2.8—3.0 2.9 ± 0.10 | | гладкая | |
| 24 | <i>C. mathewsii</i> Dunal. Peru. J. Ball. 04.1882 | 40.0—45.1 42.5 ± 2.55 | 40.0—42.6 41.3 ± 1.30 | 31.5—34.2 32.9 ± 1.35 | 1.8—2.0 1.9 ± 0.10 | | мелкоморщинистая | 3а—д 4з |
| 25 | <i>C. microphyllum</i> . N. Grenade, prov. de Pamplone. J. Linden 722. 1842 | 40.0—45.1 42.6 ± 2.55 | 40.0—42.6 41.3 ± 1.30 | 31.5—34.2 32.9 ± 1.35 | 1.8—2.0 1.9 ± 0.11 | | мелкобугорчатая, сглаженная | 4е |
| 26 | <i>C. moritzii</i> Dunal. Columbia. Moritz. № 309 | 31.6—37.0 34.3 ± 2.71 | 30.0—34.8 32.4 ± 2.43 | 23.6—27.0 25.3 ± 1.72 | 1.9—2.3 2.1 ± 0.23 | | гладкая | |
| 27 | <i>C. nitidum</i> M. Martens & Galeotti. Mexico, st of Oaxaca. C.G. Pringle. № 6073. 3.12.1894 | 43.8—48.3 46.1 ± 2.25 | 38.8—43.2 41.0 ± 2.21 | 29.6—32.0 30.8 ± 1.20 | 2.2—2.5 2.4 ± 0.15 | | мелкоморщинистая с ясными перфорациями между морщинок | |
| 28 | <i>C. nocturnum</i> L. Mexico, st. of Morelos. C.G. Pringle. № 6831. 9.05.1898 | 36.9—45.5 41.2 ± 4.32 | 36.4—39.4 37.9 ± 1.53 | 27.5—27.8 27.7 ± 0.15 | 2.2—2.6 2.4 ± 0.21 | | крупнобугорчатая, поверхность гладкая, с перфорациями неправильной формы | 1л—п 4ц |
| 29 | <i>C. oblongifolium</i> ("C. multinervium Dunal"). Mexico, st. of Hidalgo. C.G. Pringle. № 8831. 10.05.1904 | 44.8—48.3 46.6 ± 1.75 | 40.0—44.0 42.0 ± 2.01 | 29.0—34.0 31.5 ± 2.50 | 1.9—2.1 2.0 ± 0.10 | J | мелкоморщинисто-шероховатая | |
| 30 | <i>C. obovatum</i> Sendtn. Canabante. Johe. № 2133 | 42.7—49.6 46.2 ± 3.45 | 35.8—40.0 37.9 ± 2.11 | 26.2—33.2 29.7 ± 3.56 | 2.1—2.3 2.2 ± 0.10 | A | короткоструйчатая, струи отчегливые, широкие 0.5 мкм шириной | |
| 31 | <i>C. panamense</i> Standl. Costa Rica. Tonderz. № 8568. Mars 1894. | 27.2—34.3 30.8 ± 3.53 | 26.8—34.6 30.7 ± 3.87 | 21.3—25.0 23.2 ± 1.87 | 2.0—2.2 2.1 ± 0.10 | | крупнобугорчатая, сглаженная | |

