

# СИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ



МАТЕРИАЛЫ  
КОНФЕРЕНЦИИ,  
ПОСВЯЩЕННОЙ  
85-ЛЕТИЮ  
СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ  
В.Н. ТИХОМИРОВА

МОСКВА  
2017

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

Кафедра высших растений биологического факультета  
Секция ботаники Московского общества испытателей природы

# **Систематика и эволюционная морфология растений**

Материалы конференции,  
посвященной 85-летию  
со дня рождения В.Н. Тихомирова

*31 января – 3 февраля 2017 г.*



---

МОСКВА — 2017

УДК 573:581  
ББК 28.0:28.5  
С40

Редакционная коллегия:

*Д.Д. Соколов (председатель), Ю.О. Копылов-Гуськов (секретарь),  
К.В. Авилова, М.А. Ахметьев, Р.П. Барыкина, А.Г. Девятов,  
С.В. Ефимов, А.С. Зернов, М.С. Игнатов, Т.Е. Крамина, М.Д. Логачева,  
Е.Э. Северова, А.П. Серегин, А.В. Троицкий*

**Систематика и эволюционная морфология растений:** Материалы конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова (31 января – 3 февраля 2017 г., Москва) / Ред. колл.: Соколов Д.Д. (предс.) и др. — М.: МАКС Пресс, 2017. — 496 с. [+8 с. вкл.]  
ISBN 978-5-317-05467-0

Сборник включает краткое изложение материалов, вынесенных на обсуждение международной конференции по систематике и эволюционной морфологии растений, посвященной 85-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН, профессора В.Н. Тихомирова (1932–1998). Опубликованные работы охватывают широкий круг растений, включая водоросли, мохообразные, сосудистые споровые, голосеменные и цветковые растения. Исследования касаются различных аспектов эволюционной морфологии растений, систематики и эволюции конкретных таксонов разного ранга и общих вопросов филогенетической систематики. Ряд работ связан с привлечением палеоботанических, палинологических, эмбриологических и кариологических данных. Большое внимание уделено соотношению молекулярно-филогенетических и сравнительно-морфологических данных в систематике и филогенетике и различным аспектам молекулярной эволюции. Обсуждаются вопросы видообразования и репродуктивной биологии растений. В сборник включены и материалы мемориального характера, в том числе воспоминания коллег и учеников В.Н. Тихомирова.

Для ботаников разной специализации, занимающихся проблемами филогенетики, систематики и морфологической эволюции, магистров и аспирантов по специальностям «биология» и «ботаника».

*Ключевые слова:* систематика растений, эволюция растений, филогения растений, морфология растений, палинология, палеоботаника, эмбриология растений, история ботаники.

УДК 573:581  
ББК 28.0:28.5

**Taxonomy and evolutionary morphology of plants:** Materials of the Conference dedicated to 85 anniversary of V.N. Tikhomirov (January 31 – February 3, 2017, Moscow) / Ed. Sokoloff D.D. et al. — M.: MAKS Press, 2017. — 496 p. [+8 p.]

The volume includes a summary of the materials presented at the international Conference on taxonomy and evolutionary plant morphology dedicated to 85 anniversary of corresponding member of Russian Academy of Sciences, Professor V.N. Tikhomirov (1932–1998). The materials cover a wide range of plant groups, including algae, bryophytes, free-sporing vascular plants, gymnosperms and angiosperms. They are related to various aspects of evolutionary plant morphology, taxonomy and evolution of plant taxa of various rank and general questions of phylogenetic taxonomy. Some materials use data from fossil record, palynology, embryology and caryology. Relative impact of molecular phylogenetic and morphological data in taxonomy and phylogenetics is considered as well as various aspects of molecular evolution. Plant speciation and reproductive biology in some plant groups are discussed. The volume also includes a memorial chapter, including memoirs of colleagues and pupils of V.N. Tikhomirov.

The book will be useful for professional botanists of different specializations dealing with phylogeny, experts in the fields of phylogenetics and morphological evolution, MS and PhD students specializing in biology and botany.

*Key words:* plant systematics, plant evolution, plant phylogeny, plant morphology, palynology, paleobotany, plant embryology, history of botany.

ISBN 978-5-317-05467-0

© Авторы, 2017

## ПРЕДИСЛОВИЕ

27 января 2017 г. исполняется 85 лет со дня рождения члена-корреспондента РАН, профессора Вадима Николаевича Тихомирова – выдающегося ботаника, много лет руководившего кафедрой высших растений и ботаническим садом Биологического факультета МГУ. В этот сборник включены материалы совещания по систематике и эволюционной морфологии растений, посвященного памяти В.Н. Тихомирова, которое пройдет на Биологическом факультете МГУ. Вадим Николаевич имел широкие научные интересы, но систематика и эволюционная морфология растений были в числе наиболее важных для него областей ботаники. Этим вопросам – на примере сложного семейства зонтичные – посвящены его кандидатская и докторская диссертации.

В.Н. Тихомиров был блестящим организатором большого числа научных конференций, прежде всего, знаменитых Московских совещаний по филогении растений, и проводимое теперь совещание станет продолжением этой традиции. Меньше недели разделяет дни рождения В.Н. Тихомирова и Н.Н. Цвелева – другого замечательного ботаника, которого мы так же тепло вспоминаем в эти дни. Так получилось, что конференция открывается в день рождения Николая Николаевича. Н.Н. Цвелев был одним из наиболее активных участников многих совещаний, организованных В.Н. Тихомировым. Два классика придерживались разных точек зрения по очень многим вопросам ботаники, но как приятно и как важно было видеть обсуждение этих разногласий, причем не только на заседаниях, но и в кулуарах совещаний. Важно было и то, что по наиболее острым вопросам зачастую было не две, а несколько точек зрения. За двадцать лет, прошедших после ухода Вадима Николаевича, окружающий нас научный мир изменился самым радикальным образом. Появились новые возможности и технологии, созданы и широко используются предложенные на основе молекулярно-филогенетических данных системы растений, в том числе – отличающаяся завидной стабильностью система покрытосеменных растений. Российские ботаники наладили широкие и тесные контакты с зарубежными коллегами, интегрировались в международную науку. Однако, на мой взгляд, важнейшая перемена связана с резким уменьшением роли научной дискуссии, столкновения противоположных точек зрения. При этом сложных вопросов не стало меньше. Один из них – синтез огромного массива разнородных данных (в том числе палеоботанических) для понимания морфологической эволюции

растений. Надеюсь, что развитие науки предложит нам новые вызовы, а с ними – новые интересные диспуты.

Помимо материалов научных докладов в сборник включены воспоминания коллег и учеников В.Н. Тихомирова. Часть из них была собрана К.В. Авиловой для издания, посвященного Дружине биофака МГУ по охране природы в связи с 80-летием со дня рождения Вадима Николаевича – первого куратора Дружины. К сожалению, тогда эти материалы не увидели свет, и мы очень рады, что можем опубликовать их сейчас.

Благодаря усилиям А.Г. Девятова и И.М. Калиниченко важнейшие работы В.Н. Тихомирова по эволюционной морфологии и систематике цветковых растений теперь доступны в электронном виде в интернете, чему посвящено специальное сообщение в этом сборнике. И.М. Калиниченко также составила дополнение к библиографии опубликованных работ В.Н. Тихомирова.

На фотографии на обложке сборника Вадим Николаевич изображен с гитарой в руках. Нам кажется, что это одна из удачных его фотографий. Он не был выдающимся гитаристом, но если было надо – мог, кажется, все – и в науке, и в жизни.

*Д.Д. Соколов*

**В.Н. Тихомиров –  
человек и ученый**

**V.N. Tikhomirov –  
a man and a scientist**



# Воспоминания о Вадиме Николаевиче Тихомирове

Ю.Е. Алексеев

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

## **Memoirs of Vadim N. Tikhomirov**

Yu.E. Alexeev

Идут годы, но не стираются в памяти образы университетских учителей, университетских друзей-однокашников и тех, кто учился на «соседних» курсах, т.е. в одно и то же время. В моей университетской жизни к числу таких старых друзей-товарищей относится и Вадим Николаевич Тихомиров.

«Мой» курс закончил МГУ в 1957 г., а В.Н. – на два года раньше. Впервые с В.Н. я и студенты нашего курса (1952–1957) познакомились на нашей летней практике на агробиостанции Чашниково после первого года обучения на биофаке. Это знакомство было кратким. В.Н., по видимому, вместе с И.Г. Серебряковым приехал в Чашниково на несколько дней, когда проходила конференция по защите самостоятельных работ. Они посещали разные заседания, где находились отдельные учебные группы, задавали вопросы и принимали участие в обсуждении работ. Пребывание «гостей» на этих защитах в «щепод-ралке» (так называлось барачное здание, где находились учебные лаборатории) поднимало вес этих заседаний в глазах студентов, придавало известную торжественность. На эти заседания иногда заходил начальник летней практики – Николай Николаевич Каден – и, выслушав обычно один-два доклада, уходил в другую группу. В беседах с другими преподавателями Н.Н. Каден говорил, что В.Н. только что закончил 4 курс на кафедре высших растений, уже проявил себя как очень способный студент и что он (Н.Н. Каден) предложил В.Н. провести несколько экскурсий со студентами. Позже мы видели В.Н. вместе со студентами на экскурсиях. В том числе он был на экскурсии нашей группы на озеро Сенеж.

В.Н. был связан с Чашниково несколько лет, изучал флору окрестностей этой биостанции. Результатом были первые обобщающие работы – «Флора агробиостанции Чашниково», а также учебное пособие по летней практике.

Моя самостоятельная работа на летней практике в Чашниково была посвящена вегетативному размножению лесных растений, ею руководил В.Н. Вехов, наш преподаватель ботаники. На защиту самостоятельных работ в нашу группу пришел И.Г. Серебряков. Видимо, его заинтересовала моя работа, и после заседания он пригласил меня на беседу.



Это было очень интересно, и после мои встречи с Иваном Григорьевичем продолжались в Университете и в Ботаническом саду на Проспекте Мира, в пединституте до конца жизни этого замечательного ученого.

Знакомство и более тесное общение с В.Н. продолжилось в новом здании Московского Университета. В 1955 г. занятия студентов-биологов были частично перенесены в новое здание, но некоторая часть курсов читалась и в старом здании МГУ на Моховой. В новом здании биофака у В.Н. был кабинет, который полностью был заполнен книжными шкафами, они стояли вдоль стен и кроме того образовывали центральную группу. Рабочих столов было три – один для работы с рукописями, второй для работы с гербарием и третий маленький стол, примыкавший к торцу письменного стола. На этом столике В.Н. выкладывал новую ботаническую литературу, с которой «всяк входящий» мог при желании ознакомиться и взять на заметку. Кроме кабинета «рабочим местом» у В.Н. был еще и подоконник первого окна в рекреации между кафедрами ботаники на 5 этаже. На этом подоконнике В.Н. раскладывал гербарий, который хранился тут же в рекреации в гербарных шкафах. Это были коллекции видов семейства Зонтичные, манжетки, различные другие растения. Материалы отбирались для изучения, переносились на какое-то время в кабинет на «гербарный» стол и после исследования возвращались в шкаф.

Именно это место у подоконника в рекреации было местом бесед о проблемах ботаники. Гербарные образцы разных растений, находящиеся перед глазами как В.Н., так и проходящего мимо сотрудника или студента обычно и служили предметом специального обсуждения. Конечно, обсуждаемые вопросы были самые разные, маленькие и большие. Диагностические признаки видов, их номенклатура, экология, топонимика и многое другое. Но были и крупные проблемы. Уже тогда В.Н. отмечал, что поток таксономической ботанической литературы возрастает. Трудно за всем уследить. Наблюдается тенденция дробления информации. Поэтому чувство удовлетворения вызывали обобщающие работы некоторых ученых. Первоначально у В.Н. была идея составлять большую библиографию по систематике растений, но поток информации даже в то «зеленое» время оказался столь большим, что В.Н. отказался от этого замысла. Однако желание обобщать всю литературу по определенной проблеме сохранилось на всю жизнь. Он стимулировал и участвовал в создании библиографий по флоре Московской области и позже по флоре всей России. Запомнилось мне обсуждение статьи Корнера (Corney), в которой он призывал мыслить крупными категориями (если не ошибаюсь – *big thinking*) в обсуждении проблем систематики и филогении. Если в ретроспективном плане сравнить изменения концеп-

ций и парадигм, предлагавшихся в систематике и филогении растений, то эти изменения можно считать почти революционными.

У меня, как и многих, в памяти остались яркие впечатления о той страстности, с которой выступали ученые на Московских совещаниях по филогении растений, организованных В.Н., и как изменились взгляды на «темпы и формы эволюции» сейчас.

У «ботанического окна», где В.Н. разбирал гербарий, почти дежурным было обсуждение проблемы вида, поскольку им и его учениками собирался очень большой гербарный материал, который неизбежно становился пищей для обсуждений. Нередко к разговору на эту тему присоединялись приходившие к В.Н. друзья-биологи и коллеги с других кафедр. Вспоминается, например, М. Мина, Б.М. Медников, который, кстати говоря, написал очень хорошую книгу «Дарвинизм в 20 веке».

В проблеме вида выявилась одна методическая тема, касающаяся практического использования в систематике растений так называемого «географо-морфологического метода», иногда называемого и «морфолого-географическим». В этой проблеме взаимоотношение морфологии и географии расценивалось неоднозначно в систематических обработках разных авторов. Налицо было отступление в ряде случаев от продуктивного подхода и апостериорной оценки (взвешивания) признаков. Это сопровождалось гипнотическим воздействием «географического фактора», преувеличением его роли и выражалось в описании многих новых видов. При обработке большого флористического материала В.Н. постоянно сталкивался с необходимостью принимать решения о статусе разных растений, в том числе в роде Манжетка и в ряде родов Зонтичных и других семейств. Я с теплым чувством и благодарностью вспоминаю случаи, когда В.Н. напрямую спрашивал меня о моем мнении по поводу того или иного растения. Я узнавал также со временем, что В.Н. был рецензентом некоторых моих статей по морфологии и изменчивости отдельных видов. При этом он не говорил мне, что является рецензентом какой-то моей статьи, но критическое рассмотрение материалов этой статьи всегда предшествовало ее появлению в свет.

Значение В.Н. как ученого переоценить трудно. О его вкладе в отечественную ботанику уже немало сказано и написано. У многих знавших В.Н. в памяти остался не только его вклад с развитие науки, но и его отношение к науке. Это то качество, которое свойственно некоторым творческим натурам, и называется научной страстью. В основе такого отношения к науке лежит, прежде всего, любовь к ней, природное органическое чувство, потребность исследовать, знать. Люди такого типа учатся всю жизнь, это их потребность. Когда я показывал В.Н. какое-то неизвестное мне растение и неизвестное ему

самому, он расстраивался и с некоторой горечью говорил: «Нам все надо знать». И обычно интерес к неизвестному виду (а такие виды приносили в МГУ любители и др.) сохранялся долгое время, пока не удавалось кому-то, и, прежде всего, самому В.Н. идентифицировать неузнанное при первом знакомстве растение.

В.Н. обладал неординарными эпистолярными способностями. Он писал точно, быстро и, как говорится, набело. Писал статьи, тезисы, рецензии, мемуарные очерки. Наконец, писал учебные пособия и научные монографии. Все его работы отличает ясность изложения фактического материала или обсуждения какой-либо проблемы. Вспоминаются высказывания Константина Николаевича Благодского (его дружески называли КНБ), который вместе с В.Н. написал книгу по охране природы. Так, КНБ говорил, что редактор этой книги не внес в текст, написанный В.Н., ни одного исправления, ничего не изменил, а только высказывал хвалебные слова.

Способности В.Н. простирались и в область стихотворства. Он написал, в частности, замечательную поэму о Даниле Александровиче Транковском, одном из наших учителей. Эта поэма полна интересных пассажей, юмора и любви к уважаемому всеми ботанику и оригинальному человеку.

Одной из благородных страстей В.Н. было собирательство книг, прежде всего по ботанике. При этом он обычно не мог не поделиться каким-то удачным приобретением. Мне особенно запомнился случай, когда В.Н. где-то достал для своей библиотеки многотомную «*Flora orientalis*» Эдмона Буассье. Эта книга была очень важна для работы В.Н., поскольку в ней было описано много видов зонтичных, которыми В.Н. специально занимался.

Ясно, что всю важнейшую отечественную литературу по ботанике, особенно по морфологии, систематике, филогении, флористике, В.Н. приобретал. Он охотно предоставлял ее «просителям» – коллегам для различных справок. И это было немаловажно, поскольку век интернета еще не наступил, и для решения любого вопроса нужно было идти в библиографический кабинет биологического факультета или посещать «Библиотеку Сырейщикова», которая занимает отдельное помещение на биофаке. Эта библиотека известного московского ботаника была передана на биофак из книг Центральной библиотеки МГУ. Ее оформлением занимались П.А. Смирнов, В.Р. Филин и ваш покорный слуга.

В.Н. являл собой личность неординарную. Он обладал сильным характером, что выражалось и в его почерке. О таком почерке один из героев Достоевского сказал бы, что «святой Пафнутий руку приложил». Конечно В.Н. не был святым, но каллиграфия его почерка без-

условно свидетельствует о своеобразии характера его обладателя. Природа одарила В.Н. чувством лидерства, которое он, видимо, унаследовал от своего отца, военного (по словам Н.В. Самсель). Но что важно – это качество было направлено не столько «внутри», на себя, сколько «во вне», т.е. для достижения какой-то важной цели, для пользы науки, для поддержки интересной темы, для написания биографии малоизвестных ученых (Леонидов из Владимирской области), для охраны природы. Недаром студенты сочинили частушки:

*Тихомиров за природу  
Он готов в огонь и в воду.*

Поэтому неудивительно, что В.Н. пользовался симпатией многих людей – студентов и сотрудников. Справедливости ради следует сказать, что иногда он бывал излишне горяч, но, как правило, через некоторое время «отходил». Правда, незаметно для большинства окружающих. Мне пришлось в этом убедиться во время откровенных бесед в вечерние часы на кафедре, когда кабинеты и коридоры пустели и когда В.Н. после прожитого трудового дня оставался один в своем кабинете или изредка заходил в соседние кабинеты обсудить научные или «общечеловеческие» проблемы. Он всегда был рад, когда заходили и к нему, несмотря на то, что эти «вечерние одиночные часы» были, пожалуй, самыми продуктивными для науки. Таким образом, очень часто рабочий день В.Н. был разделен на две части: утро и сам день – преподавание, организаторская работа, а вечер – научная работа. Когда он ехал на транспорте, он, как правило, постоянно читал. Мне изредка доводилось быть его попутчиком и наблюдать его в эти моменты.

Яркие впечатления оставляли у студентов и преподавателей спортивные встречи между студентами 1 курса, проходившими практику в Чашниково, и студентами 2 курса, базировавшимися на Звенигородской биостанции. Они сопровождались яркими впечатлениями, начиная с момента приезда «гостей» с одной практики на другую, когда «хозяева» встречали гостей какими-то сюрпризами. Но сюрпризы привозили с собой и гости. В одну из таких встреч на ЗБС студенты из Чашниково привезли огромный макет муравья размером со взрослого человека. Муравей имел все важные детали, и его торжественно нес В.Н., подняв над головами толпы окружавших его студентов. Это одна из иллюстраций организаторских способностей В.Н., когда он был начальником практики студентов 1 курса.

Вадим Николаевич много сделал для науки, для Московского университета, который он любил и которому он отдал все свои силы, и, можно сказать без преувеличения, всю свою жизнь. Мы всегда будем его помнить.

## **Счастье быть ученицей В.Н. Тихомирова**

М.В. Казакова

*Рязанский государственный университет имени С.А. Есенина*

*m.kazakova@rsu.edu.ru*

## **A happiness to be a pupil of V.N. Tikhomirov**

M.V. Kazakova

Вадим Николаевич Тихомиров подготовил за несколько десятилетий непрерывной научной, педагогической и организаторской деятельности большую школу учеников, которые под его руководством защитили диссертации и работают в разных уголках нашей страны и за рубежом. Каждый может рассказать об Учителе что-то свое, навсегда оставшееся в памяти и сердце. Моя жизнь получила свое профессиональное становление с 1976 г., когда студентами 3 курса мы пришли специализироваться на кафедре высших растений. Летом 1977 г. В.Н. Тихомиров повел нашу группу по лесным дорогам и болотам сначала Московской, а вскоре – Рязанской Мещеры. Многие дороги им были уже давно проторены, но некоторые маршруты прокладывались впервые. В нашей группе учились Сергей Волгин, Тая Дьяченко, Галя Лунина, Лариса Рыхлова, Наташа Никанорова. Экспедиционный отряд пополнили второкурсники Александр Тимонин и Ольга Юрцева, а также брянский аспирант-заочник Борис Харитонцев. У нас быстро сложился дружный и необыкновенно работоспособный коллектив. Мы сразу почувствовали отеческую заботу со стороны Вадима Николаевича, безоговорочно следовали за ним, как цыплята, с нетерпением ждали его рассказов о растениях. За общим столом под полевым тентом мы садились поближе к В.Н., когда он, взяв в руки растение или гербарный образец, увлеченно характеризовал вид, показывая его ключевые признаки. На всю жизнь в памяти сохранились воспоминания о месяце, проведенном в Окском заповеднике. Запомнились экскурсии по лесам, болотам, переправы через Пру, сбор гербария и ежедневное увлекательнейшее занятие – определение растений, во время которого мы забывали про усталость и позднее время; чаепития у самовара, купание в Пре и рыбалка, во время которой продолжалось изучение растений; вечер с шашлыком и поиск в ночном лесу цветущего папоротника. Через всю жизнь я пронесла эту студенческую романтику полевой жизни и упорного «вхождения» в мир растений. Тогда мы не могли в полной мере осознать, что участвуем в большом научном исследовании флоры Мещеры, это стало понятным несколько позже. Атмосферу полевой семьи поддерживала необыкновенная теп-

лота и всегда светлое настроение помощницы В.Н. старшего лаборанта кафедры Ирины Викторовны Черевань.