| | | | | | | | | |
|----|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|-----------------------|------|------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|
| 32 | <i>C. racemosum</i> var. <i>panamense</i> (Standl.) Francey Panama, El Real, Rio Tuira. W.L. Stern et al 807. 2.07.1959 | 33.9—39.4 36.7 ± 2.73 | 33.9—38.8 36.4 ± 2.43 | 28.0—29.1 28.6 ± 0.52 | 2.0—2.3 2.2 ± 0.13 | К | гладкая, шероховатая | 5х |
| 33 | <i>C. parqui</i> (Lam.) L'Hér. ("C. foetidissimum Jacq.") Herb. Mertens s.n. | 45.0—49.5 47.3 ± 2.24 | 37.8—42.1 40.0 ± 2.51 | 28.8—33.3 30.9 ± 2.24 | 2.0—2.8 2.3 ± 0.41 | І | крупнобугорчатая, бугорки широкие, плоские | 2л—п 4с 5н 4ф |
| 34 | <i>C. rigidum</i> Rusby. Bolivia. A.M. Bang. 679. 1890 | 41.8—49.8 45.4 ± 3.81 | 37.2—39.0 37.9 ± 0.91 | 26.5—30.0 28.3 ± 1.75 | 1.8—2.4 2.2 ± 0.31 | | крупноморщинистоструйчатая на мезокотилеумах и почти гладкая на полюсах | 4ф |
| 35 | <i>C. salicifolium</i> Jacq. Herb. Mertens. 01.1806 | 38.1—50.0 44.3 ± 5.96 | 36.8—40.0 38.2 ± 1.61 | 27.6—33.8 30.3 ± 3.11 | 1.9—2.0 2.0 ± 0.05 | G | мелкоморщинистая, морщины не длинные, узкие, хаотично ориентированы, 0.3—0.5 мкм шириной | |
| 36 | <i>C. scandens</i> Vahl. Colombia, Santa Marta. H.H. Smith 854. 1898—1901 | 37.8—43.3 30.4 ± 6.47 | 36.0—40.0 38.2 ± 2.01 | 30.0—31.2 30.6 ± 0.61 | 2.1—3.0 2.4 ± 0.46 | К | струйчатая, струи короткие, широкие, 0.3—0.5 мкм шириной | 5ц |
| 37 | <i>C. sellowianum</i> Sendtn. Brasilia. Sellow | 35.9—40.0 38.0 ± 0.05 | 35.0—42.6 38.6 | 25.5—26.9 26.2 ± 3.82 | 2.0—2.2 2.1 ± 0.10 | | струйчатая, струи не короткие, узкие, 0.3—0.4 мкм шириной | |
| 38 | <i>C. schlechtendalii</i> G. Don. Brasilia, S. Paulo. A.F. Regnell. 5—8.05.1828 | 35.7—38.8 37.7 ± 1.57 | 37.0—40.0 38.3 ± 1.51 | 30.0—31.6 30.5 ± 0.81 | 2.1—2.3 2.2 ± 0.01 | | неясно-бугорчатая, почти гладкая | |
| 39 | <i>C. strigillatum</i> Ruiz & Pav. ("C. longifolium Ruiz & Pav."). Herb. Fisher | 40.0—47.7 43.6 ± 3.84 | 40.0—46.0 43.1 ± 3.00 | 29.5—36.6 33.1 ± 3.54 | 2.3—2.5 2.4 ± 0.10 | | крупнобугорчатая, почти бородавчатая, бугры выпуклые, 3.5—5.0 мкм в диаметре | 2р—ф 4х |
| 40 | <i>C. subpuberulentum</i> Mart. Brasil. Martii, 243 | 34.5—40.0 37.5 ± 2.74 | 34.3—40.0 37.4 ± 2.83 | 26.4—28.9 27.5 ± 1.25 | 2.0—2.6 2.3 ± 0.32 | | струйчатая, струи довольно широкие, 0.3—0.4 мкм шириной | 3р—ф 4к |
| 41 | <i>C. tomentosum</i> L. f. Herb. Fisher | 37.0—43.5 40.6 ± 3.26 | 31.4—36.5 34.2 ± 2.56 | 24.4—25.5 25.2 ± 0.56 | 2.0—2.5 2.4 ± 0.26 | І, J | неясно-морщинистая, почти гладкая | |
| 42 | <i>C. violaceum</i> Urb. F. Secondaire. № 6916. 03.04.1928 | 41.8—46.0 43.7 ± 2.11 | 36.4—40.0 37.9 ± 1.81 | 25.8—26.5 25.9 ± 0.38 | 1.8—2.0 1.7 ± 0.15 | К | струйчатая, струи довольно длинные, широкие, до 1 мкм шириной | 5ф, ч |
| 43 | <i>C. viride</i> Moric. Mexico, Puebla. Nicolas. 1.08.1909 | 37.5—39.7 38.3 ± 1.11 | 34.6—38.2 36.1 ± 1.81 | 26.6—28.0 27.5 ± 0.71 | 2.0—2.6 2.1 ± 0.32 | | морщинистая, почти гладкая, с редкими перфорациями | 2е—к 4л |

| Секция неизвестна | | | | | | | | | |
|-------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|-----------------------|------|--------------------------------------------------------------------------------|--|------------|
| 44 | <i>C. vinale</i> Sendtn. Brasilia, Minas Seraes. A.F. Regnell. № 1356. 7.5.1847 | 42.4—45.5 44.2 ± 1.56 | 36.0—39.4 37.4 ± 1.71 | 27.8—30.0 28.5 ± 1.12 | 2.8—3.0 2.7 ± 0.15 | | морщинистая, почти струйчатая, морщины недлинные, широкие, 0.3—0.4 мкм шириной | | |
| 45 | <i>C. alternifolium</i> (Jacq.) Schulz. Peru, Hansiroque, dept. Junin. F. Woytkowski. № 5539 | 32.9—39.0 35.7 ± 3.06 | 34.4—37.5 35.4 ± 1.58 | 28.0—30.6 29.1 ± 1.32 | 2.2—2.8 2.5 ± 0.30 | G | гладкая, шероховатая | | |
| 46 | <i>C. amictum</i> Schlecht. Bolivia. Sellow. № 309 | 48.8—58.0 53.1 ± 4.61 | 45.8—49.5 47.4 ± 1.86 | 37.7—40.0 38.5 ± 1.16 | 2.2—2.7 2.4 ± 0.25 | | струйчатая, струи тонкие, 0.4—0.5 мкм шириной | | |
| 47 | <i>C. boeoneuse</i> Karst. Columbia. Engels s.n. | 37.5—44.5 41.3 ± 3.50 | 35.7—42.6 40.3 ± 3.51 | 26.6—28.0 27.6 ± 0.72 | 2.0—3.0 2.3 ± 0.51 | I, J | шероховатая | | 5у |
| 48 | <i>C. bracteatum</i> Link & Otto Montiquerra. Herb Fisheri. 23.07. № 319 | 45.3—51.3 48.0 ± 3.01 | 44.1—46.7 45.7 ± 1.32 | 33.4—37.6 35.2 ± 2.11 | 2.5—2.7 2.4 ± 0.14 | | струйчатая, струи длинные, тонкие, около 0.4 мкм шириной | | 3л-л 4д |
| 49 | <i>C. fasciculatum</i> (Schtdl.) Miers. Mexico. Vera Cruz. M. Rosas. 30.01.1967. № 174 | 47.2—51.3 49.7 ± 2.07 | 40.0—47.2 43.3 ± 3.60 | 27.7—34.8 31.3 ± 3.60 | 2.5—2.8 2.7 ± 0.15 | F | струйчатая, струи тонкие 0.25 мкм шириной, с мелкими перфорациями | | 5д |
| 50 | <i>C. jaegeri</i> Fing. Herb. Fisher | 31.5—33.4 32.4 | 25.4—28.3 26.8 ± 1.45 | 21.3—24.7 23.0 ± 1.71 | 2.0—2.3 2.2 ± 0.15 | | крупнобуторчатая | | 4у |
| 51 | <i>C. jasmimum.</i> Columbia. Engels s.n. | 31.8—33.2 32.5 ± 0.95 | 32.7—33.4 33.1 ± 0.35 | 25.2—27.6 26.4 ± 1.20 | 2.2—2.8 2.5 ± 0.30 | | крупнобуторчатая | | |
| 52 | <i>C. laurifolium</i> L'Hér. Herb. Mertens. 1811 | 32.5—35.4 | 26.8—34.6 30.7 ± 3.87 | 25.8—26.5 25.9 ± 0.38 | 2.5—2.8 2.7 ± 0.15 | | крупноморщинистая | | 4ц |
| 53 | <i>C. pallidum</i> Lam. Bahamas, Nassan. March. 15—16.05.1903 | 30.0—36.2 33.1 | 32.5—37.4 35.0 ± 2.07 | 23.1—25.7 24.6 ± 1.31 | 2.0—2.3 2.2 ± 0.15 | G, I | крупноморщинистая | | |
| 54 | <i>C. pseudoquina</i> Mont. Argentina, Cordoba. G. Hieronymus s.n. 12.X. 1876 | 35.6—40.0 37.9 ± 2.20 | 35.4—38.5 37.1 ± 1.55 | 35.4—38.5 37.1 ± 1.55 | 1.7—2.2 1.9 ± 0.25 | | крупноморщинистая | | |
| 55 | <i>C. roseum</i> H.B.K. Mexico. B. Hilton 9000. 3.22.1936 | 46.7—50.1 48.5 ± 1.70 | 43.3—48.0 45.7 ± 2.35 | 31.9—34.0 33.1 ± 1.05 | 2.0—2.5 2.3 ± 0.25 | | мелкоморщинистая | | 4и |