В.Н. был строгим Учителем, не терпел нерадения в отношении к делу, учил искусству гербаризации, но одновременно и показывал трепетное отношение к каждому растению. Строгость ученого и поэтическое отношение к природе сочетались в нем необыкновенно гармонично. В итоге именно эта практика определила направление моих дальнейших исследований. На просьбу, высказанную во второй половине 5 курса, помочь мне с распределением, дабы продолжить изучение разнообразия растений, В.Н. живо откликнулся и предложил поехать в Липецкую область для изучения флоры этого региона. Так я стала научным сотрудником заповедника «Галичья гора», поселившись в домике усадьбы заповедника, на опушке дубравы на левом берегу р. Дон в полукилометре от с. Донское Задонского района. Трудно было привыкать после московской университетской жизни к тишине лесостепного заповедника. Но общение с В.Н. в письмах, по телефону, во время регулярных выездов на кафедру и в Гербарий МГУ помогли вскоре осознать, что выбранное дело – именно то, к чему я стремилась с детства. В.Н. очень доброжелательно, по-отечески, наставлял, советовал, очень искренне радовался первым успехам в познании растений. С 1981 г. его студенческие практики стали регулярно базироваться в заповеднике. Необыкновенно интересны и насыщены находками многочисленных степных видов были совместные экспедиции и однодневные выезды в различные природные урочища Липецкой области в составе «боевых» отрядов столь же увлеченных ботаников! Ничего нельзя поставить в сравнение с этими счастливыми моментами в жизни!

Богатство лесостепной флоры Среднерусской возвышенности давно интересовало В.Н. и в 1980-е гг. оно в значительной степени стало нам более понятным и близким. Жара за 35°C, крутые меловые склоны Воронежской области, по которым мы неоднократно спускаемся и поднимаемся вслед за Учителем. Реки-каньоны, скалы и пещеры, поразительное разнообразие флоры Липецкой области! Для нас это сочеталось с желанной в юности романтикой, но мы не понимали тогда, каких физических и душевных сил стоило В.Н. ежегодно организовывать и проводить на неизменно высоком уровне длительные экспедиции. Забыть эти уроки полевой флористики нельзя. Поиск и обнаружение лесостепных ботанических «оазисов» с десятками редких стенолюбивых растений стало еще одним прекрасным уроком, на котором молодые флористы учились выявлять ценные природные территории на основе индикаторных, ключевых видов. Уже в 1990-е годы мы прочитали стихи, написанные Учителем в маршрутах. В них живая душа Вадима Николаевича разго-

варивает с нами и ныне. Они позволяют увидеть, сколь трепетным и отзывчивым было сердце этого большого ученого и человека.

В.Н. никогда не давал конкретных указаний и не мешал самостоятельному выбору направлений более детальных исследований, но всегда поддерживал мои «творческие порывы». Углубление в проблему реликтов Среднерусской возвышенности стало одним из таких интересных вопросов в раскрытии своеобразия флоры Липецкой области. Запомнилось то, с каким глубочайшим уважением он относился к своим учителям Г.Э. Гроссету, Е.М. Лавренко и другим выдающимся ботаникам, у которых и мы черпаем бесценный научный опыт. В начале 1985 г. состоялась защита диссертации на тему «Флора Липецкой области» и затем – возвращение домой в родную Рязань. Этот маршрут тоже был подсказан В.Н. Тихомировым. Изучение флоры своего региона стало вполне логичным продолжением начатых исследований.

В Рязанском пединституте (ныне это РГУ имени С.А. Есенина) флористическими исследованиями в те годы, сбором научного гербария, выявлением ценных природных территорий занималась доцент Екатерина Григорьевна Гущина. Она была одним из активных соратников Вадима Николаевича. Во многих регионах Средней России В.Н. поддерживал творческие контакты с ботаниками местных вузов, заповедников. Нельзя было не заметить, сколь внимательным было его научное курирование. В.Н. понимал, что на местах флористам порой непросто совмещать огромную педагогическую работу с научными исследованиями, да и о коллективе единомышленников можно было говорить лишь в отношении единичных вузов. Стимулом для активной деятельности служила поддержка Вадима Николаевича, участие в больших проектах, например, изучение флоры Окско-Клязьминского междуречья или подготовка нового издания «Флоры...» П.Ф. Маевского. Я навсегда запомнила то глубочайшее уважение, искреннее преклонение, которое питали к Вадиму Николаевичу Е.Г. Гущина, ботаники Окского заповедника, липецкие и воронежские ботаники, да и многие другие специалисты, которых В.Н. вдохновлял на неустанные исследования флоры своего региона. Меня при этом поражала широта и богатство души Учителя, у которого находилось время для каждого человека, приехавшего издалека пообщаться, посоветоваться с ним, показать свои находки, уточнить видовую принадлежность гербарных сборов. Около его кабинета нередко можно было увидеть несколько человек, ожидавших возможности побеседовать с В.Н.

В 1990-е годы, будучи уже не столь крепким физически, В.Н. начал проект «Vallis», нацеленный на сохранение природных комплексов долины Оки, развитие традиционных форм хозяйствования, спо-

собных поддерживать и восстанавливать флористическое и ценотическое богатство окских экосистем. Он не успел сделать то, что намечал, но мы постарались продолжить его начинания. В настоящее время разрабатывается инициативный проект «Флора бассейна Оки», который хотя и не нашел финансовой поддержки в ведущих Фондах страны, но не потерял из-за этого своей значимости. Этот проект – реальное продолжение исследований, начатых В.Н. Тихомировым по флоре Средней России. Отрадно, что в нем принимают участие многие ученики В.Н., работающие в разных регионах Средней России.

Мы видели, как работает В.Н. по флоре и со своей стороны старались хотя бы немного соответствовать его уровню ответственного отношения к науке, образованию. Сейчас в РГУ имени С.А. Есенина создан научный гербарий, которому присвоено имя его основателя Е.Г. Гушиной. Создана сеть охраняемых природных территорий региона, начало которой тоже было положено В.Н. Тихомировым и Е.Г. Гушиной. Издана Красная книга Рязанской области (2002, 2011), ведутся флористические исследования и за пределами нашего региона – в границах Окского бассейна. Работая в экспедициях, прокладывая новые маршруты и повторяя обследование ранее открытых флористически богатых урочищ, я постоянно ощущаю присутствие В.Н. и верю, что он тоже разделяет со мной радость, испытываемую в удивительно красивых природных местах нашей средней полосы европейской части России, радость встреч с интересными видами растений.

10 лет работает Рязанское отделение Русского ботанического общества. В.Н. собирал вокруг себя единомышленников, так и мы смогли объединиться для общения, обмена опытом, чтобы поделиться своими открытиями и тем самым стимулировать других, в том числе и студентов, на активное познание природы. Хочется надеяться, что мне удалось хотя бы отчасти отдать свой долг Учителю, хотя бы чуть-чуть оправдать огромный труд, положенный им на моё профессиональное становление. Я и сейчас ощущаю живую помощь Учителя и стараюсь в своей жизни и работе не уронить высокое звание «ученицы Тихомирова».



## Воспоминания о Вадиме Николаевиче Тихомирове

Т.А. Троицкая

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

### Memoirs of Vadim N. Tikhomirov

Т.А. Troitskaya

Так получилось, что я много лет ездила на практику с В.Н. Тихомировым. Это был знающий ботаник-флорист. Он хорошо знал и любил литературу. Сам писал стихи.

У наших студентов третьего курса много лет была двухмесячная выездная практика. Руководил этой практикой Вадим Николаевич. Были в Воронежской, Рязанской, Липецкой областях и многих других районах центральной России. В каких удивительных местах мы были! Это и Брыкин Бор, и Мещера, и Меловые горы, и Пра, и Цна, и Дон, и Красивая Меча, и конечно Ока.

Рассказывал В.Н. всегда очень интересно. Студенты слушали его внимательно, вели записи. На экскурсии выходили в любую погоду. Идет дождь, но как интересно, с какой любовью говорит В.Н. о растениях. На погоду никто не обращает внимания:

*И ласковый солнечный лучик,  
Как искру надежды своей,  
Увидишь сквозь рваные тучи  
И шелест ушедших дождей...*

В.Н. всегда сам выбирал место для ночлега, где ставить палатки, где будет костер. Однажды долго искали место, где остановиться. Уже темно. Проехали какую-то деревушку. Въехали в лес. Небольшая поляна. Быстро разбили лагерь. На небе зажглись звезды. И вдруг весь лес, окружавший нас, озарился светом. Как будто вспыхнули тысячи свечей. Это «проснулись» светлячки. Долго сидели у костра. А А.К. Тимонин (он в этот год ездил с нами) читал «Демона» Лермонтова. Думаю, что такой вечер запомнился ребятам надолго. Много было таких напоминающих поездок.

Вставал В.Н. раньше всех и до завтрака успевал обойти окружающий лес. А затем экскурсия с ребятами:

*Наслаждение какое  
По лесам бродить с утра  
Сзади озеро Святое  
Впереди струится Пра.*

Брыкин Бор. Много ходили. Много увидели нового. Устали. Ужин. Сидим у костра. И вдруг В.Н. начинает читать А. Толстого «Историю

государства Российского от Гостомысла до Тимашева». Лица ребят оживились. Улыбаются.

Окский заповедник. День без поездок. Занимаются гербарием, определяют растения. А на ужин – уха! Из свежей рыбы! Это В.Н. успел наловить. Чистил и готовил рыбу он всегда сам.

Одно лето выдалось холодным. Мало цвело. Но как увлекательно, с каким восторгом, с какой любовью он рассказывал о растениях:

*А есть еще гвоздики,  
Фиалки и чабрец.  
И что ни говорите,  
Все это не конец.*

Мордовия. Практика студентов первого курса всего факультета. В.Н. Тихомиров – начальник практики. Но без дела он не сидит. Много ходит по заповеднику, пока группы на экскурсиях. Обед. Появляется В.Н.: «Желающим увидеть цветущую орхидею, собраться после обеда!» И весь курс идет за ним:

*А он тут растет, как последний сорняк,  
Забравшись в болотную слякоть.  
Конечно, Венерин, конечно, башмак,  
Но больше похожий на лапоть.*

Он всегда умел заинтересовать, увлечь.

Галичья Гора. Долгая экскурсия. Сидят над гербарием. Устали. И В.Н. берет в руки гитару, хотя сам не очень умел играть. Ребята поют. А он тут же мог сочинить:

*Природу надо защитить,  
Об этом быть не может спору,  
И каждый должен свято чтить  
Превыше всех богиню Флору...*

Окский заповедник. Работа с гербарием. Определение растений. Появляется В.Н.: «Завтра 7 июля. День Ивана Купала. В этот день, согласно повериям, растения обретают чудодейственную силу. И люди видели в этот день цветущий папоротник. И сегодня в ночь мы пойдем его искать!» Темно. Идем друг за другом по узкой дорожке с фонариками. И находим папоротник. И он цветет! Это еще днем В.Н. подготовил.

Были и неприятные случаи. Брыкин Бор. Завтра утром должны ехать дальше. Ребята собирают вещи. Все уложено в машину – ящики, гербарий. Всем отбой. Рано утром девочки побежали прощаться с рекой. А на середине реки стоит наша машина по колеса в воде. Течение сильное. Кузов заливает водой. И В.Н. вместе с мальчиками почти вплавь перетаскивает тяжелые ящики, все вещи на берег. Это водитель решил ночью помыть машину. Вытаскиваем ее тракторами.

Для сотрудников кафедры В.Н. несколько раз устраивал интересные поездки. Ездили в Окский заповедник, на Галичью Гору. Он много рассказывал интересного, показывал красивые места. Апрель. Поехали в Мещеру. Река разлилась. Мост в воде. Вышли из автобуса (автобус В.Н. заказывал на автобазе МГУ). Пошли пешком по воде. Немного промокли. Но все довольны.

А какие замечательные праздники проходили на кафедре под руководством и при активном участии В.Н.! На Новый год разыгрывали шарады, писали стихи на заданную тему, устраивали веселые лотереи. Например, Л.И. Лотова могла выиграть собственную шубу. Был организован свой оркестр. На 8 Марта обязательно концерт – артисты только мужчины. Конферансье – Г.Б. Кедров, на сцене – В.Н. Тихомиров, В.Р. Филин и, конечно, Г.П. Гапочка. Еду разносят тоже мужчины. Все довольны. На кафедре было создано несколько юмористических рисованных фильмов, вдохновителем и сценаристом которых был В.Н. Тихомиров, а художником – Г.Б. Кедров. Темы были самые актуальные: полет в космос, олимпиада, работа на овощных базах. К юбилею Д.А. Транковского была написана поэма в стихах:

*Тебе, властитель кинетиды,  
Тебе, о рыцарь синергиды,  
Тебе, хранитель апертур  
И митотических фигур  
Поэму посвящают эту  
Тобой возвращенные поэты.*

В.Н. знал многих детей сотрудников кафедры. По его предложению были организованы новогодние праздники для детишек. Украсили елку. Накрыли стол в аудитории. Подготовили подарки. Играла музыка. Ребята танцевали, пели, читали стихи. Было весело всем – и большим, и маленьким.

Всем, с кем работал В.Н. он запомнился не только как ученый и прекрасный педагог, но и как талантливый организатор.

**«...Я счастлив каждый день и час, пока растет трава...»**

Т.Б. Силаева

*Мордовский государственный университет имени Н.П. Огарева, Саранск,  
tbsilaeva@yandex.ru*

**«...I am happy every day and hour, until the grass grows...»**

T.B. Silaeva

Я вузовский преподаватель и очень люблю свою работу. Теперь, когда я почти дожила до того возраста, в котором Вадим Николаевич закончил свой земной путь, становится все более очевидным, сколь большое значение имело для меня как для преподавателя и исследователя поступление в аспирантуру Московского университета. Вадим Николаевич был моим руководителем. По его рекомендации и настоянию я с первых дней вместе со студентами слушала лекции по общей ботанике и специальным курсам, как его, так и других преподавателей кафедры; отработывала многие малые и большие практикумы, причем не только на кафедре высших растений, но и на кафедре геоботаники. Отработала все занятия семестрового (раньше были такие!) ФПК (факультета повышения квалификации) для слушателей из многих университетов тогда еще Советского Союза. Среди этих слушателей были, например, Г.И. Зубкевич из Минска, К.И. Александрова из Липецка, Е.И. Демьянова из Перми, Т.И. Плаксина из Самары. Со многими я подружилась, а с некоторыми общаюсь до сих пор.

Особое значение Вадим Николаевич придавал полевым практикам и экспедициям. На полевые практики, проводимые им, стремились попасть многие преподаватели из других университетов, работники заповедников. Мои аспирантские годы удачно совпали с началом «мордовского периода» кафедры высших растений, когда Вадим Николаевич организовал полевую практику для студентов 1 курса в Мордовском Присурье. Практика много лет успешно проходила на базе биостанции нашего Мордовского университета. Сейчас у меня, как и у других преподавателей «полевых» кафедр, болит душа о том, что многие студенты не очень хотят ехать на полевую практику. А во время практики они, несомненно, получают не только знания по ботанике и зоологии.

Надо признать, что современные студенты и аспиранты не очень любят собирать гербарий. Думаю, что в первую очередь потому, что это дело тонкое. Обычно лучше это делают девушки. Но так получилось, что 4 первых моих аспиранта – это юноши (теперь они кандидаты наук и доценты!) – собирали и собирают гербарий высокого качества. Смею думать, что этому научила их в том числе и я, а я училась на практике и в экспедициях у Вадима Николаевича. Теперь, когда и у

меня есть свои ученики, я понимаю, что есть в нашей профессии такие знания и умения, которые передаются не через методические пособия, а «из рук в руки».

А еще, Вадим Николаевич любил и умел писать письма, те самые, в конвертах, которые мы теперь не пишем даже родителям. Век сотовых телефонов и других гаджетов, считаю, лишил нас удовольствия получать и писать письма. Несомненно, приятно услышать живой голос, но в письмах в отличие от разговора есть время и возможность обдумать свои мысли. У меня осталась стопка писем Вадима Николаевича с его характерным, очень узнаваемым почерком.

У Вадима Николаевича были любимые места, где он регулярно вел исследования, бывал со студентами во время полевых практик и экспедиций. Это Брыкин Бор в Окском заповеднике, заповедник «Галичья Гора», думаю, что и биостанция нашего Мордовского университета. Здесь написаны многие его стихи, которые я часто читаю своим студентам. Люблю им рассказывать про свои аспирантские годы и экспедиции, про *Alchemilla czamsinensis* (манжетку чамзинскую), вид, открытый Вадимом Николаевичем, из окрестностей пос. Чамзинка на востоке Мордовии. Именно на нашей биостанции Вадим Николаевич написал: «однажды в дремучих Мордовских лесах свершилось великое чудо, богиней Венерой потерян башмак...»

# **Ботанические прогулки по Центральному Черноземью России**

А.Я. Григорьевская, А.С. Субботин  
*Воронежский государственный университет, Воронеж,  
grigaya@mail.ru*

## **Botanical tours in the Central Black Soil Region of Russia**

A.Ya. Grigoryevskaya, A.S. Subbotin

Начальным пунктом ботанических прогулок по Центральному Черноземью под руководством профессора Вадима Николаевича Тихомирова стала Галичья Гора в Липецкой области. Это уникальное заповедное место вызывает у человека бережное отношение к природе, любопытство и стремление к знаниям. Такие качества, присущие студентам, и реализовывал В.Н. на ботанических прогулках по лесам, степям, лугам, водоёмам, населённым пунктам, болотам, изучая их растительный покров.

Много возникало у студентов разных вопросов, например, причины отклонения от нормы морфологических признаков у растений, генезис ареала вида и реликтовое его положение, фазы развития растений, угасание и расцвет органического мира в эпохи фанерозоя и протерозоя. На все вопросы В.Н. отвечал с научным обоснованием и пояснением причин, используя живые образцы. Пристальное внимание уделялось морфологии и систематике растений. Флористика всегда была и оставалась главным интересом В.Н.

Особое внимание он уделял гербаризации растений с соблюдением техники сбора от выкапывания растения до гербарного образца, предназначенного для длительного хранения. Требования предъявлялись самые высокие. Отчет по выполненной работе сопровождался выбросом многих образцов из-за несоответствия стандарту. Это приводило к повторному их сбору и выполнению всех этапов работы. Много было разочарований у студентов по этому поводу, и всегда на помощь приходила Тамара Александровна Троицкая – душа коллектива. Она могла «спасать» многие недосушенные гербарные образцы, кропотливо расправляя каждый листок и лепесток.

Работа в стационарных условиях Галичьей Горы давала возможность студентам навести порядок в гербарном материале из ботанических прогулок не только по Липецкой, но и сопредельным областям: Воронежской, Тамбовской, Белгородской. Все трудные моменты походов забывались после короткого отдыха.

Осмысление результатов ботанических исследований приносило удовлетворение и восхищение. Найдены новые виды растений для региона, ознакомлены с растительным покровом разных природных зон, выяснены причины и закономерности природных явлений, разрешены многие познавательные вопросы студентов.

Другие условия работы и жизни диктовали путешествия по реликтовым меловым борам, кальцефильным и луговым степям, засоленным лугам, лесам и прочим местам. Особый интерес вызывали степи и склоновые типы местности с выходом меловых пород. Степи – самый красивый и эстетически совершенный ландшафт планеты, который формировался под влиянием культуры человеческой и культуры природы (Григорьевская, Огурева, 2012).

Студенты изучали биоразнообразие, знакомились с историей и культурным наследием края. Древние курганы, могильники, селища, Маяцкое городище соседствуют с богатым биоразнообразием, с редкими и эндемичными растениями. Большой интерес испытали студенты при осмотре сооружений, храмов в меловых горах Дивногорья Лискинского района и Спасского храма в селе Костомарово Подгоренского района. Они включены в список самых красивых мест России (2012).

Не менее интересны и другие сооружения в меловых горах, такие как пещеры в Белогорье и г. Калач, которые хранят историю прошлых времен. Однако не всегда ботанические прогулки были удачными. Огорчение приносила дождливая погода. Трудно было добраться по бездорожью к назначенному месту работы и собирать материал для гербария. А порой и наша вседорожная машина (ЗиЛ) застревала на лугу. Вспоминается такой эпизод. В 10 км от г. Калач в Калачеевском районе Воронежской области остановились на ночлег. Дождь уже накрапывал и был сильным всю ночь. Моё дежурство приходилось на утро. Разжечь костёр, приготовить еду, помыть посуду и всё сложить для дальнейшей транспортировки было непросто. Несмотря на дождь, завтрак приготовлен, подан в палатки и последовательно выполнены все работы. Таковы правила ботанических путешествий.

Меловой юг покорял приятными ароматами цветущих растений, среди которых ощущались запахи тимьяна, шалфея, полыни, левкоя пахучего и других трав. Однажды студенты вместе с В.Н. ходили в полночь на меловой склон за запахом левкоя. Только в ночное время более резко ощущается его аромат. Были и другие мероприятия, такие как поиск цветка папоротника в дубраве Шепталинога Морозовой горы в полночь, спуск венков в воды р. Дон, определение вида растения по морфологическим признакам с закрытыми глазами и т.д.

При проведении любых мероприятий, выездов в маршруты, обеспечении быта всегда обязательными условиями были: организованность, ответственность, уважительность и исполнительность.

Полевые практики студентов под руководством В.Н., проведённые в заповеднике «Галичья Гора» за 15-летний период, имели научные, учебные, практические достижения. Русскую природу с её совершенством, целесообразностью, уникальностью можно охарактеризовать словами К. Пруткива «глядя на мир, нельзя не удивляться». Впечатления о ней нашли лирические отражения в стихах В.Н., таких как Марш ботаников-флористов, Мне бы посмотреть Красивую Мечу, Галичья Гора и многих других (Тихомиров, 1994).

Трудно оценить работоспособность, отзывчивость, культуру и многие другие качества профессора В.Н. Тихомирова как куратора ботанических исследований в России (Григорьевская и др., 2015).