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С., 1922. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Петроград: Гос. изд-во. 306 с.
- Гете И.В., 2014. Научные сочинения. Т. 1. Образование и преобразование органических существ (морфология). М.: КМК. 696 с.
- Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., Семенов А.Н., Брицкий Д.А., 2019. Морфологическая изменчивость пыльцы представителей рода *Nicotiana* (Solanaceae) // Бот. журн. Т. 104. № 6. С. 900—917. <https://doi.org/10.1134/S0006813619060061>
- Куприянов А.В., 2005. Предыстория биологической систематики: “народная таксономия” и развитие представлений о методе в естественной истории конца XVI — начала XVIII вв. СПб.: Изд-во ЕУСПб. 60 с.
- Линней К., 1989. Философия ботаники. М.: Наука. 456 с.
- Любарский Г.Ю., 2018. Происхождение иерархии: история таксономического ранга. М.: КМК. 659 с.
- Мейен С.В., 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. Т. 39. № 4. С. 495—508.
- Мирзоян Э.Н., 2013. Эволюция, эмбриология и генетика: Очерк истории проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза. М.: Книжный дом “ЛИБРОКОМ”. 312 с.
- Оскольский А.А., 2001. О феноменологии биологического сходства // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Труды IX школы по теоретической морфологии растений “Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений” (Санкт-Петербург, 31 января — 3 февраля 2001 г.) / Ред. Оскольский А.А., Соколов Д.Д., Тимонин А.К. СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С. 100—118.
- Оскольский А.А., 2007. Таксон как онтологическая проблема // Линнеевский сборник. М.: Изд-во МГУ. С. 213—269.
- Павлинов И.Я., 2018. Основания биологической систематики: история и теория. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 55. М.: Т-во науч. изд. КМК. 786 с.
- Пожидаев А.Е., 2015. Рефренная структура биологического многообразия и теория филогенеза // Палеоботанический временник. Приложение к журналу “*Lethaea rossica*. Российский палеоботанический журнал”. Вып. 2. М.: ГЕОС. С. 115—127.
- Пожидаев А.Е., Петрова Н.В., 2022. Структура изменчивости палиноморфологических признаков внутри рода *Galeopsis* L. Hjl. (Lamiaceae) и за его пределами в связи с идеей дивергентной морфологической эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 3. С. 151—169.
- Пожидаев А.Е., Григорьева В.В., Семенов А.Н., 2023. Структура естественной изменчивости палиноморфологических признаков на примере некоторых видов *Nierembergia* и *Bouchetia* (сем. Solanaceae) и естественная система биомногообразия // Журн. общ. биологии. Т. 84. № 4. С. 279—295.
- Поздняков А.А., 2015. Философские основания классической биологии: Механизм в эволюционистике и систематике. М.: ЛЕНАНД. 304 с.
- Раутиан А.С., 2001. Апология сравнительного метода: о природе типологического знания // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Труды IX школы по теоретической морфологии растений “Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений” (Санкт-Петербург, 31 января — 3 февраля 2001 г.) / Ред. Оскольский А.А., Соколов Д.Д., Тимонин А.К. СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С. 73—80.
- Чайковский Ю.В., 2004. О природе случайности. М.: Центр системных исследований. 280 с.
- Чайковский Ю.В., 2018. Автопоз. Опыт пособия тем, кто хочет понять эволюцию живого. М.: Т-во науч. изд. КМК. 560 с.
- Чупов В.С., 1972. О географической изменчивости числа лепестков у *Anemone nemarosa* L. и *A. ranunculoides* L. // Бот. журн. Т. 57. № 4. С. 950—954.
- Шелудякова М.Б., Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., 2017. Морфология пыльцевых зерен представителей рода *Scrophularia* (Scrophulariaceae) // Бот. журн. Т. 102. № 3. С. 361—379.
- D’Arcy W.G., 1979. The classification of the Solanaceae // The Biology and Taxonomy of the Solanaceae / Eds Hawkes J.G., Lester R.N., Skelding A.D. L.: Academic Press. P. 3—48.
- D’Arcy W.G., 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography // Solanaceae III: Taxonomy, Chemistry, Evolution / Eds Hawkes J.G., Lester R.N., Nee M., Estrada N. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 75—138.
- Barth O.M., Duarte S.G., 2008. Morfologia polínica de espécies arbóreas de Solanaceae do Estado de Santa Catarina, Brasil // Hoehnea. V. 35. № 3. P. 379—386.
- Benítez de Rojas M.C., D’Arcy W.G., 1998. The genera *Cestrum* and *Sessea* (Solanaceae: Cestreae) karyotypes of cestreae in Venezuela // Ann. Missouri Bot. Gard. V. 85. № 2. P. 273—351.
- Benítez de Rojas M., Laportte C., 2005. Morfología polínica de *Sessea Ruiz y Pavón* (Solanaceae: Cestreae) // Mem. Fund. La Salle de Cien. Nat. V. 64. № 161—162. P. 125—135.
- Clarke G.C.S., 1975. Irregular pollen grains in some *Hypericum* species // Grana. V. 15. № 1—3. P. 117—125. <https://doi.org/10.1080/00173134.1975.11864626>
- Erdtman G., 1952. Pollen Morphology and Taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Almquist and Wiksell. 539 p.
- Francey P., 1935. Monographie du genre *Cestrum* L. // Candollea. V. 6. P. 46—398.
- Francey P., 1936. Monographie du genre *Cestrum* L. // Candollea. V. 7. P. 1—132.
- Gavrilova O., Britski D., Grigorieva V., Tarasevich V., Pozhidaev A., Leunova V., 2018. Pollen morphology of the