### Литература

*Григорьевская А.Я., Огуреева Т.Н.* Дивногорье и Галичья гора // Самые красивые места России. – М.: Мир энциклопедий Аванта+, 2012. – С. 59–66.

*Григорьевская А.Я., Якименко О.В., Иванова В.О., Чертенко А.Е.* Лидеры отечественных ботанических школ в исследовании флоры центра Средней России // История ботаники в России. Сборник статей участников Международной научной конференции (г. Тольятти, 14–17 сентября 2015 г.). Тольятти, 2015. Т. 1. С. 182–185.

*Тихомиров В.Н.* Звонящие ландыши. – М.: ЦНИЭИ уголь, 1994. 62 с.



# Воспоминания о Вадиме Николаевиче Тихомирове

М.Е. Игнатьева

*Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden*

*maria.ignatieva@slu.se*

## **Memoirs of Vadim N. Tikhomirov**

М.Е. Ignatieva

Несколько лет назад вышла в свет моя новая книга «Сады Старого и Нового Мира: путешествия ландшафтного архитектора», которой я придала особый ботанический «привкус». В который раз я добрым словом вспомнила своего Учителя – Вадима Николаевича Тихомирова. Именно он привил своим «птенцам» – студентам и аспирантам кафедры высших растений – настоящую страсть к богине Флоре. Долгие летние дни полевой практики на Оке, Пре и Дону были наполнены интереснейшими открытиями. Как можно, например, забыть экскурсии на многокрасочные окские заливные луга или же меловые выходы в Воронежской области!

Вадим Николаевич имел особый «орлиный» глаз. Наш ГАЗ 66 мог остановиться на обочине дороги, мы срочно высаживались и собирали гербарий какого-нибудь редкого вида. Процесс приготовления гербария был возведен при Вадиме Николаевиче в настоящее искусство. Даже если мы останавливались среди ночи в голой степи, в первую очередь надо было перебрать гербарные образцы при свете включенных фар, а потом уже налаживать ночлег и готовить ужин. Кропотливый ежедневный труд, многочасовые занятия на природе и, конечно же, зубрежка латыни, приносили свои плоды. После каждого лета уровень знаний растений подскакивал на порядок. И ты уже знала не 300, а все 500 видов, а потом и 1000 видов российской флоры. Поражала и способность Вадима Николаевича превращать практические занятия на природе в увлекательные экскурсии.

Особенно запомнились мне лекции Вадима Николаевича. Как известно, систематика растений – предмет особенный. В интерпретации же Тихомирова лекции воспринимались легко. Эрудиция и чувство юмора помогали усваивать и запоминать достаточно сложный материал. Учитель заражал нас своей эмоциональностью и любовью к предмету. Выработывая свой собственный преподавательский «почерк», я невольно возвращалась к манере Вадима Николаевича!

Большой удачей я считаю свое обучение в стенах кафедры высших растений МГУ (1983–1987) и называю это время «золотым веком». Именно в эти годы под руководством В.Н. Тихомирова на кафедре была создана одна из самых сильных ботанических школ в стране. Ее

выпускники сегодня возглавляют кафедры в различных городах страны и несут знамя русской ботанической школы далеко за пределами России – в Канаде, США, многих европейских странах. Волею судеб я, например, оказалась на другом конце земного шара и 10 лет преподавала в одном из университетов Новой Зеландии. Фундамент городской флористики, заложенный в МГУ, позволил мне не только освоить новозеландскую флору, но и продолжить исследования в области городской экологии, а также опубликовать не одну научную статью и книги.

Хочу вспомнить о Вадиме Николаевиче – научном руководителе. Поддержка его ощущалась на протяжении всех трех лет аспирантуры. Политика «открытых дверей», когда можно было обратиться за советом, осталась в памяти и стала и моим основным принципом руководства.

Широта подхода и эрудиция позволяла В.Н. Тихомирову браться за развитие новых направлений. Так, именно на кафедре высших растений нашла приют лаборатория экологии и охраны природы, которая начала разрабатывать междисциплинарную программу «Экополис». Именно «Экополис» стал первой в стране попыткой создания устойчивых городов. Кафедра стала центром развития и городской экологии. В особенности городская флористика обрела свой статус. Именно под руководством Тихомирова оттачивалась методика и разрабатывались новые принципы изучения городской флоры. Междисциплинарный подход позволял использовать в диссертационных работах и другие науки, например, почвоведение и ландшафтную архитектуру.

Особое место в моей памяти занимает Вадим Николаевич – человек большой души и таланта. Песни на стихи Тихомирова пели многие поколения студентов МГУ. Настоящим откровением стали для меня лирические стихи Вадима Николаевича (сборник «Звонящие ландыши», 1994). Здесь я неожиданно открыла для себя романтика, навсегда влюбленного в Российскую Природу.

## **Полевая практика с В.Н. Тихомировым**

В.В. Птушенко

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

*ptush@mail.ru*

## **Field practical course with V.N. Tikhomirov**

V.V. Ptushenko

Странно что-либо писать о человеке, которого многие из окружающих знают во много раз дольше, чем ты сам. Поэтому только по настоятельной просьбе Ксении Всеволодовны Авиловой я решаюсь написать несколько слов о Вадиме Николаевиче Тихомирове.

С Вадимом Николаевичем мне посчастливилось общаться во время двух зональных практик, которые он проводил со студентами своей кафедры в 1994 и 1995 гг. Всё, что я могу сказать, это – отдельные мелкие штрихи. Возможно, не вполне точные, но очень яркие.

Мы ехали по Центральной России на небольшом грузовом «газике» – Вадим Николаевич с шофёром в кабине, мы – в крытом кузове, лёжа на уложенных вровень с бортом вещах. Иногда он останавливал машину, выходил к нам и спрашивал, обратили ли мы внимание на какие-либо знаки на пространствах, через которые проносилась машина в течение последнего часа, либо показывал какие-то интересные растения, указывая рукой куда-то вдаль, в сторону леса, встающего за бескрайним лугом. После сидения часами с лупой над определительными признаками это казалось шуткой. «Да ну что вы, такие характерные растения надо определять с машины!» – говорил он.

По-видимому, Вадим Николаевич не переносил небрежности. Насколько он радовался найденной популяции какого-либо растения, вслух восхищаясь красотой каждого из её индивидов, настолько же бывал удручён, когда в результате неаккуратного сбора у кого-то из нас в руках этот индивид оказывался потерянным и для своей популяции, и для коллекции. Однажды, уже по возвращении из экспедиции, я принёс ему какое-то незнакомое мне растение, заложенное (и, естественно, высушенное) между страницами книги. Не знаю, что у него вызвало большее негодование – небрежность по отношению к книге или же к работе (а может быть, и то, и другое, в равной мере), но его реакции – очень сдержанной, но вполне определённой – было достаточно, чтобы больше такой «формы представления материала» себе не позволять.

Его познания, а вместе с ними и авторитет, были, кажется, безграничными. С нами ездил один зоолог – стажёр из какого-то другого

научного заведения. Когда я его спрашивал о какой-либо птице, кричащей в лесу неподалёку от наших палаток, он в трудных случаях всегда советовал обратиться к Тихомирову. «Ну, если Вадим Николаевич так сказал, то так оно и есть!» – было высшей мерой достоверности.

Вечерами, между ужином и началом не слишком долгого времени для сна, мы доразбирали собранные за день букеты, перебирали гербарные папки, сушили матрасики. Песен вечерами у костра никогда не пели. Или – почти никогда. Во время этих поездок у меня сложилось впечатление, возможно, не вполне справедливое, что у Вадима Николаевича было негативное отношение к песенному времяпрепровождению. Тем большим было для меня открытием, когда, спустя несколько лет, Нина Николаевна Орлова рассказывала о Тихомирове в контексте истории Агибригады биофака МГУ. Мне кажется, Вадиму Николаевичу был близок принцип, сформулированный Юлием Кимом: «Либо делай своё дело, либо музыку люби». В его экспедиции не оставалось места ни для чего иного, кроме дела. Для меня это был первый случай, когда шестичасовой ежедневный сон был нормой в течение месяца, и всё время, свободное от необходимого быта, а быта в подобной разъездной экспедиции было предостаточно, до последней минуты было заполнено работой. Спустя месяц после практики я с трудом себе представлял, что мог так жить, и ощущал, что повторить такой «подвиг» ещё когда-либо вряд ли смогу. Жизнь и работа в таких условиях была бы невозможна, если бы перед глазами постоянно не было примера Вадима Николаевича. Избранное отношение к себе – «болезнь начальства» – была совершенно не характерна для него. Пожалуй, не было ни одной стороны экспедиционной жизни, которую бы он не делил со всеми остальными её участниками. В сырость и в холод он, как и все, ночевал в палатке, в жару водил экскурсии под палящим солнцем, вставал вместе с дежурными, и трудно было догадаться, что всё это нелегко и уже не слишком соответствует его здоровью. Невозможно представить себе Вадима Николаевича праздным. То горение работой – хотя горение ровное, спокойное – которое было видно в нем, создавало общую атмосферу экспедиции и придавало силы. Однажды, в какой-то «созерцательный» момент, Вадим Николаевич мне сказал: «Ты внимай, смотри во все глаза, впитывай. Другой такой практики ты больше нигде не увидишь». С тех пор мне довелось увидеть не одну практику, но такой я больше не видел.

В то же время эта работа на износ в экспедиции вовсе не была «рабочими буднями», это был, скорее, непрерывный интенсивный, требующий труда, праздник, который Вадим Николаевич умел расцветить самым неожиданным образом. «Саша, вставайте! – кричит

Вадим Николаевич, подходя к палатке и неся что-то в руке. – Это вовсе не подначка, даже не обидная: ждёт снаружи Вас Рогачка! Очень хреновидная!»

А седьмое июля (день Ивана Купалы) нас застало в Лесу на Ворскле. Накануне вечером, когда стемнело, Вадим Николаевич всех собрал, велел взять гербарные папки и таинственно повёл в лес. «Тут растёт один удивительный эфемероид. Он из папоротникообразных, но очень редко выгоняет стрелку с настоящим цветком. Сегодня мы постараемся его найти. Посмотрите на свечу, куда показывает пламя?» «Туда, налево». «Нет, нет, Саша, сегодня всё наоборот! Это значит, нам надо идти в противоположном направлении». Двинувшись в противоположном направлении и пробродив по ночному лесу немало времени, мы нашли, наконец, потрясающий папоротник. Кажется, это был какой-то *Lilioanthus*, но сейчас уже трудно вспомнить точно.

Те неполные два месяца, которые мне довелось провести рядом с Вадимом Николаевичем на его практиках, определили всю мою дальнейшую научную деятельность. Увы, больше оказаться на практиках с ним мне не довелось: это были практически последние.

С годами, по мере того, как самому приходится искать ответы на неразрешимые вопросы, всё более удивительными и глубокими кажутся слова, сказанные ботаником, выдающимся ботаником В.Н. Тихомировым в его стихах:

*И мы живём, как прежде,  
В мерцающей надежде,  
Что папоротник где-нибудь цветёт.*

## **Воспоминания о Вадиме Николаевиче Тихомирове**

**В.В. Мурашев**

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

### **Memoirs of Vadim N. Tikhomirov**

**V.V. Murashev**

Все мы помним Вадима Николаевича Тихомирова как замечательного ботаника, выдающегося естествоиспытателя и натуралиста, талантливого организатора науки и как исключительно жизнерадостного, энергичного, переполненного новыми идеями человека. Вся его трудовая деятельность была связана с биолого-почвенным, затем биологическим факультетом МГУ.

Вадим Николаевич довольно рано осознал хрупкость биосферы и живых существ в ней на фоне малоуправляемой мировой хозяйственной, иногда хищнической, деятельности человека. Именно это способствовало становлению его как выдающегося отечественного систематика и флориста, выдвижению в члены-корреспонденты РАН, избранию заведующим кафедрой высших растений биологического ф-та МГУ, вице-президентом Московского общества испытателей природы и председателем секции ботаники МОИП, а с 1996 г. – членом Высшего Экологического Совета при Правительстве Российской Федерации.

Предметом неустанной заботы В.Н. Тихомирова стал Ботанический сад МГУ, директором которого он был на общественных основах (без доп. оплаты) более 20 лет. Здесь особенно ярко выявились и развились его незаурядные способности в качестве руководителя. Ему удалось превратить сад в подлинно научное учреждение, сблизить его интересы с интересами кафедр биологического факультета, пополнить штат перспективными кадрами ботаников университетского профиля, резко увеличить объем учебных занятий проводимых на базе его коллекций и многое другое.

Эрудиция, хорошая память, великолепный русский язык, отличное ораторское искусство – редкое сочетание слагаемых преподавательского творчества, в полной мере присущее Вадиму Николаевичу, – сделало его одним из популярнейших лекторов. Занимательно и увлеченно он проводил лабораторные занятия, семинары, экскурсии на летней практике. Педагогический талант Вадима Николаевича в немалой степени способствовал притоку студентов на кафедру высших растений. Он подготовил и прочитал такие новые для кафедры оригинальные курсы, как систематика цветковых растений, высшие расте-

ния, местная флора, ботаническая номенклатура, гербарное дело, охрана природы, охрана растительного мира и др.

Особое внимание Вадим Николаевич уделял летней практике студентов, расцениваемой им как важнейший этап подготовки натуралистов. Им разработаны методические основы ботанического раздела летней учебной практики студентов 1 и 2 курса на Звенигородской биостанции, в соответствии с программами биолого-почвенного, геологического и географического факультетов МГУ. Достижением кафедры и ее заведующего явилась организация и проведение разъездной практики студентов 3 курса, которую можно считать и исследовательской экспедицией. Здесь практиканты получали основательную профессиональную подготовку по изучению флоры Средней России. Вадим Николаевич предпочитал вести практику сам, активно привнося в нее элементы природоохранной полевой работы (например, студентам прививались правила жизни в полевом лагере и маршруте, проводились рейды против браконьеров, обсуждались общие и частные проблемы экологии и охраны природы и т.п.).

Колоссальная работоспособность, полная отдача служению науке и педагогическому процессу, природный талант способствовали тому, что авторитет В.Н. Тихомирова как знатока российской флоры признан не только у нас в стране, но и за ее рубежами. Он был членом Болгарского ботанического общества и членом Национального географического общества США. Его именем названы *Papaver tichomirovii*, *Angelica tichomirovii*. Вадим Николаевич был приглашен в качестве регионального советника при создании фундаментальной пятитомной «Flora Europaeae» (всего три советских ученых были удостоены такой чести). Он был членом Комитета по картографированию ареалов видов флоры Европы – «Atlas Florae Europaeae». В.Н. Тихомирову принадлежит оформление идеи издания обобщающей флористической сводки по всей территории России и сопредельных территорий, одобренной на съезде Всесоюзного ботанического общества в Алма-Ате в 1988 г.

Как видим, красной нитью через всю жизнь и деятельность В.Н. Тихомирова проходит борьба за сохранение живой природы в самых разных формах ее, будь то борьба с браконьерством, защита тех или иных участков природы, контроль над соблюдением режима в заповедниках. Многие из того, что кажется нам сейчас очевидным, и не требующим никаких объяснений, ему и его сподвижникам приходилось вновь и вновь повторять и толковать многие годы и десятилетия.

Вадим Николаевич считал своей обязанностью принимать личное участие в природоохранных делах, начиная с задержания браконьеров (обычно далеко не мирного) и кончая разработкой различных природо-

охранных правовых документов – актов, постановлений, законов. В 1959 г. им была сформирована студенческая подсекция секции охраны природы МОИП, а в 1960 г. вместе с К.Н. Благосклоновым они стали организаторами первой студенческой Дружины по охране природы на биофаке МГУ, послужившей примером для многих подобных дружин в других вузах России. Первым и бессменным куратором Дружины, до самой своей кончины (1998 г.), оставался В.Н. Тихомиров. Широкое природоохранное движение в России во многом обязано своим существованием В.Н. Тихомирову. О его отношении к этой необязательной для сотрудника университета деятельности, но важнейшей по его убеждениям свидетельствует следующий случай. Кружковец Всероссийского общества охраны природы (ВООП) Саша Раутиан был направлен руководителем Петром Петровичем Смолиным (ППС) на выучку к Геннадию Николаевичу Лихачеву (Генуэлу) в Приокско-Террасный заповедник (ПТЗ). После выполнения общей работы по учету птиц в дуплянках, Генуэл рекомендовал Саше индивидуальную тему по амфибиям и рептилиям Подмосковья. Для сравнения с ПТЗ на юге Московской области (МО) была выбрана территория Красноармейского лесничества на севере МО. В жизни амфибий и рептилий большое значение имеет микро-рельеф местности и растительность. Поэтому Саша составил свой флористический список окрестностей Ковязских озер, речушек и болот Красноармейского лесничества. В ВООП серьезно относились к самостоятельным работам кружковцев, принято было писать отчеты о них и делать доклады. Саша для проверки своей работы и консультации по флоре обратился к научному сотруднику кафедры высших растений биофака МГУ, к.б.н. Тихомирову В.Н. В это время Тихомиров уже был куратором Дружины по охране природы биофака и уделял много времени молодежи. Флористическую работу школьника 8 класса А. Раутиана он проверил очень тщательно, написал рецензию (как на диссертацию!) на 5 страницах лично для Саши, пригласил его для обсуждения работы, указал ошибки и положительные стороны, наглядно показал ответственность профессионального подхода к исследованиям. Биология стала профессией А.С. Раутиана, а этот эпизод отложился в памяти на всю жизнь.

По инициативе В.Н. Тихомирова и Г.П. Гапочки на кафедре высших растений, на базе части лаборатории морфологии и систематики и Молодежного Совета МГУ по охране природы была учреждена лаборатория экологии и охраны природы, приступившая к реализации крупных природоохранных программ («Экополис», «Экологическое значение автомобильных дорог», «Природоохранное образование и воспитание» и другие).



Обширные флористические исследования в европейской России по настойчивому требованию Вадима Николаевича получили особую направленность – выявление и охрану ценных ботанических объектов, нуждающихся в охране в Московской, Рязанской, Нижегородской, Липецкой областях, Мордовии, изданы специальные карты охраны природы.

Еще до создания «Красных книг» СССР и РСФСР В.Н. Тихомиров организовал предпринятую по инициативе академиков Е.М. Лавренко и А.Л. Тахтаджана работу по составлению перечня видов сосудистых растений флоры СССР, нуждающихся в охране. В 1975 г. перечень был опубликован под названием «Красная книга: Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране». Помимо составителей к работе над первым и вторым изданиями сводки были привлечены широкие круги специалистов, что позволило разработать не только общий список редких и исчезающих видов СССР, но и дать региональные списки этих растений. Эта сводка и в настоящее время представляет выдающуюся ценность. Он автор многих теоретических и научно-популярных статей, книг и плакатов, пропагандирующих дело защиты природы, соавтор первого серьезного учебника по охране природы в нашей стране «Охрана природы» (1967). Он принимал постоянное участие в проведении экологических и природоохранных экспертиз общегосударственных и региональных проектов, в разработке законодательных актов, правовых основ охраны природы. В.Н. принял участие в разработке ряда документов по охране природы, изданных Европейской экономической комиссией ООН: «European red list of globally threatened animals and plants» (New York, 1991), Кодекс практических мер по сохранению животных и растений, находящихся под угрозой исчезновения, и других видов, имеющих международное значение (Нью-Йорк, 1992) и др.

Невзирая на большую занятость научной и педагогической работой, Вадим Николаевич придавал важное значение работе по популяризации научных знаний о природе и, разумеется, о растительном мире. Помимо публикаций ряда превосходных книг, знакомящих читателя с интересными растениями и воспитывающих у него любовь к живой природе, он регулярно печатался в центральных и местных газетах, выступал с лекциями. Очень велик был объем его работы на телевидении. Он участвовал в цикле передач о растительном мире «Кладовая солнца», а затем «Мир растений». Вадим Николаевич регулярно выступал в передачах «Панорама Подмосковья», вел учебные программы и киносерии «Земля тревоги нашей».

В.Н. Тихомиров пользовался любой возможностью поделиться своими знаниями о столь близких его сердцу растениях. Вот что вспоминала ученица В.Н. Тихомирова Клавдия Павловна Глазунова:

«Мне отчетливо запомнилось участие В.Н. Тихомирова в концерте классической музыки в Доме культуры МГУ в качестве конферансье... В начале 90-х годов XX века в нашем Академическом хоре под руководством В.В. Ухова собрались талантливые студенты и преподаватели различных факультетов МГУ с замечательными вокальными данными. Они регулярно исполняли разные произведения хором и сольно, темы концертов были разнообразны. У солистки хора Л.Д. Гапочки (ныне профессора кафедры гидробиологии), обладательницы красивейшего сопрано, и ботаников Г.П. Гапочки и В.Н. Тихомирова возникла идея вокального концерта из произведений, посвященных различным растениям. Людмила Дмитриевна подобрала репертуар классических произведений о сирени, розе, колокольчиках, лилии, полевых цветах... На искусно оформленной сцене с цветовым освещением она пела у рояля. Концерт вел Вадим Николаевич, и перед каждой арией он рассказывал интереснейшие истории о растениях, образы которых нашли отражение в музыке. Зал ДК был полон как молодыми, так и убеленными сединами слушателями, биологами и небиологами. До сих пор в душе сохранилось незабываемое впечатление радости, свежести и любви к богине Флоре...»

**В.Н. Тихомиров – директор Ботанического сада МГУ**

К.В. Киселёва

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

*info-bg.msu@yandex.ru*

**V.N. Tikhomirov – a director of Botanic garden of Moscow  
State University**

K.V. Kiseleva

Вадим Николаевич Тихомиров был назначен директором Ботанического сада МГУ в марте 1967 года. Он руководил Садам около 20 лет (до 1988 года) и после оставался его научным консультантом вплоть до конца своих дней (11 июля 1998 года). За время его директорства Сад стал полноценным научным учреждением, хорошо известным и сотрудничающим по основным научным направлениям со многими кафедрами биофака МГУ и многими ботаническими учебными и производственными учреждениями страны. К приходу В.Н. Тихомирова во всех отделах Сада уже были созданы неплохие коллекции растений и велось (не без успеха) их пополнение и традиционные исследования: изучение циклов органогенеза побегов, анализ зимостойкости и перспективности для озеленения новых интродукционных видов древесных растений; с плодовыми культурами и декоративными растениями велась селекционная работа. Однако, чисто ботанических исследований практически не было.

Интересы В.Н. Тихомирова, начиная с его молодых лет, были связаны с семейством Зонтичных, флорой европейской России и вопросами охраны природы. Эта тематика стала основной и для Ботанического сада МГУ.

Новая тематика должна была быть обеспечена соответствующими кадрами. Уже в 1967 году Вадим Николаевич взял в Сад В.С. Новикова, ставшего сразу же его помощником, и своих учениц Н.Н. Водолазскую, Н.Б. Октябрёву для работы по флористической тематике и М.С. Успенскую, уже тогда интересовавшуюся пионами. Постепенно Сад пополнялся новыми сотрудниками – выпускниками ботанических кафедр факультета.

С 1968 года началось планомерное исследование флоры (и растительности) Мещёры как первой стадии изучения Окско-Клязьминского междуречья (частей Московской, Владимирской и Рязанской областей). Ежегодными экспедициями в Мещёру, которые были и летними практиками для студентов 3 курса кафедры высших растений и

длились обычно 2 месяца, руководил В.Н. Тихомиров, со стороны кафедры обязательно присутствовал кто-либо из старших лаборантов. Основными работниками в экспедиции были несколько сотрудников Сада и как постоянные участники – Н.Н. Водолазская, Н.Б. Октябрёва и В.С. Новиков (как бы заместитель начальника экспедиции). Исследование Окско-Клязьминского междуречья было закончено в конце 70-х годов. Результатом его, кроме обширных гербарных материалов и многочисленных публикаций о флористических новинках, стало несколько совместных изданий с сотрудниками кафедр высших растений и геоботаники, в том числе «Конспект флоры Рязанской Мещёры» (1975) (вторая премия МОИП), двухчастный «Определитель растений Мещёры» (1985, 1987), и «Определитель растений центра Европейской России» (1995) (первая премия МОИП). С тех пор сотрудниками Сада было опубликовано немало работ, в том числе «Иллюстрированный определитель растений Средней России» в 3 томах (2002–2004), одним из авторов которого был и Вадим Николаевич, к сожалению, не увидевший его вышедшим в свет. Флористические работы в Саду не прекращались и с уходом из Сада В.Н. Тихомирова: с конца 80-х годов небольшая группа сотрудников Сада проводила флористические исследования на Соловках. Результаты этой работы, длившейся с перерывами в течение нескольких лет, были обобщены в «Определителе сосудистых растений Соловецкого архипелага» (2005).

В 1973 году В.Н. Тихомиров пригласил в Сад М.Г. Пименова (до этого работавшего в отраслевом институте), уже в то время видного специалиста по семейству Зонтичных, имеющего мировую известность. Ныне это признанная школа по разностороннему изучению таксонов семейства. В исследованиях по теме «Систематика и филогения зонтичных» участвует коллектив сотрудников, в основном окончивших кафедры высших растений и геоботаники (нередко после прохождения там аспирантуры), также принятые в Сад Вадимом Николаевичем, который хорошо знал их ещё студентами, руководил их дипломными работами и кандидатскими диссертациями и достаточно высоко оценивал их.

Работы по охране и изучению редких видов были начаты в 1977 году, когда по заданию Института Генеральных планов Московской области Сад под руководством В.Н. Тихомирова возглавил работу по выделению ценных в ботаническом отношении участков естественной растительности для проектирования особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Для непосредственной работы по этой теме В.Н. взял в Сад Т.И. Варлыгину, к этому времени окончившую аспирантуру кафедры геоботаники; в группу входило ещё не-

сколько сотрудников. В результате этой работы был создан Кадастр природных объектов, нуждающихся в охране, на территории Московской области. Более половины из предложенных ООПТ были утверждены в качестве заказников и памятников природы. В.Н. Тихомиров с самого начала природоохранной работы принимал участие в составлении списков редких видов растений и для отдельных регионов и для страны в целом. Он написал ряд сводок по редким видам флоры СССР (1975, 1981), а также Красной книги РСФСР (1988), куда для написания очерков привлёк и некоторых сотрудников Сада. Позже, войдя в состав экспертов секции сосудистых растений Комиссии по редким видам при Министерстве природных ресурсов РФ, Т.И. Варлыгина и В.С. Новиков в 2004–2005 годах работали над подготовкой списка видов для издания Красной книги РФ, а затем занимались формированием авторского коллектива, сбором и редактированием написанных очерков. С тех пор Ботанический сад МГУ осуществляет работу по ведению Красной книги Московской области, некоторых региональных Красных книг и Красной книги России.

По инициативе Вадима Николаевича в Саду был организован участок редких и исчезающих растений Средней России (куратор Н.Б. Октябрьёва), постепенно он начал расширяться за счёт географии видов, пополняющих его, и превращаться в коллекцию редких и охраняемых видов Европейской России.

В.Н. Тихомирова, не менее чем научная деятельность Сада, интересовали его коллекции; он хорошо знал растения Сада, особенно травянистые, и всегда обращал внимание не только на состав экспозиций, соответствие принципу их создания, но и на состояние самих растений. В.Н. Тихомиров часто приводил студентов кафедры в Сад, особенно на участок систематики, где, помимо распространённых видов, были и весьма редкие, из «экзотических» для нашего региона семейств. Зимой он водил студентов на экскурсии в оранжереи Филиала сада, а в большой филиальской аудитории читал лекции студентам-вечерникам. Дверь в аудиторию была почти всегда приоткрыта, и голос Вадима Николаевича хорошо был слышен сотрудникам, расходящимся в это время по домам. Лектором он был удивительным. Те, кому довелось услышать в первый раз хоть малую часть из того, что и как он говорил, в дальнейшем старались этих занятий по возможности не пропускать.

Сотрудники всегда будут помнить о роли В.Н. Тихомирова в научном становлении Ботанического сада МГУ.

## **В.Н. Тихомиров и заповедники**

Т.М. Корнеева

*Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,  
Москва*

*Tat.Korneeva@rambler.ru*

## **V.N. Tikhomirov and zapovedniks**

Т.М. Korneeva

В середине семидесятых – начале восьмидесятых годов прошлого столетия система заповедников СССР начала постепенно восстанавливаться после перенесенного в 1961 г. разгрома. Заповедники перестали быть изгоями системы. Началась организация новых и воссоздание ранее упраздненные заповедников и расширение их площадей. В этот период 140 заповедников СССР подчинялись 32 ведомствам, которые были, как правило, разъединены. В стране не было объединяющей их структуры.

На государственном уровне началась подготовка юридических документов, которые дали бы возможность заповедникам стать в ряд с другими учреждениями страны.

В 1981 г. было разработано «Типовое положение», утвержденное постановлением Госплана СССР и Гос. комитета СССР по науке и технике. П. 10. этого документа гласил *«Общее методическое руководство научными исследованиями в государственных заповедниках осуществляют Академия наук СССР и академии наук союзных республик».*

Поэтому в 1982 году Постановлением Президиума АН СССР при Отделении Общей биологии АН СССР была создана «Комиссия по координации научных исследований в государственных заповедниках СССР» (с 1992 г. – Комиссия РАН по заповедному делу), председателем которой был академик В.Е. Соколов. В состав Комиссии входили известные ученые и ведущие специалисты по вопросам заповедного дела из разных научно-исследовательских институтов и ведомств – К.П. Филонов, Е.Е. Сыроечковский, Ф.Р. Штильмарк, А.Г. Банников, Ю.А. Исаков, В.Н. Тихомиров.

Вадим Николаевич всю жизнь бы горячим поборником заповедного дела. Как и для многих исследователей природы, заповедники составляли важную часть не только его научной работы, но и были предметом забот и постоянных тревог. Он принимал участие в исследованиях флоры заповедников, регулярно возил на полевые практики студентов, изучавших растения под его руководством. Чаще всего это были Окский заповедник (Рязанская область) и «Галичья гора» (Ли-

пецкая область). Многие сотрудники заповедников приезжали к нему на кафедру для получения консультаций, рассказывали о своих проблемах. С директором Окского заповедника, орнитологом С.Г. Приклонским, его связывала многолетняя дружба. Поэтому он знал заповедники не формально, а изнутри, и не удивительно, что в течение нескольких лет работы в Комиссии Вадим Николаевич стал одной из центральных ее фигур – сначала одним из заместителей председателя (куратором заповедников Европейской части СССР), а с 1992 г., после распада СССР – ее председателем.

Несмотря на то, что заповедники провозглашались природоохранными и научно-исследовательскими организациями, финансирование науки в них всегда занимало одно из последних мест. Так, по материалам Л.В. Алексеевой (1988), в 1981–1985 гг. один заповедник Главохоты, в среднем расходовал на зарплату 40,2%, заповедно-режимные мероприятия – 29,8%, лесохозяйственные мероприятия – 12,1%, канцелярские и хозяйственные нужды – 11% и только 3% на научные работы. Но со времен становления отечественного заповедного дела, в отличие от всех других стран, это не забывал подчеркивать и В.Н., главным назначением заповедников полагалось научное исследование эволюции природы на фоне меняющегося под натиском человечества «внешнего» мира.

Поэтому вся деятельность Комиссии была направлена на всестороннюю помощь в ведении научно-исследовательских работ – сохранению и анализу научной информации, накопленной и получаемой в заповедниках; развитию принципов отечественного заповедного дела, ориентированного на поддержание статуса заповедников как научно-исследовательских организаций, изучающих природные процессы в непрерывном режиме; оказание научно-методической помощи научным сотрудникам заповедников. Крайне важным было объединение всех специалистов в области охраны природы (ведущих специалистов РАН, научно-исследовательских институтов иного подчинения, вузов, ведомств, российских общественных организаций и международных фондов) для развития сети особо охраняемых территорий и повышения эффективности выполнения функций заповедниками России.

Работа Комиссии состояла из двух основных этапов.

Первый – разработка «Основных направлений научных исследований в заповедниках», и утверждение их на Всесоюзном совещании (Львов, 1985).

Второй – работа, направленная на стимулирование этих исследований и обеспечивающая их выполнение. Она включала различные подходы:

1) подготовка и издание научно-методических пособий для заповедников;

2) проведение региональных школ и семинаров (2–3 в год) по различным направлениям научных исследований (например, школа-семинар по теме «Организация научных исследований в заповедниках и ведение Летописи природы» были проведены для заповедников лесной зоны (Петрозаводск), степной и лесостепной (з-к Галичья Гора), Кавказа и Закавказья (Владикавказ), Сибири и Дальнего Востока (Иркутск), Средней Азии и Казахстана (з-к Аксу-Джабаглы);

3) организация всесоюзных тематических совещаний (Почвенные исследования в заповедниках, Гидробиологические исследования в заповедниках, Ботанические исследования в заповедниках);

4) проведение всесоюзных совещаний, посвященных теоретическим вопросам заповедного дела – «Теория и практика заповедного дела», «Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами заповедников степной и пустынной зон», «Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами лесной зоны» «Заповедники СССР их настоящее и будущее» и т.п.;

5) на ежегодных Пленумах Комиссии заслушивались и обсуждались доклады по важнейшим проблемам, таким как «Формирование географической сети», «Регулирование численности копытных», обсуждалось состояние заповедников того или иного региона, и т.п.;

6) устные и письменные консультации научно-методического характера;

7) был составлен первый, и, к сожалению, единственный координационный план научных исследований заповедников СССР;

8) издательская деятельность, направленная на публикацию результатов научных исследований, проведенных в заповедниках, стимулируя их выполнение (Тематические сборники серии «Проблемы заповедного дела», серия «Флора и фауна заповедников») и научно-методического характера – издание пособий для заповедников (например, «Летопись природы в заповедниках», «Методика по проведению почвенных исследований», «Ведение летописи природы в заповедниках лесной зоны» и т.д.).

Вадим Николаевич, с его большим авторитетом, блестящими знаниями и ораторским талантом участвовал во всех этих работах и оказывал неоценимую помощь. Он никогда не жалел ни времени, ни сил. За 16 лет работы с В.Н. (1982–1998 гг.) Комиссией было организовано и проведено 33 совещания, школы-семинара и пленума, и в большинстве из них В. Н. принимал непосредственное участие, как в подготов-



ке, так и в проведении. Особенно это касалось заповедников Европейской части СССР, куратором которых он был.

С 1992 г., когда финансирование РАН резко сократилось, организовывать и проводить совещания стало крайне сложно. Сложность состояла не только в отсутствии средств на организацию совещания, но и в ограниченности командировочных расходов у сотрудников заповедников. В тот период собрать сотрудников заповедников было практически невозможно. Были разобщены не только заповедники бывших республик СССР, но и российские заповедники. Привычные для научных сотрудников тематические школы и совещания в связи с отсутствием денег не организовывались. Перестали планироваться научные исследования, появилась грантовая система, которая еще не начала работать. Многие сотрудники потеряли ориентиры – исчез спрос на результаты научных исследований, было непонятно, нужна ли «Летопись природы», возникли новые коммерческие отношения, которые не давали никаких результатов.

В этот период возникла острая необходимость в объединении заповедной общественности для решения многих проблем. Следует отметить, что тогда в заповедниках работали прекрасные специалисты с большим опытом работы и знающие классические традиции отечественного заповедного дела, поэтому важнейшей задачей было сохранить эти традиции. Так возникла идея организовать периодическое издание Научно-методические записки (НМЗ) «Заповедное дело», в котором могли бы обсуждаться все важнейшие и наиболее актуальные вопросы заповедников и публиковаться результаты исследований. Ответственным редактором «Заповедного дела» был В.Н.Тихомиров. Под его редакцией вышли первые 3 выпуска. Сейчас это издание стало известным в заповедниках и национальных парках не только в России но и стран СНГ, скоро выйдет в свет 15-й выпуск НМЗ.

Издания, рожденные с помощью и при содействии В.Н., живут до сегодняшнего дня. Именно Вадим Николаевич разработал «требования» к форме изложения материалов в серии «Флора и фауны заповедников», и на протяжении многих лет, вплоть до своей кончины редактировал все ботанические выпуски этой серии. Серия продолжается и до настоящего времени и сейчас издано 119 выпусков «Флор и фаун» заповедников и национальных парков.

Вадим Николаевич очень любил русскую природу. Он не просто ее изучал и защищал. Он ее воспевал. Даже написанный им для много-томника «Заповедники СССР» очерк о растительности Окского заповедника, местами, несмотря на строгую научность, напоминает лирическое описание нетронутого уголка среднерусской природы.

«Особенно интересны с ботанической точки зрения пойменные гривы и холмы... Особенно красивы луга в пору цветения белоснежной таволги обыкновенной, заполняющей сплошь все пространство между пойменными лесными куртинами и расцвеченной по белоснежному полю ярко-желтыми крупными корзинами козлобородника восточного, синими цветками ириса сибирского, розово-красной крупноцветковой гвоздикой Фишера, в понижениях – розовыми соцветиями дикого лука угловатого, темно-коричневыми – ситника черного, синими и фиолетовыми – чины болотной и окопника лекарственного...»

Но ярче, чем в научной литературе, любовь к заповедной природе и «заповедным людям» отразилась в его стихах.

*С.Г. Приклонскому*

*Затихла под вечер Пра  
И дождь моросит ночной...  
Не верится, но пора,  
Пора уезжать домой.  
На шум городских теснин,  
Асфальт, толчею, дымы  
Не к одному один  
Меняем природу мы.  
Горбатовка, Выша, Цна  
И доброй Надежды Мыс...  
У жизни одна цена,  
Но разный бывает смысл!  
И я, как и прежде, пью  
За горький дымок костра  
И очень тебя люблю,  
Сегодня, как и вчера.  
Пусть наши года летят,  
Не омрачит их ничто,  
Хоть нам и под шестьдесят.  
А вместе – давно за сто!*

*Галичьей горе*

*Покос к концу и астра зацветает  
На крутосклонах Галичьей Горы.  
Опять пора разлуки наступает,  
Как верится – разлуки до поры,  
Но каждый раз – должно быть так устроен –  
Прощаюсь я, как будто навсегда,  
С дубравами, с Морозовой горю,  
С тобой, донская темная вода,*

*Прощаюсь с чабрецом и ломоносом,  
С Быковой Шеей в зарослях спирей,  
С галичьегорским каменным откосом,  
С куртинами шуршащих ковылей.*

*Мы вовсе над судьбой своей не властны,  
Часы идут, и, кажется, спешат.  
«Остановись мгновение! Ты прекрасно...»  
Не остановишь. Не вернешь назад  
Недолгого и призрачного счастья,  
Ушедших лет, потерянных друзей,  
Бег времени беззвучен и бесстрастен,  
И будь, что будет – времени видней.*

*И все же жаль промчавшегося лета  
И жаль еще не пройденных дорог.  
Еще чуть-чуть – и песня будет спета  
Еще чуть-чуть – и осень на порог.  
«Ни туха!» – «К черту» – следуя примете,  
А нам друг другу пожелать пора:  
Счастливых мне дорог, тебе – столетий  
Счастливо в вечность – Галичья Гора.*

### **Литература**

*Алексеева Л.В.* Особенности организационно-экономической структуры заповедников и задачи ее совершенствования // Актуальные вопросы заповедного дела. Москва, 1988.

## Первый куратор

К.В. Авилова

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

*wildlife@inbox.ru*

*куратор Дружины биофака МГУ по охране природы*

## The first curator

K.V. Avilova

*В наше больное время... подвижники нужны как солнце... Их личности – это живые документы, указывающие обществу, что кроме людей, ведущих спор об оптимизме и пессимизме, пишущих от скуки неважные повести, ненужные проекты и дешевые диссертации, ... кроме скептиков, мистиков, психопатов, иезуитов, философов, либералов и консерваторов, есть еще люди иного порядка, люди подвига, веры и ясно осознанной цели.*

А.П. Чехов

*Он рулевой и капитан,*

*Страшны ль с ним шквальные откосы?*

С. Есенин

Начну с портрета В.Н. Тихомирова, который приводит в своей главной книге «Отчет о прожитом» известный ученый, писатель и охотовед-эколог доктор биологических наук Ф.Р. Штильмарк (1930–2005):

«Вадим Николаевич Тихомиров жил почти рядом... Мы с ним были давно знакомы, он хорошо ко мне относился, даже покровительствовал, хотя был на два года моложе. Рослый и крепкий, он был не только видным ученым, но и активным борцом за охрану природы, организатором знаменитой студенческой дружины охраны природы МГУ, соавтором одного из первых и наиболее удачных учебников по этой теме для вузов. Он постоянно возглавлял походы этой дружины, вступал в опасные схватки с браконьерами разных мастей. При внешней своей простоте общения это был человек очень тонкой и нежной души, он буквально боготворил среднерусскую природу. Как и свойственно настоящему русскому интеллигенту, очень любил поэзию, мог часами читать стихи у вечерних экспедиционных костров и сам писал их, сочиняя не только гимны для студентов-ботаников на мотивы популярных песен, но и проникновенные лирические строфы о своих любимых цветах и травах – ландыше, кермеке, шалфее... Даже сборник его стихов назван “Звенящие ландыши”».

Не могу не вернуться к упомянутой Ф.Р. Штильмарком студенческой дружине, куратором которой долгие годы был В.Н. Кто такой

куратор? Слово «куратор» имеет общий корень со словом «прокуратура», что наводит на довольно мрачные размышления. Еще в одном из словарей сказано, что куратор – от латинского *curator* – уполномоченный представитель дома умалишенных. Действительно, в нашей стране защитников природы время от времени приравнивают к умалишенным. В конце 1950-х только не совсем нормально мыслящим людям пришло бы в голову охранять природу от «нашего советского человека» без всякой указки и «высочайшего благословения». Тем не менее, такое время пришло, и кто-то должен был взять на себя ответственность за поведение этих безумных. Им оказался тогда еще не профессор, а молодой преподаватель В.Н. Тихомиров. Пред грозными глазами членов парткома факультета он торжественно пообещал приглядывать за новоиспеченным молодежным коллективом Дружины по охране природы, чтобы тот вел себя прилично. И приглядывал много лет, направляя инициативы самоорганизующейся и постоянно обновляющейся «безумной» компании в конструктивное русло.

Студенты попадали в Дружину разными путями. Но большая часть впоследствии обнаруживала, что до поступления в вуз пребывала в числе славного племени юннатов или как мы теперь сказали бы – состояла в детских экологических объединениях. В.Н. часто подчеркивал, что для молодежного движения за охрану природы эти коллективы играли роль «приготовительного класса». Хотя в них, как правило, не ставилась задача воспитания природоохранного мышления, а только познания и посильного изучения природы, психологически и организационно люди, вышедшие из кружков, готовы были к коллективной осознанной природоохранной деятельности. Они сносно разбирались в животном и растительном мире, были приспособлены к полевой жизни, знали, что такое общность интересов и взаимовыручка. Большая часть кружковцев тех времен, к тому же, увлекалась охотой, хотя правила охоты и не всегда соблюдала. Как тут не вспомнить знаменитое изречение дружинника Кости Кривошапова на одном из юбилейных выездов: «От браконьерства – к охоте, от охоты – к охране природы!»? Короче охарактеризовать ступени природоохранного воспитания, полученного в рядах Дружины, пожалуй, нельзя.