- genus *Euonymus* (Celastraceae) // *Turczaninowia*. V. 21. № 4. P. 188—206.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.4.20>
- Gentry J., Jr.*, 1986. Pollen studies in the *Cestreae* (Solanaceae) // *Solanaceae: Biology and Systematics* / Ed. D'Arcy W.G. N.-Y.: Columbia Univ. Press. P. 138—158.
- Hunziker A.T.*, 2001. *Genera Solanacearum: The Genera of Solanaceae Illustrated, Arranged According to a New System*. Ruggell: A.R.G. Gantner, Koeltz Scientific Books. 500 p.
- In Memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель, 2007. М.: ГЕОС. 348 с.
- Nee M.*, 2001. An overview of *Cestrum* // *Solanaceae V: Advances in Taxonomy and Utilization* / Eds Berg R.G., van de Barendse G.W.M., Weerden G.M., van der Marinni C. Nijmegen: Nijmegen Univ. Press. P. 109—136.
- Olmstead R.G., Bohs L., Migid H.A., Santiago-Valentin E., Garcia V.F., Collier S.M.*, 2008. A molecular phylogeny of the Solanaceae // *Taxon*. V. 57. № 4. P. 1159—1181.
- Pozhidaev A.E.*, 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of angiosperm pollen // *Grana*. V. 32. № 1. P. 79—85.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Pozhidaev A.E.*, 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics // *Grana*. V. 34. № 1. P. 10—20.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Pozhidaev A.E.*, 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 104. № 1. P. 67—83.
- Pozhidaev A.E.*, 2000a. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 2. Formation of polycolpate patterns and pseudoaperture geometry // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 109. P. 235—254.
- Pozhidaev A.E.*, 2000b. Pollen variety and aperture patterning // *Pollen and Spores: Morphology and Biology* / Eds Harley M.M., Morton C.M., Blackmore S. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 205—225.
- Pozhidaev A.E.*, 2002. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 3. A family-based study of Krameriaceae // *Rev. Palaeobot. Palynol.* V. 127. № 1—2. P. 1—23.
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(02\)00251-8](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(02)00251-8)
- Shishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov S., Demchenko K., et al.*, 2019. Metabolic alterations in male-sterile potato as compared to male-fertile // *Metabolites*. V. 9. № 2. Art. 24.
<https://doi.org/10.3390/metabo9020024>
- Silva S.N., Carvalho A.M.V., de Santos F.A.R., dos*, 2003. Morphologia polinica de doze espécies de *Cestrum* L. (Solanaceae) da mata higrófila na Bahia, Brasil // *Maringá*. V. 25. P. 439—443.
- Stafford P., Knapp S.*, 2006. Pollen morphology and systematics of the zygomorphic-flowered nightshades (Solanaceae; Salpiglossideae sensu D'Arcy, 1978 and Cestroideae sensu D'Arcy, 1991, pro parte): A review // *Syst. Biodivers.* V. 4. № 2. P. 173—201.
<https://doi.org/10.1017/S1477200005001787>
- Tellería M.C., Daners G.*, 2007. Intraspecific variation in the pollen exine sculpture of *Jaborosa runcinata* Lam. (Solanaceae) // *Grana*. V. 46. № 4. P. 268—273.
- Vignoli-Silva M., Batista-Franklin C.P.R., Menezes C.D.S., Mentz L.A., Mendonça C.B.F., Gonçalves-Esteves V.*, 2015. Pollen diversity in *Cestrum* L. (Solanaceae) from extra-Amazonian Brazil // *Palynology*. V. 39. № 1. P. 76—90.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2014.936982>