Охотником был и сам В.Н. Пусть в наши дни кое-кому кажется странным, что охраной природы последовательно начал заниматься охотник. Мы же воспринимали это абсолютно естественно. Среди массы рядовых охотников, объединенных в охотничьи коллективы, преобладало представление об охране и приумножении фауны как о главном условии, обеспечивающем возможность отдыха на природе с ружьем и как следствие – возможную добычу. И я думаю, что именно

закрепление охотничьих угодий за коллективами охотников долгие годы поддерживало фаунистическое разнообразие Подмосковья. Общественное мнение было на стороне людей, соблюдающих охотничью этику, а наказание за нарушение правил и традиций воспринималось как справедливое и по большей части неотвратимое. Всякое отклонение представлялось досадным исключением, частной ошибкой, которая подлежит пресечению. Мы искренне верили, что можем очистить охотничьи угодья от нарушителей и вместе с куратором прочесывали леса и болота, добросовестно составляя протоколы, письма на работу нарушителей и рассылая их по инстанциям. Кроме пользы для самой природы, несомненна была польза и для нас: работа с людьми в таких конфликтных обстоятельствах помогала выработать твердость в отстаивании своих убеждений и навык практического применения действующих правил. Письма на работу нарушителей, которые отправлялись одновременно с протоколами, были «совместным изобретением» В.Н. Тихомирова и первых дружинников. Они часто играли более важную роль в осознании нарушителем своего проступка, чем штраф. В.Н. называл их «кругами на воде» и очень гордился тем, что моральный эффект от этих кругов был как правило действенным.

В.Н. Тихомиров часто подчеркивал, что дружина возникла исключительно благодаря инициативе «снизу» и очень ценил это.

«Не было никаких приказов, никаких указаний и директив. Это было именно искреннее стремление студентов и преподавателей встать на защиту своей родной живой природы. Дружина с самого начала взялась за самые острые проблемы охраны природы. Это такая форма работы, которая требовала прямого соприкосновения со злом, прямых столкновений, которые иной раз доходили до применения оружия. Здесь была ответственность граждан за будущее своей страны, и не случайно, именно биологи и оказались теми, кто создал эту первую в стране дружину», – говорил позднее В.Н. Тихомиров в одном из своих интервью.

Распространенный путь попадания в Дружину – через летнюю практику. Несколько лет в 1960-х В.Н. Тихомиров был начальником практики первого курса биофака в Чашникове («Чашках» на студенческом жаргоне) под Москвой. В.Н., как мог, старался сделать из желторотых первокурсников коллектив. Он применял для этого разные способы. Во-первых, всеобщее вовлечение в любимый им спорт обязательной для всех зарядки (сигналом к ней все лето была почему-то песня «Вальс о вальсе» в исполнении К. Шульженко) до профессионально-прикладной подготовки (велосипед, верховая езда, мотоцикл), соревнований по легкой атлетике, волейболу и баскетболу.

Во-вторых, выезды на отдаленные природные объекты – болота, водохранилища, лесные массивы Северного Подмосковья. Наконец, ночные рейды по борьбе с браконьерством. Романтика этих рейдов и приводила чаще всего к последующему вступлению в ряды дружины. После захода солнца, когда лагерь погружался в вечернее безделье, набитый студентами грузовик в сопровождении Тихомирова выезжал на Ленинградское шоссе и устремлялся на север. Через пару часов он сворачивал на проселок и останавливался где-то под пологом леса. До рассвета шевелиться было не велено. Укрывшись брезентом, студенты поневоле погружались в дремоту. Утреннего холода было явно недостаточно для пробуждения, и начальству приходилось прибегать к дополнительным средствам: например, запустить под брезент в самую гущу спящих тел свежепойманного ежа! Прыгать из кузова часто выпадало в густую высокую прибрежную траву, усыпанную крупными каплями росы. Утренний туман в сочетании с холодным душем пробирал до костей. Выпустив ежа в родную стихию, В.Н. очерчивал фронт работ: пройти по берегу несколько километров, выявляя по пути запрещенные к использованию рыболовные снасти, конфисковать выявленные, а при случае провести воспитательную работу с их владельцами. Недостатка в объектах как правило не было. Мы быстро забывали о промокшей одежде и об утреннем холоде, снимая сети, вытаскивая верши, разбирая заколы... Время от времени обнаруживались и местные жители с «пауками» (квадратными рыболовными сетками) на длинных шестах. Беседы были не всегда содержательными, но никаких возражений со стороны клиентов в целом не вызывали: правила рыбной ловли, как и правила охоты, народ уважал, хотя и не всегда выполнял.

Утром, когда студенты нехотя тянулись на утреннюю линейку, наш боевой грузовик победно въезжал на территорию лагеря. Мы мало спали, посетили «медвежий угол» Подмосковья, повидали красивые места, промокли, поработав на благо природы, и теперь имели право продемонстрировать трофеи, продлив линейку на пару минут! Взорам собравшихся «лежебок» торжественно предъявляли несколько ржавых верш, драных вентерей, дырявых «пауков», десятков-другой метров сетей. В.Н. умел так все обставить, что на лицах не участвовавших в ночном мероприятии студентов появлялась легкая зависть, а мы ощущали законную гордость и торжество справедливости. Впоследствии оставаться в стороне от таких рейдов уже казалось невозможным. Поэтому с наступлением осени главным маяком в конце учебной недели был выходной, а значит – выезд...

Итак, после практики наступала осень, а с ней – пора выездов, жить без которых уже было невозможно. Особенно, если с нами ехал

Тихомиров! С университетской автобазы приезжал крытый грузовик, мы грузились в кузов, куратор – в кабину, и все отбывали на охотбазу в Фаустово, Высоково, Костерево, да мало ли куда... Наутро нас ждали неизведанные тропы Подмосковья и разоблачаемые нарушители.

На менее романтических ближних выездах без машины мы осваивали навыки инспекторской работы. Навсегда я запомнила свой первый протокол, хотя конечно забыла фамилию нарушителя. В отличие от всегдашних деревенских разгильдяев с дедовскими берданками это был вполне интеллигентный городской охотник, который почему-то пренебрег путевкой. Нарушение было налицо, я принялась составлять протокол. Группа в полном соответствии с правилами поведения стояла полукольцом вокруг нас. Охотник сразу без сомнения понял, что перед ним инспектор-новичок, но решил тоже играть по правилам. Может быть, он был преподавателем и знал, что в любой профессии нет ничего важнее практики? Через много лет я очень благодарна этому человеку, который безропотно трижды отдавал мне в руки свой охотничий билет, чтобы я списала все данные, которые забыла списать с первого и второго раза! Не знаю, назначили ли ему штраф впоследствии, но большого огорчения встреча с нами ему не доставила.

Вечером на базе после ужина людей распределяли по группам, в каждую назначался старший. Одной из групп руководил куратор. Принцип распределения был не очень понятен, но спорить было нельзя, слушание каралось строго. Не забуду замечательный выезд в Костерево на ноябрьские праздники в конце 1960-х. Была холодная сухая осень, классический «чернотроп», в округе охотились с гончими. Ходить было легко и приятно, работы много. Я попала в группу, которая меня по составу совсем не устраивала. К тому же предстоял ближний маршрут, а остальные ехали с Тихомировым куда-то далеко... И я совершила преступление: потихоньку залезла в кузов и спряталась под лавку. Когда прибыли на место, ехать назад было уже поздно. Тихомиров страшно рассердился, но потом отошел, и все пошло по плану. Мы прошли много километров по Владимирским лесам, переходили несколько раз по поваленным стволам Малую Ушму, кого-то задержали... Особенно, почему-то, запомнились ледяные валики на замерзшем русле реки, проделанные плававшими бобрами в то время, когда река уже останавливалась, скованная морозом.

Вечером на базе был как всегда торжественный ужин, праздник, песни, воспоминания... Совсем ночью выходим на берег Клязьмы продышаться. По мосту в темноте медленно движется несколько фигур, у одного явно ружье! Мгновенно слетает праздничное настроение, всей гурьбой бросаемся к мужикам.



Подбегаем и... каково же наше удивление: перед нами В.Н. Тихомиров с длинной палкой, которую он держит как ружье, и добрейший В.В. Петров, геоботаник, приглашенный куратором на выезд как «гость». Очередная шутка начальства. Хохочут все.

В 60-х годах Московская область, как ни странно, была довольно плохо изучена в отношении флоры и фауны. Все стремились в экзотические экспедиции на Дальний Восток, на Полярный Урал и т.п.

Хорошо понимая необходимость сохранения природы в густонаселенных районах, В.Н. Тихомиров одним из первых пришел к необходимости системной инвентаризации ее компонентов, что называется, «у себя под носом». В то время, повторюсь, такая стратегия была совершенно нестандартной. Зато позднее многие спохватывались: «А ведь и правда...!» Как ботаник-флорист Тихомиров рекомендовал для обследования несколько перспективных точек Московской области. История первых экспедиций Дружины в будущие природные заказники описана неоднократно. Справедливости ради надо сказать, что географы пытались вести подобную работу несколькими годами раньше и выделили несколько красивых ландшафтных уголков как охраняемые природные территории. Но работа не была доведена до конца, и они остались «на бумаге».

Направляемая постоянными советами куратора, дружина совместно с сотрудниками ботанического сада МГУ посетила множество «белых пятен», которыми особенно изобиловали приграничные с соседними областями окраины. Был разработан механизм, обеспечивший контакт с исполнительной властью и сделавший заказники легитимными. Так работа по пресечению нарушений дополнилась организацией сети участков с ограниченным природопользованием. В результате ежегодно с 1977 года учреждалось по несколько особо охраняемых территорий. Примеру ботаников последовали зоологи, и к концу 1980-х общее число заказников и памятников природы перевалило за двести.

Со свойственным юношеству максимализмом сегодняшние дружинники искренне считают, что именно их предшественники создали эту густую природоохранную сеть. Но, оглядываясь в прошлое, нельзя не видеть огромную созидательную роль куратора, смотревшего далеко вперед. И то, что сейчас мы называем популярными во всем мире терминами «биоразнообразие» и «экосеть», в его представлении было естественным стремлением знатока и специалиста предотвратить необоснованное тотальное наступление урбанизации на хрупкое природное равновесие, замедлить губительное отчуждение человека от природы.

В.Н. Тихомиров всю жизнь бы горячим поборником заповедного дела. Как и для многих исследователей природы, заповедники состав-

ляли важную часть не только его научной работы, но и были предметом забот и постоянных тревог. Образцы не испорченной человеком природы в нашей стране испокон века сохранялись в государственных заповедниках. Но со времен становления отечественного заповедного дела в отличие от всех других стран, и это не забывал подчеркивать В.Н., главным назначением заповедников полагалось научное исследование эволюции природы на фоне меняющегося под натиском человечества «внешнего» мира. Это позволяет не забыть, как этот мир должен быть устроен, и стремиться сохранить хотя бы основные его характеристики. В.Н. принимал участие в исследованиях флоры заповедников, регулярно возил на полевые практики студентов, изучавших растения под его руководством. Особенно часто практика проходила в Окском заповеднике в Рязанской области и на «Галичьей горе» в Липецкой. Помимо множества научных статей и монографий В.Н. написал для многотомника «Заповедники СССР» очерки о растительности заповедника «Галичья гора» и Окского заповедника, с директором которого, орнитологом С.Г. Приклонским, его связывала многолетняя дружба. Очерк местами, несмотря на строгую научность, напоминает лирическое описание нетронутого человеком уголка среднерусской природы.

Со студентами он исходил вдоль и поперек Мещерский край, более двух десятков лет был членом ученого совета ОГЗ, проводил инвентаризацию флоры, участвовал в создании заказников на Рязанщине, в расширении границ заповедника.

Но ярче, чем в научной литературе, любовь к заповедной природе и «заповедным людям» отразилась в его стихах.

Почти на всех этапах развития заповедного дела В.Н. с горечью констатировал: именно это ключевое научное природоохранное направление преследовали разнообразные трудности. Для их преодоления еще усилиями академика В.Н. Сукачева в середине прошлого века была создана комиссия по заповедникам в составе Академии наук СССР. Она совместно с Главным управлением охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР («Главохотой») принялась за восстановление разрушенной в 1951 году по воле И.В. Сталина заповедной системы. Однако часть заповедников в 1961 году снова была ликвидирована, и их восстановлением пришлось заниматься, в том числе и при содействии ученых, почти 25 лет... Тем временем, причуды управления привели к тому, что к началу 1980-х годов около 140 заповедников СССР подчинялись 32-м ведомствам союзного и республиканского масштабов. Ведомства эти были разъединены и все вопросы, касающиеся деятельности заповедников, в том числе – науч-

ной, решались автономно. Исследования, проводимые в заповедниках, никем не координировались. Поэтому в 1984 году была создана новая Комиссия АН СССР по координации научных исследований в заповедниках страны под председательством академика В.Е. Соколова. Ключевое место в руководстве работой комиссии всегда занимал В.Н. Тихомиров в тесном контакте с ученым секретарем Т.М. Корнеевой. В 1985 году были утверждены основные направления научных исследований в заповедниках, подготовлен первый координационный план. Научно-методическое обеспечение стало обсуждаться и распространяться на тематических совещаниях, теоретические вопросы – на школах и семинарах, в том числе – региональных (Сибирь, Средняя Азия, Дальний Восток и т.д.).

В этот период наука в заповедниках наконец-то стала двигаться в общем русле: началась публикация тематических сборников «Проблемы заповедного дела», аннотированных списков животных и растений заповедников, с 1996 г. стали выходить научно-методические записки «Заповедное дело».

Комиссия выполняла функции «мозгового центра» заповедников: устные и письменные консультации, экспертиза и т.п. вплоть до разбора конфликтов. С 1992 г., после распада Советского Союза, заповедная система также распалась и стала развиваться автономно. Система АН СССР была реорганизована и комиссия стала «Комиссией РАН по заповедному делу». В ней остались только российские специалисты. В эти трудные времена председателем Комиссии стал В.Н. Тихомиров. Заповедники России стали подчиняться единому органу – Управлению по заповедному делу Министерства, а затем – Госкомитета по охране окружающей среды. Это избавило Комиссию от необходимости координировать работу заповедников, находящихся в различных структурах. Но появились новые проблемы – хроническая нехватка финансов, а иногда и их полное отсутствие. Периодически следовали попытки превратить заповедники в коммерческие структуры, царские охоты и т.п. И снова научная деятельность оставалась в загоне. В.Н. всегда категорически возражал против такой тенденции.

Налаживались взаимоотношения с бурно растущими НКО – Центром охраны дикой природы, ВВФ и другими.

После всесоюзной конференции «Заповедники СССР, их настоящее и будущее» в Великом Новгороде в 1990 году, кроме резолюции, было принято специальное обращение к руководству СССР, подписанное более, чем тремя сотнями участников, в том числе 15 докторами и 138-ю кандидатами наук. В основном оно было составлено

В.Н. Тихомировым. Это послание государству и обществу сегодня настолько актуально, что нельзя его не привести с небольшими сокращениями.

«Мы считаем своим профессиональным долгом предупредить Вас, что заповедники, родившись в период страшной послереволюционной разрухи, пережив лишения войн, выдержав превратности командно-административной системы, потерпев огромный ущерб во времена правления Сталина и Хрущева, но все же сохранившись, могут сегодня оказаться жертвами политических катаклизмов и экономических реформ. Это чрезвычайно серьезно! На пороге глобального и нашего общегосударственного экологического кризиса естественная природа может лишиться своих последних убежищ, а общество – потерять важнейший каркасный блок и организационную основу системы охраны природы.

Следует сказать откровенно: наше государство никогда не баловало заповедники своим вниманием. Они жили в бедности и в скудости, в обстановке постоянных лишений, существовали главным образом за счет энтузиазма увлеченных, бескорыстных и преданных идеям заповедного дела людей. Не раз ретивые чиновники вынуждали заповедники заниматься совершенно не свойственной им деятельностью, чтобы они оправдывали свое существование в глазах некомпетентных руководителей партийных и советских органов. Мы мирились со многим, пока верили, что у заповедников есть перспективы развития, надежное будущее. Надежды эти были перечеркнуты тем, что в законотворческой деятельности перестроечного периода совершенно не учитываются специфические особенности заповедного дела. С передачей местным властям всех прав на землю и ее ресурсы возникла недопустимая тенденция со стороны местных органов перекройки границ заповедников, к пересмотру их статуса, подчиненности и функций. Вокруг заповедной системы зашевелились предприимчивые люди: делаются попытки включения заповедников во всякого рода предприятия, консорциумы и т.п. Реальна угроза коммерциализации заповедников, растаскивания и распродажи их бесценных богатств, составляющих общенародное достояние. Отчетливо заметно намерение государства свалить с себя бремя финансирования заповедников, уменьшить его размеры. Мы убеждены, что в это трудное время государство не имеет права бросать свои заповедники на произвол судьбы. Слишком глубокие раны нанесла административно-командная система природе и природным ресурсам страны, слишком велик наш нравственный долг перед природой и нашими потомками. Природа не знает национальных и административных границ. Она вне политики. Долг

государства – сохранить заповедную систему как единое целое. Необходимо предотвратить начавшуюся деформацию заповедной системы, срочно пересмотреть законодательство, регламентирующее создание и функционирование заповедников, оптимизировать систему финансирования заповедного дела и управления им.

При любых обстоятельствах нельзя исправлять собственные ошибки за счет природы. Она изнемогает под нашим давлением, и живое население теряет способность к самовосстановлению. Ни одно государство не может отнести себя к числу цивилизованных стран, если ради удовлетворения сегодняшних нужд допускает разрушение собственных природных богатств, пренебрегая судьбой будущих поколений».

И еще одно его любимое изречение, думаю, может пригодиться всем, а не только дружинникам:

– «Когда на первый план выходят личные интересы, неизбежно страдает дело!»

В конце не могу не вернуться к термину «куратор». В.Н. Тихомиров курировал не только взаимоотношения студентов с деканатом, баланс учебы и природоохранной практики, но и всеобщее соблюдение справедливости, ответственность не на словах, а в делах. Он вселил в нас осознание неотвратимого и необратимого торжества нравственности – единственно верного разрешения постоянного противоречия частного и общего, главного и второстепенного, сиюминутного и вечного... «Диалектика!», – любил он повторять с удовлетворением после завершения очередного спора.

**Воспоминания коллег и последователей  
о В.Н. Тихомирове – первом кураторе  
студенческой Дружины по охране природы**

**Memories of colleagues and followers of V.N. Tikhomirov  
as the first Curator of Students' Team for Conservation  
of Nature**

Нам кажется уместным привести здесь высказывания коллег и последователей В.Н. Тихомирова, собранные пять лет назад К.В. Авилевой для публикации, посвященной Дружине по охране природы в связи с 80-летием В.Н. Тихомирова. К сожалению, эти тексты так и не были опубликованы.

**А.К. Тимонин.** Вадим Николаевич никогда не плыл по течению, а всегда шел своей дорогой, и эта дорога очень рано привела его к природоохранной тематике. Когда не только чиновники и государственные деятели совершенно не занимались этим, но и в народе лозунг «взять милости у природы» был не просто прописной истиной, а руководством к действию. Несмотря на такой всеобщий менталитет, Вадим Николаевич будучи еще очень молодым человеком, вполне осознанно занялся природоохранной деятельностью. Трудно сказать, что началось раньше: природоохранная деятельность или деятельность как ботаника. Его узкая специальность в области ботаники не была отделена от природоохранной работы. Многие научные темы были им поставлены именно в связи с необходимостью сохранения природы в тех или иных местах нашей страны. В преподавании он всегда не упускал возможности подчеркнуть необходимость правильного бережного отношения к природе. Вадим Николаевич оставил довольно много стихов, и почти во всех звучит восторженное бережное отношение к природе. Защита природы и служение богине Флоре были главными составляющими его профессиональной деятельности. Конкретные научные достижения преходящи. Придут другие исследователи, что-то другое найдут и откроют и осмыслят, а охрана природы и воспитание нормального бережного к ней отношения останется на всю оставшуюся историю человечества. И те основы широкого природоохранного движения, заложенные Вадимом Николаевичем, останутся неизменными. Сейчас власти предрержащие не так относятся к общественности, как в 70-е и 80-е годы. Хотелось бы пожелать, чтобы Дружина не сбавляла своей активности и чтобы удача ей улыбалась.

**В.А. Голиченков.** Первый раз мы с Вадимом Николаевичем встретились в Чашникове всего... 54 года назад. Тогда были выезды на целину, и он это движение возглавил. Тогда уже бросалось в глаза как надо вести себя на природе. Что можно брать, что нельзя, а что можно только в одном экземпляре. В последние годы мне вновь посчастливилось наблюдать его активную позицию. У нас есть изба в Касимовском районе недалеко от Мещеры. В «заповеднейших» местах. Вадим Николаевич один раз привез туда всю практику, которая проходила в Окском заповеднике. Он провел экскурсии по тем местам, нашел какие-то раритетные виды растений, а там местные буржуи начали природу как-то изводить... На что мы ему пожаловались. Его усилиями она была сохранена. У него настолько был высок авторитет у начальства в Касимове, что его слово все решило. Его вмешательство сохранило эти места. Повесили такое уведомление, доску, что это государственный заказник. Это человек, которому я буду вечно благодарен за приобщение к живой биологии. В то же время в ней было достаточно академизма, чтобы не «отвратить» нас от книжных знаний. Но было много и такого, что этот академизм связывало с жизнью. «Суша теория мой друг, но дерево жизни пышно зеленеет!» – сказано именно о нем. Это все у него было вместе. Это наше общее большое счастье, что мы учились у такого человека с наукообразующей кафедры. Таких наук две – ботаника и зоология, все остальное – вторично...

**А.В. Зименко, директор ЦОДП.** Вадим Николаевич, как и К.Н.Благосклонов, был учителем настоящим – и по науке, и по жизни, и по гражданской позиции. Ради таких учителей и стоит поступать на биофак, несмотря на все прочие достоинства этого факультета.

**Сергей Вадимович Тихомиров.** Несколько раз я ездил с отцом на выезды – в Костерево и еще куда-то... Но самым интересным мероприятием была природоохранная учеба в Пущине. Всех, кто там изображал из себя браконьера или нарушителя, дружинники знали заранее. А мы приехали вообще со стороны, нас не знал никто. Я еще приволок с собой группу своих товарищей-химиков. Про нас никого не предупреждали. Мы были совершенно неожиданным препятствием для обучаемых. Вот тут-то и началось самое интересное. Два раза я ездил, и два раза меня побили, причем один раз мною сломали ружье. По замыслу под палаткой лежало ружье без разрешения. Когда его изымали, его неаккуратно положили на две кочки, а меня положили между ними. Ну, ружье и сломалось. Хозяин ружья был тогда очень недоволен. У меня тоже ребра оказались не железные. Эти давно минувшие мероприятия вспоминаются с удовольствием и много чаще, чем ожидалось.