The structure of individual variability of palynomorphological features of the genus *Cestrum* (Solanaceae). Typical form and deviations (morphoses)

A. E. Pozhidaev*, V. V. Grigorjeva**, A. N. Semyonov

Komarov Botanical Institute, RAS

Prof. Popov St., 2, St. Petersburg, 197376 Russia

**E-mail: pae62@mail.ru*

***E-mail: grigorieva@binran.ru*

The individual variability of morphological features of pollen of 55 species of the genus *Cestrum* (Solanaceae) was studied using light-optical and scanning electron microscopes. Typical pollen grains of the studied species are 3-colporate; the ora are equatorially elongated; in pollen of some species they form a continuous equatorial oral belt; the sculpture is psilate, striate, tuberculate, rugate. The scope and structure of variability of pollen morphological features (number and location of apertures and surface sculpture) in the studied samples of *Cestrum* species are described at the individual level and at the level of the genus as a whole. The variability of the studied pollen traits fits into continuous, regular, transitively ordered (taxon-nonspecific and rank-independent; over the boundaries of the relationship of taxa and homology of structures) geometric series. Pollen features are not informative enough to clarify the sectional division of the genus (all sections of the genus are palynomorphologically heterogeneous), although they can be used to diagnose individual species. The studied species cannot be divided into any distinct groups in accordance with the considered genus system — pollen signs overlap, their variability is parallel and transitive. The distinction of discrete features in a continuous variety is rather logical and requires a significant (from a theoretical point of view) reduction of the natural variety — the observed variability. Typical and atypical variability are combined into indivisible (continuous) and integral (ordered) series. Forms that may be typical in different taxa do not belong to different archetypes (body scheme) of different taxa, but together with atypical pollen forms are arranged in continuous and geometrically ordered transitive (parallel) morphological series. Indivisible (continuous) and holistic (ordered) series are combined typical and atypical variability in the forms of aperture arrangement. Different forms of apertures arrangement, which may be typical in different taxa, do not belong to different archetypes (the body scheme of different taxa), but, together with atypical forms of pollen, line up in continuous and geometrically ordered transitive (parallel) morphological series. The described properties of the structure of individual variability are considered from the perspective of a non-typological model of biological form (metamorphoses).