**В.М. Малыгин.** Вслушайтесь в эту фамилию: «ТИХО-МИРОВ»! В ней чувствуется какое-то умиротворение, мягкость... А на самом деле в нашей кипучей жизни с ее противоречиями мы этого не наблюдали, наоборот! Он очень бойцовски себя вел! Мне неоднократно приходилось это видеть, участвуя вместе с ним в выездах по борьбе с браконьерством и незаконной порубкой леса. Первый раз я участвовал в задержании нарушителя в Чашникове. Шла летняя практика. Вдруг пришла весть, что недалеко от берега Клязьмы рубят лес. Мы гурьбой во главе с Тихомировым ринулись туда. Вечер, уже темнело, три мужичка в телогрейках с топорами, а при них ель около 2 м в высоту. Для чего они рубили, я не понял. Вынув папиросу из угла рта, Тихомиров провел с ними беседу. Топоры мы забрали. Солидарность в наших рядах была полная.

В то же время, несмотря на то, что Вадим Николаевич был боец и порой даже рисковал, у него был дипломатический такт, и это позволяло ему в пиковых ситуациях снизить накал страстей и идти даже на определенный компромисс. Например, знаменитая конференция по Кедрограду 1966 года. Шла острая дискуссия, а в президиуме сидел декан – Н.П. Наумов. Кажется, он даже выступал. За неделю до этого в Главном здании появилось приглашение на конференцию, где были изображены кровавые руки, протянутые к обреченному кедрю. Последовал вызов куратора в ректорат для объяснений. Тихомиров сумел не только отбиться от обвинений в «истерике», но и пригласить декана на конференцию, убедить поддержать наши выступления в защиту кедра.

Поздним вечером еще школьниками мы как-то возвращались из Приокско-Террасного заповедника, постоянного места экскурсий нашего юннатского кружка. Идти до Серпухова предстояло километров десять. Вдруг близ деревни Родники с нами поровнялся грузовик. Недолго думая, мы стали голосовать. Грузовик притормозил, и кого же мы увидели? Из кузова высунулась Мара Успенская, теперь научный сотрудник Ботанического сада МГУ, а в кабине оказался сам Тихомиров! Дружина по охране природы возвращалась с выезда.

– «Ребята, вы откуда?»

– «Из ВООПа!»

– «Ну, залезайте!»

Пели песни со студентами до самой Москвы.

**Н.М. Калякина.** Со второй попытки я поступила-таки на биофак в 1958 году. На первом этаже сразу нашла маленькое незаметное объявление, приглашавшее начинающих биологов на экскурсию в Подмоскovie. Я пришла пораньше, чтобы не оказаться за бортом из-за многолюдья желающих. Начинающих оказалось двое: Лена Калашникова и я.



Экскурсоводами были несколько молодых биологов, недавних выпускников: Вадим Тихомиров, будущий заведующий кафедрой биогеографии Дима Кривоуцкий, будущий эволюционист питерского ЗИНа Слава Старобогатов, будущий ведущий преподаватель биофака Стасик Левушкин. Мы пошли в сторону Раменок. Мичуринский проспект тогда только застраивался и вскоре пошли пустыри с буйной растительностью, березняк, опушка смешанного леса. В какой-то момент Тихомиров произнёс: – Мы ушли от монстров индустрии, начнём! И началось... Оказывается, в кругу диаметром метров пять обитает великое множество живности. Их называли по-русски и по-латыни. Отвалили камень, а из-под него брызнули в разные стороны муравьи, жужелицы, мокрица (я впервые видела наземного ракообразного). Знатоки заспорили о виде муравьёв. Лёвушкин подзывает нас к старому сосновому пню, отрывает кору, что-то нырнуло в дырку, что-то исчезло в щели, я успела рассмотреть только толстую личинку то ли мухи то ли жука, а Дима К. и Стас Л. увидели представителей 7 видов. Очень хотелось пообщаться с красивым, статным Тихомировым. Вижу в руках у него цветы, радостно сообщаю: – «Это клевер!» – «Верно, а какой вид?» На той экскурсии я узнала, что самая красивая ромашка, на которой гадают, вовсе не ромашка, а нивяник или поповник. Высокие репейники покачивались не от ветра, а от налёта щеглов. Где-то позванивали овсянки. Высоко над полем кружит хищник, опять повод для спора: это канюк или зимняк. Я теперь жалею, что по молодости мы стеснялись часто спрашивать «А это что? А это?», ведь за этим мы и ехали... Но сейчас, переполненные впечатлениями и лавиной названий мы с Леной шли молча. Группа возвращалась к биофаку, замыкая большую петлю. Впереди широко шагали два аспиранта, доносились обрывки фраз. Мы были счастливы от того, что оказались в одном строю с такими корифеями биологии. Не так уж много получили мы информации, но первая экскурсия по Подмоскovie осталась с нами на всю жизнь.

**Надежда Григулевич, кандидат исторических наук, командир Дружины 1974 года.** Что, кроме того, что мы занимались охраной природы, нам дала Дружина? Это была возможность общаться не только с ребятами со своего курса, но и со старшими, которые уже были аспирантами, и прежде всего, с преподавателями. Мне довольно часто доводилось приходиться к Тихомирову в кабинет, и каждый раз я это делала с дрожью. Почти как в клетку к тигру. Хотя он всегда очень внимательно относился к нашим проблемам и их решал, но у меня было такое ощущение, что было то поколение, которое начинало, ездило с ним на выезды и т.д. А наше поколение оно уже было хуже, и он к

нам относился как к менее достойным. Мы были в Приокско-Террасном заповеднике. Там был большой выезд и конференция. В.Н. заказал самолет, чтобы мы могли облететь бассейн Оки и снять на карту пожары, которые в предыдущие годы там прошли. Он нас всех собрал и суровым голосом сказал: «Вот вы сейчас полетите и, если что, никаких визгов, не позорьте биофак!»

А вообще, он – совершенно замечательный человек, и это – большое счастье – общение с такими людьми. Это остается на всю жизнь. Мне жаль людей, у которых такого не было.

**Н.Л. Горбачевская.** Где-то я читала, что для того, чтобы человек был счастлив, у него должно быть два старших друга, два друга – ровесника и два младших друга. Таким старшим другом я считала Вадима Николаевича. Самым запоминающимся событием 1967 года был выезд в Окский заповедник на майские праздники. На опушке леса цвела сон-трава, Вадим Николаевич лег около неё на землю, мы последовали его примеру и услышали из его уст самую прекрасную оду красоте цветка.

Зимой 1967 года в какой-то аудитории, Вадим Николаевич и Константин Николаевич Благодосклонов обсуждали со штабом Дружины вопрос о ее дальнейшем существовании. Они сказали нам самые главные слова: «Только от вас зависит, будет ли Дружина дальше существовать. Если вы скажете: «Да», вам придется взять все на себя и засучить рукава». После этого штаба я получила от него записку: «Наташа! Смотрите, чтобы у каждого была работа!» Работа Дружины была пересмотрена, появились новые сектора, новые цели и задачи. Кстати, на пятидесятилетнем юбилее Дружины в 2010 году наш штаб был практически в полном составе.

**К юбилею нашего Учителя В.Н. Тихомирова:  
Лаборатория экологии и охраны природы  
на кафедре высших растений**

Д.Н. Кавтарадзе

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

**To the anniversary of our Master, V.N. Tikhomirov:  
Laboratory of Ecology and Nature Conservation  
at the Department of Higher Plants**

D.N. Kavtaradze

Личность научного руководителя, куратора по сию пору остается камертоном в определении направления научных поисков и практических делах применения науки на биологическом факультете Московского университета. Воспоминания оказываются зеркалом, в котором события уходящего прошлого становятся отчетливее, поддержка друзей и коллег не ослабевает.

Способствуя моему возвращению на биофак после окончания аспирантуры, В.Н. Тихомиров, его ближайший сподвижник Г.П. Гапочка и председатель Молодежного совета МГУ по охране природы Н.Н. Марфенин видели перспективу закрепления на биофаке исследований по природоохранной тематике и усиления голоса университетского сообщества.

С 1970-х гг. в Дружине, а позже – и в Молодежном Совете искали области применения науки к сохранению природы, начиная с нетрадиционных для «научных» биологов МГУ проблем: борьбы с браконьерством, причин жестокого обращения с домашними животными, влияния массового туризма на природу, эффективности природоохранной пропаганды.

Стала ощущаться эфемерность природоохранной работы «на общественных началах». Образ научно-практической лаборатории стал проступать очевиднее, явственнее. Сказка была превращена в быль: в 1978 году приказом Ректора МГУ – создана лаборатория экологии и охраны природы кафедры высших растений. В основу планов были положены достижения как Дружины, так и Молодежного Совета по охране природы, который сформировался в 1974 году из выпускников дружин. Начатый и продолженный биологами Святославом Забелиным и Николаем Марфениным, он был включен в структуру всего Университета и получил ежегодный бюджет. Проводилось до 6–7 экспедиций в год, на Карпаты, Командоры, Урал, Тибет, появились многочисленные

публикации в издательстве МГУ, в том числе в многотиражке «Московский университет». Это сделало Совет, представленный разными факультетами, заметной организацией с широкими общеуниверситетскими интересами, связями.

Как гласил приказ ректора № 726 от 29 июня 1978 г., «основной задачей новой лаборатории была разработка актуальных прикладных аспектов экологии и охраны природы, разработка научных основ природоохранительного образования».

Лаборатория начала исследования в области экологии высоко урбанизированных территорий, объединённые междисциплинарной программой «Экополис». Были разработаны приемы изучения высоко урбанизированных территорий и Концепция «Экополиса» – эко-города, развивающегося сопряжено с природой (А.А. Брудный, Д.Н. Кавтарадзе). Его инфраструктура не исключает жизнь дикой природы, а вписывается в пределы несущей способности региональной экосистемы. Концепция была апробирована в условиях широкомасштабного эксперимента на базе Академгородка Пущино в 1979–1997 гг. Мы успели до конца 90-х годов исследовать влияние малого города с 20-ю тысячами населения, без промышленных предприятий, в определенном смысле – «города будущего», на экосистемы средней полосы России. Мы считали, что Университет способен породить современную «ересь», которая побуждает к социальным изменениям, которые лет через 30–50 окажутся востребованными, в силу того, что наука в лице университетских м.н.с и ст.н.с. переносит правду науки в практику свободного обсуждения проблем, вносит кристалл «общего дела» в живое сотрудничество жителей с администрацией, властью. Появился триумvirат: союз ученых, администрации и жителей.

Проведение междисциплинарных исследований (мало кто знал, что это такое) требовало их изначальной разносторонней разработки и организации проведения: две экспедиции зимой 1980 г. объединили в Пущино усилия 70 дружинников МГУ и более 50 студентов Дружин страны. Работали за ночлег и питание во время студенческих каникул. Лаборатория пригласила к сотрудничеству коллег из московских институтов и заключила договора о сотрудничестве. С нами трудились нынешние классики: философ А.А. Брудный, социолог О.Н. Яницкий, культуролог Э.А. Орлова, медик Т.М. Максимова, психолог Л.Б. Филонов.

Успех совместных усилий и поддержка сотоварища В.Н. Тихомирова – академика А.С. Спирина – директора Института белка, позволили создать в Научном центре Пущино лабораторию «Экополис» АН СССР, признать реальность поддержки и вовлечения граждан в деятельность по заботе о себе и своем городе: сбор данных по уловам

рыбаков, проведения анкетирования горожан, организация конференций, проектирование и оборудование «троп природы» с написанием экскурсионных руководств для горожан, установление объявлений о территории городских заказников и контроль соблюдения режима их сохранения, поддержка Детской экологической станции. Проект экогорода был с оглушительным успехом представлен докладом В.Н. Тихомирова на семинаре Всемирной выставки Экспо-85 в японском городе Цукуба<sup>1</sup>.

Затем была проверка наших наработок в широкомасштабном эксперименте в Косине и Вологде с действительным участием жителей, администрации и ученых. В Старом Косине (нынешнее название деревни, более древней, чем Москва) усилиями К.Б. Серебровской (биолог, кандидат наук) был организован клуб «Экополис». Мы впервые участвовали в сельских сходах граждан, которые в 3–7 поколении считают Косино своей малой Родиной и отстаивают свои гражданские интересы. Косинцы учились у пушинцев, попросту копировали удачное и добавляли свое. Позднее, на базе Вологодского пединститута, Д.Л. Кац провел широкомасштабные исследования в Вологде, а позднее стал директором Национального Парка «Русский север».

Среди других направлений исследований – экологические последствия воздействия автодорог, влияние массового туризма на экосистемы, комплекс исследований в области «городской экологии». Кандидатская работа Е.Г. Шитовой (Королевой) дала долгосрочные последствия – двадцатилетние исследования влияния автомобильных дорог на различные экосистемы и впоследствии получение лабораторией (с 1987 г.) статуса национального координатора по европейской программе ИЕНЕ (IENE) по дефрагментации ландшафтов автомобильными трассами. Лаборатория провела заседание экспертов ИЕНЕ во Владимире и организовала экскурсию на «Журавлиную Родину» – заказник, учрежденный усилиями В.А. Зубакина и Дружины биофака. Все эти «инновации», а по существу обычные для МГУ выходы в практические проблемы сохранения природы, шли при ежедневном и ежечасном обмене мнениями, консультациях, просьбах о поддержке, подписях у ставшего чл.-корр. АН СССР, профессора В.Н. Тихомирова. Позднее нами с Е.Н. Букваревой были созданы два больших образовательных плаката «Азбука ИЕНЕ», изданные на английском языке в Бельгии в 2005 г. и лишь в 2010 г. на русском языке. Исследование влияния автомобильных дорог на экосистемы сделало возможным разработку междисциплинар-

---

<sup>1</sup> Сейчас мы в другой стране, и в заказниках Пушино расположены строения, коттеджи.

ной программы НИР и публикацию монографии «Автомобильные дороги в экологических системах» (М.: Изд-во ЧеРо, 1999). По сию пору эти исследования не востребованы в их биологическом качестве, биоразнообразии, популяционной устойчивости, как база для экономического и социального благополучия региона.

В 2000 году в МГУ прошла 4-я международная конференция «Экополис-2000», изданы труды с 256 материалами. Авторы – 5 кафедр биофака, 6 факультетов МГУ, более 60 различных организаций, включая международные. Для Российского научного сообщества это стало вехой, обозначением нового направления науки – исследования и формирования городской среды, доказательством того, что города современности приобретают новую функцию – экологическую (помимо административной, культурной, экономической и др.). Города должны взять на себя формирование городских экосистем, принять на себя функцию «средообразования». Почему города? Потому, что в городах живут люди (более 50% населения всего мира, более 75% россиян). Развитие изучения городской среды за четверть века привело к формированию научной школы по городской экологии. Понятие «экополис» стало широко использоваться во всех российских смыслах и для экопоселений, и для торговых фирм. Слово «экополис» – пришлось ко времени и стало осваиваться как привлекательный символ. В 2014 г. Прошла 5-я конференция по проекту на факультете государственного управления МГУ, в 2015 году издано «Руководство по изучению городской среды: более 110 методик, 150 участников, 7 факультетов МГУ, включая зарубежных авторов – аспирантка В.Н. Тихомирова М.Е. Игнатьева – профессор Университета Упсала в Швеции и др.

В.Н. Тихомиров принимал не все из предлагаемых инициатив. Выражал недоумение весьма прямолинейно:

– «Не рано ли с «Экополисом» ехать на ЭКСПО?». Оказалось, – не рано, чтобы быть первыми.

– «Не понимаю, зачем в экополисе будут получать продукты питания?» Позднее пояснили, что площадь пашен в стране и в мире сокращается: в Подмосковье пригороды заняты огородами, в жарком поясе до 30% питания жителей получается на городской территории.

Экология как инструмент обеспечения социального благополучия не получал понимания и поддержки на факультете: «больно все практично, где фундаментальная наука?». Публикации лаборатории кафедры высших растений по программе «Экополис» оказались единственным проектом, представленным от СССР на I Всемирном конгрессе по биосферным заповедникам в Минске (1983), да еще на двух языках.

*Завистники умрут,  
А зависть – никогда.*

Тогдашний декан жестко предложил В.Н. Тихомирову сдать ему в сейф переданный лабораторией микрокомпьютер – подарок всемирно известного ученого Д. Медоуза, т.к. это будет «надежнее» и «не позволит несанкционированно скачивать через спутники факультетскую информацию».

Я впервые видел В.Н. Тихомирова с белым лицом.

Компьютер не передали в сейф, а стали им активно пользоваться для проведения имитационных игр и моделирования.

Поиск методов доведения не информации, а смысла проблем охраны природы, до слушателей включал развитие интерактивных методик, упражнений прямого взаимодействия участников, перестановок в аудитории, образования малых групп, конфиденциальных переговоров, которые пришли из области гуманитарных наук: психологии, социологии, философии. Опыт преподавания природоохранных курсов гуманитариям показал недостаточность у студентов и преподавателей общения «лицом к лицу» с общим предметом деятельности, личного продуктивного взаимодействия по существу проблемы.

– «Не понимаю, зачем эти психологические упражнения с касанием друг друга?» – сказал В.Н. Тихомиров после жалоб стажеров.

Проблема социализации «беспредметных гуманитариев» была чужой для биологов, экспедиционных, коллег, и привела к уходу из лаборатории психолога В.П. Панюшкина «по собственному желанию». Я не отстоял его, а позднее большинство интерактивных методик обучения строилось на принципах, обобщенных В.П. Панюшкиным и впервые опубликованных в 1981.

Лаборатория кафедры высших растений выполняла роль национального координатора в Европейском проекте экологизации автодорог (IENE), представляла Минтранс РФ во Всемирной дорожной ассоциации (PIARC) с 1996 года. Это участие позволило консультировать проектировщиков дорог, проводить заключения и давать рекомендации по трассировке автомагистралей. Традицией работы лаборатории было умение объединить на общественных началах запросы и общественную потребность в снижении экологических рисков, уменьшения биоразнообразия, разносторонние научные интересы сотрудников в междисциплинарных исследованиях (трассировка вблизи Внуково, влияние автомобильных дорог на орнитофауну НП «Русский Север» и др.).

Интерес В.Н. Тихомирова к разносторонним исследованиям природы был неослабевающим. Экология безоговорочно представляла важнейшую и естественную основу таких исследований. Были пре-

одолены обычно не упоминаемые социальные проблемы. В Пущино были проведены многочисленные социологические опросы, выяснение приоритетов учителей и других граждан в отношении домашних и бродячих животных, сбора грибов, цветов, рыбной ловли, охоты. Все вопросники, анкеты проходили согласование в исполкоме Пущина. Карты городов (включая Пущино) были секретными, и мы получали разрешение на заведомо искаженные «карто-схемы», которыми, за неимением иных, мы удовлетворялись.

Социальные стороны сохранения природы ни прямо, ни косвенно не обсуждались на языке науки. Так, в одном из первых учебников для университетов бывшего СССР «Охрана природы» (К.Н. Благосклонов, В.Н. Тихомиров, Н.Н. Иноземцев, 1967) не были рассмотрены социальные факторы. Приходилось констатировать и анализировать негативные явления без конкретики, без социального анализа. Вскоре в работе лаборатории принял участие, помимо С.И. Забелина и В.А. Зубакина, выпускник факультета психологии В.П. Панюшкин. Он первым обобщил и предложил этапы освоения интерактивных методов обучения (дискуссии, ролевые и имитационные игры) и раскрыл психологические механизмы их эффективности. Группа физиологов растений под руководством Л.Ф. Николаевой: Н.Б. Флорова и Е.Б. Поршнева взяли на себя разработку и проведение сложных физиолого-биохимических исследований растений на различных автомобильных трассах Московской области, составивших основную часть коллективной монографии «Автомобильные дороги в экологических системах» (1987). Центральную роль в объединении жизни лаборатории сыграла ее бессменный ученый секретарь ст.н.с. Е.Е. Божукова – безотказный, неутомимый и удивительно скромный энтузиаст – «боец невидимого фронта».

Еще до появления понятия «устойчивого развития» А.А. Брудным и Д.Н. Кавтарадзе была сформулирована близкая по смыслу, но более «экологичная» концепция сопряжённого развития природы и общества. Огромную роль сыграл первый отчет Римскому клубу «Пределы роста» (1972). Мы предложили уточнение «пределов», как возможного коридора развития человечества в биосфере: принцип «множество фазовых состояний общества не может превышать множество фазовых состояний биосферы». Техногенное, индустриальное мировоззрение вообще «не видит» Природы: «нам нет преград ни в море, ни на суше»!

Поэтому, когда сотрудники лаборатории начали изучение проблемы на рубеже 1980-х годов, теоретические основы устойчивого развития (термин введен в 1992 г.) были уже заложены. После участия в Тбилисской Межправительственной конференции по образованию в области окружающей среды в 1978 году на базе кафедры и лаборато-



рии была создана Рабочая группа по образованию и подготовке кадров Советского Комитета по программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера» (руководитель Г.П. Гапочка). Она стала экспериментальной площадкой по отработке новых приемов природоохранного образования. В этой области лаборатория работала по многим, взаимно сопряженным направлениям: концептуальным основам образования, создания методической и дидактической базы, исследованиям эффективности образования. Разрабатывались активные средства обучения: имитационные модели, учебные плакаты и проводились специальные практики по охране природы (1977, 1978), образовательные имитационные игры «Координационная комиссия», «Остров», «Рыболовство», в которые студенты с осмысленным удовольствием участвовали на семинарах. Интерактивные методы обучения организуют в непротиворечивую целостность то, что уже есть, содержится в сознании, памяти каждого из нас. Говоря словами Яна Амоса Коменского, они дают «знания, полученные из опыта». А личный опыт забыть нельзя.

Лаборатория провела в 1981 г. первые курсы МГУ по месячной переподготовке для 30 педагогов из разных вузов страны, разработала и издала «Методические материалы по активным методам обучения» и собственно игры по охране природы (1981, 1982). Параллельно с этим и позднее обеспечила проведение курса лекций «Охрана природы, биосфера и человечество» и практикумов "Имитационные модели и игры" для студентов биофака (1977–2005). По итогам разработки новых методов экологического образования Д.Н. Кавтарадзе был назначен главным экологом Гособразования СССР (1987–1991). Лаборатория кафедры стала базой для проведения международных практик СССР – США в МГУ, РХТУ, Казанском университете под руководством Н.Н. Марфенина, организовала и оборудовала компьютерами лабораторию по имитационным образовательным моделям и играм с профессором Дартмутского колледжа Денисом Медоузом.

Брянский пединститут был обеспечен образовательной программой «Чернобыль– обучение принятию региональных решений» (1990–1993), в разработке, которой решающее участие приняла талантливый и разносторонний эколог и художник Е.Н. Букварева, позднее успешно сотрудничавшая в той же сфере с Университетом архитектуры Италии (Венеция), позднее с блеском защитившая докторскую диссертацию по теоретическим основам сохранения биоразнообразия.

Достижения биофака и Лаборатории в природоохранном образовании резко контрастируют с нынешним упразднением экологии как общедоступного, общегражданского школьного предмета. Учебные таблицы «Охрана природы» (Забелин С.И., Зубакин В.А., Кавтарадзе Д.Н.)

были изданы в 1981 году, переизданы издательством РАН как альбом в 2003 г. и, увы, остаются единственными учебно-наглядными пособиями по этому, почти упраздненному ныне, школьному предмету.

К.Н. Благосклонов и В.Н. Тихомиров передали нам проект учебных таблиц «Охрана природы» планируемый издательством «Просвещение» к переизданию, которые мы дружно обсмеяли. Не тут-то было! После дружной критики содержания таблиц нам было сказано: «Ну, что? А теперь беритесь и делайте!» Мы молча ахнули – никто не имел понятия «как это надо делать», но мы их сделали, а «Просвещение» издало!

В.Н. Тихомиров почти ежедневно делал максимум усилий, чтобы поддержать научную работу лаборатории: принимал участие в ее заседаниях, совещаниях, конференциях, обеспечивая своим научным «камертоном» и авторитетом комплексные междисциплинарные проекты.

Широта и оригинальность мышления беспартийного, а это тогда было редкостью, заведующего кафедрой высших растений, соединенные с организационным опытом, управленческой хваткой и всегда личным участием в происходящем деле, не имели себе равных. Таких, как у нас, междисциплинарных проектов не было ни на кафедре, ни на факультете. Ученики В.Н. Тихомирова и сотрудники лаборатории и сегодня продолжают посильно развивать природоохранную науку и гражданское движение за охрану природы, делая это в сложных условиях замалчивания экологии, в своеобразных «социальных рефугиумах». Виктор Зубакин в «Союзе охраны птиц России», Алексей Зименко в «Центре охраны дикой природы», Елена Букварева – в ИПЭЭ РАН, от разработки научных принципов стратегии сохранения биологического разнообразия, до таможни (плакат СИТЕС), экологии автомобильных дорог, адаптации имитационных игр и др. и пр.

Интересы лаборатории практически совпадали с представлениями бессменных кураторов Дружин. Без вопросов в лабораторию был принят зоолог А.В. Зименко с планом развития проекта «Командоры», равного которому по научному охвату проблемы и его организационному обеспечению и по сию пору нет ни в РФ, ни за рубежом.

Интересы В.Н. Тихомирова были многообразны и всегда выражались в действии, поступках, участии, исследовании, обсуждении. Задержание браконьера, вытаскивание сетки из мартовской студеной воды, отстаивание дружинника перед учебной частью, ходатайство о командировании студента на конференцию, поддержка оргкомитета при проведении конференции и публикации материалов. Он всегда брался за дело сам! Неудивительно, что он поддержал и словом и делом проведение Молодежным Советом и лабораторией 4-х экспеди-

ций по изучению браконьерского лова рыбы на Юге Московской области, с арендой катера, моторных лодок, проведением итоговых конференций, разработку и издание уникального «Руководства по организации борьбы с браконьерством» в Издательстве МГУ.

Много раз финансовую помощь оказывал Профком биофака, поэтому охрана природы была делом биофака, и этому делу помогали сотрудники факультета, многие из которых участвовали в елочных компаниях, руководимых В.Н. Тихомировым на базе Дружины охраны природы с привлечением студентов факультета.

Отношение к ботанической науке и науке в целом тогда, к счастью, было противоположно нынешней массовой культуре, небрежно оброненному слову «ботаник».

Искусство слушать студентов забирало огромную часть времени В.Н. Тихомирова. Как теперь мы признаем, потребность высказаться у человека сильнее, чем услышать. Это редкое качество объяснялось не терпением, а мудростью. Наши преподаватели всегда разговаривали с нами! Сам я больше понял проблемы охраны природы не на лекциях В.Н. Тихомирова, а в разговорах с ним у костра.

Не существующие для горожанина возможности увидеть, почувствовать и понять мир в его первозданной красоте открылись для меня в общении студенчества и профессионалов. Жаль, что сегодня со студентами разговаривать некогда, не принято, а принято лишь говорить самим, «читать лекции»: университеты превратились в лектории.

Обычно воспоминания приносят понимание упущенного. С ними приходит новое видение, понимание своей жизни в дружеском профессиональном кругу университета. Приобщения к дару «приохотить» к исследованию, этой неуловимой субстанции, которую обычно реализуют «из рук в руки», при совместном прикосновении, в работе. Запечатление проблем, полученное в студенчестве, оказалось камертоном на всю жизнь. Мы отдали должное принципу престижности действия. Защитный скепсис у нас, конечно, был, а дело делалось. Личный контакт, лобовое столкновение с проблемой, а не через статью в газете и передачу по ТВ, были ключевыми.

Вадим Николаевич по существу определял коридор развития многих поколений биофаковцев. Придерживая молодежную прыть, весьма осмотрительно помогая попыткам применить науку к сохранению природы у биологов, экономистов, почвоведов, географов, психологов, юристов. Предвосхищая неизбежность того, что жизнь может нас разметать, он создавал среду общения, общего дела, испытаний и дружбы – предпосылки того, что дружинники будут и дальше держаться вместе.

В дни юбилея Вадима Николаевича расстояние позволяет увидеть Большое Дело нашего учителя. Растет благодарность и уважение к масштабу его реализованных и нереализованных замыслов и прерванных усилий. Мы должны продолжать стремиться сохранить интерес к природе у студентов биофака, коллег по факультету, МОИПу, у широкой публики, к которой В.Н. Тихомиров обращался в лекциях, публичных выступлениях и с экрана всероссийского кино и телевидения. Ведь «охрана природы, это трансформированное отношение людей друг к другу».

## **Некоторые публикации В.Н. Тихомирова как электронные ресурсы**

А.Г. Девятков, И.М. Калининченко

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

*adeviatov@yandex.ru; kaliniche@mail.ru*

## **Some publications of V.N. Tikhomirov as electronic resources**

A.G. Deviatov, I.M. Kalinichenko

Научное наследие В.Н. Тихомирова – его публикации по карпологии, морфологии, систематике и филогении высших растений, флористике, биогеографии, экологии, охране природы. Многие его работы по глубине и широте поставленных в них вопросов не утратили своего значения и в настоящее время. Они, несомненно, имеют важное значение в историческом и методологическом аспектах изучения той или иной проблемы. Кроме того, логика построения и изложения материала, прекрасный литературный стиль могут служить образцом написания научной статьи.

Опубликованные во второй половине прошлого века в ведущих отечественных биологических журналах, работы В.Н. с каждым годом становятся все менее доступными для пользователей.

В наше время, когда Интернет стал важнейшим источником научной информации, нам представляется целесообразным разместить некоторые публикации В.Н. на сайте кафедры высших растений Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (<http://msu-botany.ru>). Для этого была создана страница с избранными публикациями В.Н. Тихомирова: <http://msu-botany.ru/tikhomirov-publ/>.

Мы отобрали работы, в том числе, самые первые, посвященные происхождению, эволюции и системе покрытосеменных растений, сравнительной и эволюционной морфологии цветка и плода – темам, которые очень интересовали В.Н. и остаются актуальными в настоящее время. Кроме того, оцифрованы и размещены на сайте авторефераты кандидатской и докторской диссертаций В.Н., опубликованные на правах рукописей и ставшие уже библиографической редкостью.

Приводим список публикаций В.Н., представленных как электронные ресурсы. Библиографическое описание выполнено в соответствии с действующими государственными стандартами и в такой форме может быть использовано при цитировании и ссылках. В дальнейшем мы планируем продолжать работу по сканированию и размещению его трудов на сайте.

## Избранные публикации В.Н. Тихомирова на сайте кафедры высших растений

Каден Н.Н., Тихомиров В.Н. К вопросу о морфологии завязи и плода зонтичных [Электронный ресурс] // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59, вып. 3. С. 79–83. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-13.pdf>

Тихомиров В.Н. Развитие завязи зонтичных в связи с вопросом о ее морфологической природе [Электронный ресурс] // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1958а. № 1. С. 129–138. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-11.pdf>

Тихомиров В.Н. Тератология и проблема происхождения завязи зонтичных [Электронный ресурс] // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1958б. № 3. С. 124–129. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-12.pdf>

Тихомиров В.Н. Сравнительная морфология гинецея и плода зонтичных СССР [Электронный ресурс]: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1958. 15 с. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-1.pdf>

Тихомиров В.Н. О некоторых новых взглядах на происхождение цветковых растений [Электронный ресурс] // Проблемы филогении растений. М.: Наука, 1965. С. 175–189. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-8.pdf>

Тихомиров В.Н. О предложенной Н.Н. Каденом и М.Э. Кирпичниковым реформе номенклатуры плодов [Электронный ресурс] // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72, вып. 6. С. 101–106. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-2.pdf>

Грушвицкий И.В., Тихомиров В.Н., Аксенов Е.С., Шibaкина Г.В. Сочный плод с карпофором у видов рода *Stilbocarpa* Decne. et Planch. (Araliaceae) [Электронный ресурс] // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 64–76. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-3.pdf>

Тихомиров В.Н. Об отражении некоторых особенностей эволюции покрытосеменных в филогенетической системе [Электронный ресурс] // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 3. С. 73–87. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-4.pdf>

Тихомиров В.Н. Происхождение, эволюция и система семейства зонтичных (Umbelliferae Juss. – Apiaceae Lindl.) [Электронный ресурс]: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1977. 39 с. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-5.pdf>

Волгин С.А., Тихомиров В.Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных [Электронный ресурс] //

Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 63–74. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-6.pdf>

Тихомиров В.Н. О системе цветковых растений [Электронный ресурс] // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1985. № 1. С. 16–25. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-7.pdf>

Тихомиров В.Н. Происхождение покрытосеменных растений и «гипноз цветка» [Электронный ресурс] // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 6. С. 86–92. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-9.pdf>

Тихомиров В.Н. О плодах и соплодиях [Электронный ресурс] // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 3. С. 59–65. URL: <http://msu-botany.ru/gallery/tikhomirovvn-10.pdf>

Выражаем благодарность Д.Д. Соколову за ценные рекомендации, Н.А. Вислобокову и А.И. Рудько за помощь в создании электронных ресурсов. Работа выполнена в рамках Госзадания МГУ имени М.В. Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

## **Дополнение к библиографии опубликованных работ**

**В.Н. Тихомирова**

И.М. Калиниченко

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

*kaliniche@mail.ru*

## **Addition to bibliography of publications of V.N. Tikhomirov**

I.M. Kalinichenko

Вадим Николаевич Тихомиров опубликовал более 500 научных, учебных, научно-методических работ по самым разным направлениям ботанической науки, экологии и охраны природы. Они отражены в библиографиях, посвященных ему (Губанов и др., 1992; Вадим Николаевич Тихомиров, 1994; Гапочка и др., 1999), и в юбилейном издании кафедры высших растений МГУ (Кафедра..., 2004).

Огромный пласт работ В.Н. по флоре Средней России, Европейской России и России в целом представлен в аннотированной библиографии по среднерусской флоре (Флора Средней России..., 1998, 2002, 2006, 2011, 2013, 2016).

В 1967–1998 гг. В.Н. на общественных началах был директором Ботанического сада МГУ, а затем его научным руководителем. Он создал творческий научный коллектив сотрудников Сада и кафедры высших растений МГУ с широким привлечением студентов. Работы этого периода нашли отражение в юбилейных изданиях Сада (Ботанический сад..., 2006, 2012).

Вадим Николаевич был наиболее авторитетным в России и широко известным за ее пределами знатоком манжеток. Его публикациям по этому чрезвычайно трудному в таксономическом отношении роду посвящена специальная, подробно аннотированная библиография (Глазунова, Калиниченко, 2000).

Вадим Николаевич ушел из жизни полный творческих планов, замыслов. Какие-то материалы он сам успел сдать в печать, но не увидел их выхода в свет, другие – доработали и опубликовали его коллеги, ученики.

Ниже приводится список работ В.Н., опубликованных после его кончины в 1998 г. Библиографические описания выполнены непосредственно с издания («de visu»), в соответствии с действующими государственными стандартами и в такой форме могут быть использованы при цитировании и в ссылках.



**Список опубликованных работ В.Н. Тихомирова  
(после 1998 г.)**

Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. Vol. 12 / ed.: J. Jalas, J. Suominen, R. Lampinen, A. Kurtto; On the basis of team-work of European botanists; Comm. numbers acting as regional collab. Russia: **V.N. Tikhomirov et al.** Helsinki, **1999**. 250 p.

**Tikhomirov V.N.** Regional problems in plant chorology of European Russia // *Acta Bot. Fenn.* **1999**. Vol. 162. P. 99–102.

**Тихомиров В.Н.**, Майоров С.Р., Соколов Д.Д. О роде *Symphytum* L. (Boraginaceae) в Средней России // *Новости сист. высш. раст. СПб: Мир и семья*, **1999**. Т. 31. С. 231–245.

**Тихомиров В.Н.**, Кавтарадзе Д.Н. [Рецензия] // *Экология*. **1999**. № 2 С. 159–160. Рец. на: Почва. Город. Экология / под ред. Г.В. Добровольского. М., 1997. 319 с.

**Тихомиров В.Н.**, Константинова А.И. Семейство Ариáceе (Umbelliferae) // *Сравнительная анатомия семян*. Т. 6: Двудольные. Rosidae II. СПб.: Наука, **2000**. С. 342–360.

Еленевский А.Г., Соловьева М.П., **Тихомиров В.Н.** Ботаника высших, или наземных, растений: учебник. М.: Академия, **2000**. 429 с.; [2-е изд.]. М.: Академия, **2001**. 432 с.; 3-е изд. М.: Академия, **2004**. 432 с.; 4-е изд., испр., под загл.; «Ботаника. Систематика высших, или наземных, растений» М.: Академия, **2006**. 464 с. (Высшее профессиональное образование).

**Тихомиров В.Н.**, Александрова К.И., Куликова Г.Г. Рефугиумы редких и исчезающих видов на территории Липецкой области // *Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков: материалы науч. совещ. (Рязань, 29–31 янв. 2001 г.)* / Под ред. В.С. Новикова, С.Р. Майорова. М., **2001**. С. 152 – 154.

Флора Восточной Европы. Т. 10 / И.О. Бузунова, В.В. Бялт, И.М. Васильева, ... **В.Н. Тихомиров** и др.; под ред. Н.Н. Цвелева. СПб.: Мир и семья: Изд-во С.-Петербур. гос. хим.-фарм. акад., **2001**. 670 с.

Иллюстрированный определитель растений Средней России: [в 3 т.] / И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, **В.Н. Тихомиров**. М.: Т-во науч. изданий КМК: Ин-т технол. исслед. Т. 1. **2002**. 526 с.; Т. 2. **2003**. 665 с.; Т. 3. **2004**. 520 с.

База BioDat [Электронный ресурс]. Флора Средней России. Аннот. библиогр. / **В.Н. Тихомиров**, И.А. Губанов, И.М. Калиниченко, С.Р. Майоров, А.С. Мартынов, В.С. Новиков, А.В. Щербаков. [2003]. URL: <http://www.biodat.ru/intro/biblio.htm>

Флора Восточной Европы. Т. 11 / В.В. Бялт, В.М. Виноградова, Д.И. Гельтман, ... **В.Н. Тихомиров** и др.; под ред. Н.Н. Цвелева. М.;СПб.: Т-во науч. изданий КМК, **2004**. 535 с.

Красная книга Липецкой области. Т. 1: Растения, грибы, лишайники / Сост. тома: **В.Н. Тихомиров**, К.И. Александрова, Г.Г. Куликова; науч. ред. В.С. Новиков. М.: КМК Scientific Press, **2005**. 509, XVI с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России: учеб. пособие для биол. фак. ун-тов, пед. и сельхоз. вузов. 10-е испр. и доп. изд. / Изд. перераб.: Л.В. Аверьянов, К.И. Александрова, Ю.Е. Алексеев, ... **В.Н. Тихомиров** и др. М.: Т-во науч. изданий КМК, **2006**. 600 с.

Красная книга Московской области. Изд. 2-е, перераб. и доп. / отв. ред.: Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.А. Соболев. М.: КМК Scientific press Ltd., **2008**. Разд.: Сосудистые растения / Сост.: Ю.Е. Алексеев, Т.И. Варлыгина, М.Г. Вахрамеева, ... **В.Н. Тихомиров** и др. С. 481–694.

**Тихомиров В.Н.** Учебное пособие к летней практике по ботанике. Экология высших растений. Тула: Гриф и К, **2008**. 73 с.

Учебное пособие к летней практике по ботанике. Введение в гербаризацию и определение высших растений / И.А. Борзова, Н.В. Самсель, А.К. Тимонин, **В.Н. Тихомиров**, О.Н. Чистякова. Тула: Гриф и К, **2008**. 72 с.

Флора Средней России. Аннотированная библиография. 1768 – 2010 гг. [Электронный ресурс] / И.М. Калиниченко, **В.Н. Тихомиров**, В.С. Новиков, И.А. Губанов, А.В. Щербаков. М., **2013**. 1 CD-R. Систем. требования: ПК, процессор не слабее Pentium 2 (350); оперативная память (RAM) не менее 512 Мб.; SVGA-монитор с разрешением не ниже 1024-786; для Windows-совместимых систем IE 5.0 и старше, Firefox 4, Opera 5. Гос. регистрация № 0321300875 от 16.05.2013 г.

Работа выполнена в рамках Госзадания МГУ имени М.В. Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

### Литература

Ботанический сад Московского университета. 1706 – 2006. Первое научное ботаническое учреждение России. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. 279 с.

Ботанический сад Биологического факультета Московского университета. 1706 – 2011: первому научному ботаническому учреждению России 305 лет. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 351 с.

Вадим Николаевич Тихомиров / Сост.: И.А. Губанов, Р.И. Кузьменко; авт. вступ. ст.: В.С. Новиков, И.А. Губанов, Т.А. Работнов. М.: Наука, 1994. 112 с. (РАН. Материалы к биобиблиогр. ученых. Серия биол. наук. Ботаника; вып. 13).

Гапочка Г.П., Новиков В.С., Скворцов А.К., Соколов Д.Д., Тюрюканов А.Н. Памяти Вадима Николаевича Тихомирова (27 января 1932 г. – 11 июля 1998 г.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 3–12.

Глазунова К.П., Калиниченко И.М. Род *Alchemilla* L. в трудах В.Н. Тихомирова. Аннотированная библиография // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 6. С. 67–70.

Губанов И.А., Новиков В.С., Работнов Т.А. К 60-летию Вадима Николаевича Тихомирова // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 1. С. 109–125.

Кафедра высших растений Московского университета. 1804–2004. Публикации и биографические сведения: учеб.-метод. пособие / А.К. Тимонин, Г.Г. Куликова, В.В. Мурашев, И.М. Калиниченко. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. 340 с.

Флора Средней России. Аннотированная библиография / В.Н. Тихомиров, И.А. Губанов, И.М. Калиниченко, Р.А. Лозарь; под ред. В.Н. Тихомирова. М.: Рус. университет, 1998. 199 с.

Флора Средней России. Аннотированная библиография. Первое дополнение / И.А. Губанов, И.М. Калиниченко, А.В. Щербаков. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2002. 60 с.

Флора Средней России. Аннотированная библиография. Второе дополнение / И.М. Калиниченко, В.С. Новиков, А.В. Щербаков. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. 78 с.

Флора Средней России. Аннотированная библиография. Третье дополнение / И.М. Калиниченко, В.С. Новиков, А.В. Щербаков. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2011. 136 с.

Флора Средней России. Аннотированная библиография. 1768–2010 гг. [Электронный ресурс] / И.М. Калиниченко, В.Н. Тихомиров, В.С. Новиков, И.А. Губанов, А.В. Щербаков. М., 2013. 1 CD-R. Систем. требования: ПК, процессор не слабее Pentium 2 (350); оперативная память (RAM) не менее 512 Мб; SVGA-монитор с разрешением не ниже 1024–786; для Windows-совместимых систем IE 5.0 и старше, Firefox 4, Opera 5. Гос. регистрация № 0321300875 от 16.05.2013 г.

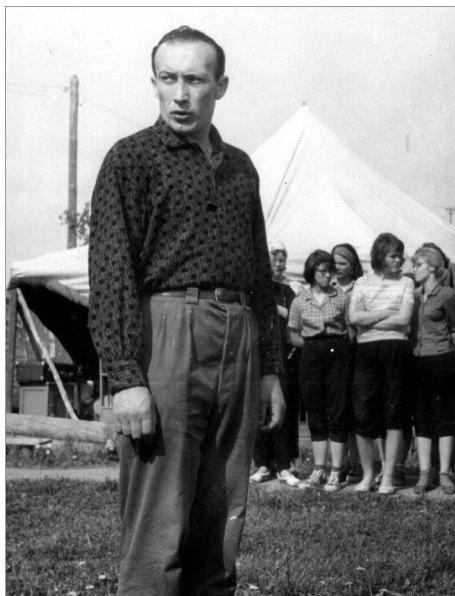
Флора Средней России. Аннотированная библиография. Четвертое дополнение / И.М. Калиниченко, В.С. Новиков, А.В. Щербаков. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2016. 150 с.

## В.Н. Тихомиров – фотографии разных лет



Практика в Чашниково, 1963.

Слева направо: В.Н. Тихомиров, В.Р. Филин, Ю.К. Дундин



В.Н. Тихомиров – начальник  
летней студенческой практики  
в Чашниково, 1965



Окский государственный  
заповедник, 1967.

Собака С.Г. Приклонского  
Соболь – любимица  
В.Н. Тихомирова



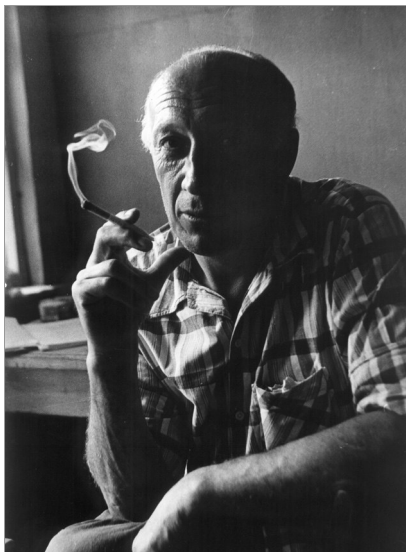
В.Н. Тихомиров со студентами на практике



Изучение растений в природе



Белоомут, 1975,  
на пароме



Многое В.Н. обдумывал  
с папиросой в руках



Близ Гусь-Хрустального, 10 мая 1969



В.Р. Филин и В.Н. Тихомиров, практика в Мордовии, 1979



На привале



В рабочем кабинете на кафедре



В.Н. Тихомиров со студентами и коллегами. Галичья Гора, 1983

Сидят на переднем плане слева направо: А.А. Котов, С.Р. Майоров, П.И. Токарев, В.В. Никитин, М.Е. Игнатъева, В.Ю. Никифорова.

Второй ряд: Т.О. Яницкая, М.В. Нехлюдова, В.Н. Тихомиров, А.Я. Григорьевская, К.И. Александрова.

Верхний ряд: Л. Зелинская, Ю.Б. Голова, А.К. Белов, Т.А. Троицкая, Е.Ф. Черняковская, В.Н. Александров, М.В. Казакова, Е.А. Дараган, Н.Ю. Пантелеева

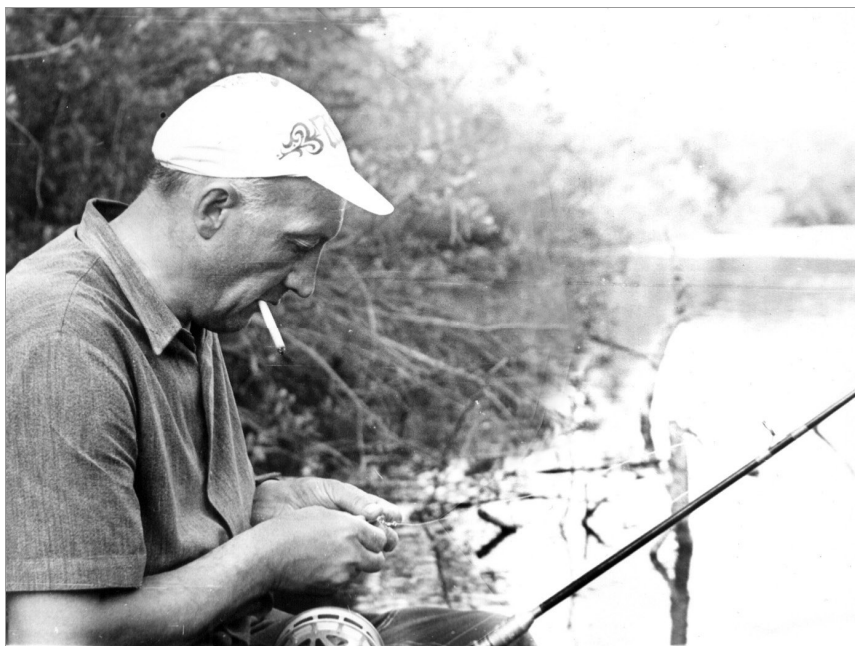




На заседании



Празднование Нового Года  
на кафедре, 1979,  
аттракцион «Фотоателье»



На рыбалке, 1980



В.Н. Тихомиров и В.Р. Филин  
в новогоднем спектакле, 1979



В.Н. Тихомиров (у доски) на праздновании юбилея  
Д.А. Транковского (виден в профиль), 1979.  
На доске – филогенетическое древо сотрудников кафедры

**Систематика  
и эволюционная морфология  
растений: материалы докладов**

**Taxonomy  
and evolutionary morphology of plants:  
materials of presentations**



## **New data on orchid diversity of Vietnam, 2012–2016**

L.V. Averyanov, T.V. Maisak

*Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St.Petersburg  
av\_leonid@mail.ru*

## **Новые данные о разнообразии орхидных Вьетнама, 2012–2016**

Л.В. Аверьянов, Т.В. Майсак

The orchid flora of Vietnam is the richest among all other regional floras of mainland Asia. Successive inventories show an increasing orchid number from 411 species in the year 1934 (Gagnepain, Guillaumin, 1934), 718 spp. in 1992–1994 (Seidenfaden, 1992; Averyanov, 1994), 897 spp. in 2003–2005 (Averyanov, Averyanova, 2003; Nguyen, Averyanov, Duong, 2005), 1005 spp. in 2009 (Averyanov et al., 2009) and 1090 species and 160 genera figured in 2011 (Averyanov, 2011). Since this last inventory, 116 species and 13 genera have been discovered and documented in Vietnam (Averyanov, 2012a,b, 2013, 2009, 2012a,b, 2013, 2014, 2015a–d, 2016a–e, Choudhary et al. 2013; Schuiteman, Averyanov, Rybkova, 2013; Kumar et al., 2014; Averyanov, Truong, 2015; Duy, Averyanov, 2015; Nong et al., 2015; Nuraliev et al., 2014, 2015; Gale et al., 2016; Gruss, Averyanov, 2016). When the new data presented in this presentation were included, the known orchid flora of Vietnam comprised at least 1213 documented species from 174 genera. The present report summarizes published and new original data on Vietnamese orchids since the last inventory (Averyanov, 2011). It provides new original illustrated information on 13 genera and 116 species newly discovered in Vietnam for the period 2012–2016.

One genus discovered for this period in Vietnam has broad distribution in mainland subtropical and temperate Asia (*Cephalanthera* Rich.), eight genera have broad Malesian distribution (*Abdominea* J.J.Sm., *Hymenorchis* Schltr., *Cordiglottis* J.J. Sm., *Grammatophyllum* Blume, *Macropodanthus* L.O. Williams, *Microtatorchis* Schltr., *Octarrhena* Thwaites, *Tuberolabium* Yamam.) and four genera are endemics of Indochina (*Bidoupia* Aver., *Drymoda* Lindl., *Lockia* Aver., *Vietorchis* Aver.). Three genera (*Bidoupia*, *Lockia* and *Vietorchis*) discovered and described as new for science are strict Vietnamese endemics. At least 116 species were discovered in Vietnam during last five years. Among them, 64 were discovered and documented as new species for the flora of the country. These species form four groups:

– species with Mainland Asia – Himalayan distribution (19 species: *Ascocentrum ampullaceum* (Roxb.) Schltr., *A. rubrum* (Lindl.) Seidenf.,

*Bulbophyllum dayanum* Rchb.f., *B. forrestii* Seidenf., *B. helenae* (Kuntze) J.J. Sm., *B. repens* Griff., *Calanthe mannii* Hook.f., *C. whiteana* King et Pantl., *Cleisostoma linearilobatum* (Seid. et Smit.) Garay, *C. subulatum* Blume, *Dendrobium sulcatum* Lindl., *D. transparens* Wall., *Gastrochilus distichus* Kuntze, *Liparis delicatula* Hook.f., *L. gamblei* Hook.f., *Pleione hookeriana* (Lindl.) Rollison, *Saccolabiopsis pusilla* (Lindl.) Seidenf. et Garay, *Sunipia bicolor* Lindl., *Vandopsis undulata* (Lindl.) J.J.Sm.);

– species of South-Chinese floristic province (9 species: *Bulbophyllum bicolor* Lindl., *B. psychoon* Rchb.f., *B. unciniferum* Seidenf., *Cheirostylis pusilla* Lindl., *Coelogyne leucantha* W.W. Sm., *Cymbidium kanran* Makino, *Holcoglossum flavescens* (Schltr.) Z.H. Tsi, *Lecanorchis nigricans* Honda, *Phaius wenshanensis* F.Y. Liu);

– Malesian species (15 species: *Abdominea minimiflora* (Hook.f.) J.J. Sm., *Bromheadia aporoides* Rchb.f., *Cephalantheropsis laciniata* Ormerod, *Dendrobium findleyanum* Parish et Rchb.f., *Dendrobium hendersonii* Hawkes et Heller, *Eria javanica* (Sw.) Blume, *E. pudica* Ridl., *Grammatophyllum speciosum* Blume, *Liparis compressa* (Blume) Lindl., *Macropodanthus alatus* (Holt.) Seidenf. et Garay, *Microtatorchis javanica* J.J. Sm., *Plocoglottis quadrifolia* J.J. Sm., *Taeniophyllum pusillum* (Willd.) Seidenf. et Orm., *Thrixspermum hystrix* (Blume) Rchb.f., *T. trichoglottis* Kuntze);

– species of Indochinese Peninsula (20 species: *Acampe joiceyana* (J.J. Sm.) Seidenf., *Aerides flabellata* Downie, *Aphyllorchis caudata* Downie, *Brachypeza laotica* (Seidenf.) Seidenf., *Bulbophyllum holttumii* A.D.Hawkes, *B. subtenellum* Seidenf., *Cephalanthera exigua* Seidenf., *Chiloschista lunifera* (Rchb.f.) J.J. Sm., *Dendrobium dixanthum* Rchb.f., *Drymoda picta* Lindl., *D. siamensis* Schltr., *Gastrochilus suavis* Seidenf., *Nervilia mekongensis* Gale at al., *Pecteilis hawkesiana* (King et Pantl.) Kumar, *Phalaenopsis finleyi* Christenson, *Porpax grandiflora* Seidenf., *Staurochilus loratus* (Downie) Seidenf., *Stereochilus erinaceus* (Rchb.f.) Garay, *Thecopus secunda* (Ridl.) Seidenf., *Trichoglottis orchidea* (J. Koenig) Garay).

Other 53 orchid species discovered in Vietnam during last five years have commonly very restricted distribution and specific ecology. Almost all they were discovered and described as new for science. These species are local endemics of following floristic provinces:

South-Chinese floristic province (6 species: *Bulbophyllum tipula* Aver., *Gastrochilus kadooriei* Kumar et al., *Liparis longibracteata* Aver., *Malaxis subtilis* Aver., *Oberonia tatianae* Aver., *Tainia acuminata* Aver.);

North-Indochinese floristic province (15 species: *Bidupia khangii* Aver., *Bulbophyllum glabrichelia* Aver., *Cleisostoma tricornutum* Aver., *Cymbidium repens* Aver. et Q.T. Phan, *Flickingeria xanthocheila* Aver., *Liparis caudata* Aver. et K.S.Nguyen, *L. longispica* Aver. et K.S.Nguyen,

*Lockia sonii* Aver., *Oberonia dolichostachys* Aver., *O. rhizoides* Aver., *O. sonlaensis* Aver., *Odontochilus aureus* Aver., *Schoenorchis scolopendria* Aver., *Tainia cornuta* Aver., *Vanda gracilis* Aver.);

Central-Annamese floristic province (4 species: *Bulbophyllum setilabium* Aver., *Dendrobium thinhii* Aver., *Liparis ngoclinensis* Aver., *Trichoglottis canhii* Aver.);

South-Annamese floristic province (28 species: *Aerides phongii* Aver., *Bidoupia phongii* Aver. et al., *Bulbophyllum bidoupense* Aver. et Duy, *B. blaoense* Aver. et Tich, *B. phitamii* Aver., *B. striatulum* Aver., *Cheirostylis glandulosa* Aver., *Cleisostoma dorsisacculatum* Aver., *C. lecongkietii* Tich et Aver., *C. phitamii* Tich et Aver., *Cordiglottis longipedicellata* Lee et al., *Dendrobium congianum* Aver., *Eria grandicaulis* Aver., *E. praecox* Aver., *Hymenorchis phitamii* Aver., *Liparis honbaensis* Aver. et Vuong, *Luisia parviflora* Aver., *Miguelia cruenta* Aver. et Vuong, *Oberonia janae* Aver., *O. ngoclinensis* Aver., *Octarrhena minuscula* Aver. et N.V. Duy, *Paphiopedilum tamphianum* Aver. et Gruss., *Podochilus rotundipetala* Aver. et Vuong, *Sarcoglyphis tichii* Aver., *Schoenorchis hangianae* Aver. et Duy, *Taeniophyllum phitamii* Aver., *Vanilla atropogon* Schuit., Aver. et Rybkova, *Vietorchis furcata* Aver. et Nuraliev).

All newly described endemics well illustrate unique character of local aboriginal floras of eastern Indochina and reveal some peculiar specific evolutionary threats in the orchid family.

Brief illustrated data on floral morphology, distribution and ecology are provided for all newly discovered species. Expected IUCN Red List national status is identified for these species as well. Largest part of discovered species (67 species, or 58%) belongs to threatened categories: **VU** (20 species, or 17% – *Bidoupia khangii*, *Brachypeza laotica*, *Bromheadia aporoides*, *Bulbophyllum blaoense*, *Calanthe manni*, *C. whiteana*, *Cephalantheropsis laciniata*, *Cleisostoma subulatum*, *Cymbidium kanran*, *Dendrobium hendersonii*, *D. sulcatum*, *Eria javanica*, *Gastrochilus distichus*, *G. kadooriei*, *Liparis ngoclinensis*, *Plocoglottis quadrifolia*, *Podochilus rotundipetala*, *Staurochilus loratus*, *Taeniophyllum pusillum*, *Trichoglottis orchidea*), **EN** (25 species, or 22% – *Aerides flabellata*, *Aphyllorchis caudata*, *Cephalanthera exigua*, *Chiloschista lunifera*, *Cordiglottis longipedicellata*, *Cymbidium repens*, *Dendrobium congianum*, *D. dixanthum*, *D. findleyanum*, *Eria pudica*, *Holcoglossum flavescens*, *Liparis gamblei*, *Microtatorchis javanica*, *Oberonia rhizoides*, *O. tatarianae*, *Octarrhena minuscula*, *Pecteilis hawkesiana*, *Phaius wenshanensis*, *Porpax grandiflora*, *Schoenorchis scolopendria*, *Stereochilus erinaceus*, *Tainia cornuta*, *Thecopus secunda*, *Vanilla atropogon*, *Vietorchis furcata*), **CR** (22 species, or 20% – *Abdominea minimiflora*, *Acampe joiceyana*, *Aerides phongii*,



*Bidoupia phongii*, *Cleisostoma dorsisacculatum*, *C. lecongkietii*, *C. phitamii*, *Dendrobium thinhii*, *Drymoda picta*, *D. siamensis*, *Grammatophyllum specosum*, *Hymenorchis phitamii*, *Lockia sonii*, *Macropodanthus alatus*, *Miguelia cruenta*, *Paphiopedilum tamphianum*, *Pleione hookeriana*, *Saccolabiopsis pusilla*, *Sarcoglyphis tichii*, *Schoenorchis hangiana*, *Trichoglottis canhii*, *Vanda gracilis*). Other discovered species (49 species, or 42%) belong to non-threatened categories: **DD** (32 species, or 28% – *Ascocentrum ampullaceum*, *A. rubrum*, *Bulbophyllum bicolor*, *B. dayanum*, *B. glabrichelia*, *B. holttumii*, *B. phitamii*, *B. repens*, *B. setilabium*, *B. subtenellum*, *B. tipula*, *B. unciniferum*, *Cheirostylis glandulosa*, *C. pusilla*, *Cleisostoma linearilobatum*, *Dendrobium transparens*, *Eria grandicaulis*, *E. praecox*, *Gastrochilus suavis*, *Lecanorchis nigricans*, *Liparis delicatula*, *L. honbaensis*, *Luisia parviflora*, *Oberonia janae*, *O. ngoclinhensis*, *Odontochilus aureus*, *Phalaenopsis finleyi*, *Taeniophyllum phitamii*, *Tainia acuminata*, *Thrixspermum hystrix*, *T. trichoglottis*, *Vandopsis undulata*) and **LC** or lower risk (17 species, or 15% – *Bulbophyllum bidoupense*, *B. forrestii*, *B. helenae*, *B. psychoon*, *B. striatulum*, *Cleisostoma tricornutum*, *Coelogyne leucantha*, *Flickingeria xanthocheila*, *Liparis caudata*, *L. compressa*, *L. longibracteata*, *L. longispica*, *Malaxis subtilis*, *Nervilia mekongensis*, *Oberonia dolichostachys*, *O. sonlaensis*, *Sunipia bicolor*).

**Морфологическая изменчивость представителей  
рода *Aulacoseira* Thwaites (Bacillariophyta) в среднем  
миоцене–плиоцене Южного Приморья**

А.С. Авраменко<sup>1</sup>, О.Ю. Лихачева<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток  
alex25rus@gmail.com

<sup>2</sup> Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток

**Morphological variation of representatives  
of the genus *Aulacoseira* Thwaites (Bacillariophyta) in middle  
Miocene-Pliocene of Southern Primorye**

A.S. Avramenko, O.Yu. Likhacheva

В миоцене и плиоцене род *Aulacoseira* Thwaites являлся одним из самых распространенных среди центрических диатомовых водорослей. Для древних представителей этого рода, объединенных в группу «прае», характерно наличие грубого окремненного панциря и крупных ареол. Приставка «прае» указывает на то, что эти таксоны имели сходство с соответствующими современными видами и могли быть их предками. Работы, касающиеся изучения их ультраструктуры с помощью электронной микроскопии (Усольцева, Лихошвай, 2005, 2007; Usoltseva et al., 2011), в настоящее время немногочисленны, хотя потребность в таких исследованиях весьма ощутима. Она обусловлена не только необходимостью изучения филогенетических взаимоотношений внутри данного рода, но и прикладным значением этих данных для решения проблем стратиграфии. При создании биостратиграфических шкал обоснование границ подразделений основано на эволюционных событиях – появление или исчезновение отдельных таксонов, периоды активного развития (пиков высокой продуктивности) тех или иных видов или их разновидностей. Для регионов и отложений, в которых таксономическое разнообразие диатомовых комплексов не так высоко, выявление морфологической изменчивости доминирующих таксонов может быть использовано как для детализации диатомовых шкал, так и для построения палеогеографических моделей развития среды того времени. Знание пределов морфологической вариабельности таксонов в определенные периоды в прошлом, уточнение времени появления или исчезновения тех или иных изменений створок диатомей позволит проследить эволюцию морфологии их панцирей. Это также поможет избежать ошибок при идентификации таксонов, расширить и уточнить их диагнозы. В связи с этим детальное изучение представителей рода *Aulacoseira* из миоцен-плиоценовых отложений

Южного Приморья, в которых установлено их ярко выраженное доминирование, имеет большое значение.

Материалом для настоящего исследования послужили образцы, отобранные из среднемиоценовых отложений Ханкайской депрессии и из плиоценовых отложений разреза в районе с. Тереховка. Изучение створок диатомей осуществлялось с помощью световых микроскопов (СМ) Amplival Carl Zeiss и Axioskop 40 Carl Zeiss и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) Carl Zeiss EVO 40 (ЦКП БПИ ДВО РАН).

В среднемиоценовом комплексе участие представителей рода *Aulacoseira* достигает 95,8% от общего количества створок диатомей. Таксономический состав этого рода представлен: *A. praegr anulata* (Jousé) Sim. var. *praegr anulata* f. *praegr anulata*, *A. praegr anulata* var. *praegr anulata* f. *curvata* (Jousé) Sim., *A. praegr anulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Sim.) Moiss., *A. praegr anulata* var. *praeislandica* f. *curvata* (Jousé) Moiss., *A. praegr anulata* var. *praeangustissima* (Jousé) Moiss. f. *praeangustissima*. Доминантом комплекса является *A. praegr anulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (82,7%). В более молодых, плиоценовых, отложениях также выделен монодоминантный комплекс, в котором участие *A. praegr anulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* достигает 93,2%. Именно этот доминирующий таксон и привлек наше внимание. Было установлено, что створки в изученных среднемиоценовых и в плиоценовых отложениях отличаются большой морфологической вариабельностью диаметра, высоты загиба створок, количества ареол в 10 мкм, которые считаются таксономически важными для видов *Aulacoseira*.

Детальный анализ размерных характеристик створок *Aulacoseira praegr anulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* позволил разделить створки на две группы, отнесенные нами к двум морфотипам: «*praeislandica*» и «*praedistans*». В первую группу были включены створки с относительно небольшим диаметром и высоким загибом и высокими значениями отношения высоты загиба к диаметру. Во вторую – створки с большим диаметром и низким загибом створок и, соответственно, невысокими значениями отношения высоты загиба к диаметру. Полученные данные, по нашему мнению, позволяют рассматривать морфотип «*praedistans*» как самостоятельный таксон в объеме рода *Aulacoseira*, тем более что ранее А.П. Жузе (1952) на основе аналогичных размерных характеристик уже описала вид *Melosira praedistans* Jousé, но позднее он был переописан как *A. praegr anulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* (Диатомовые..., 1992).

Сравнительный анализ размерных характеристик створок из отложений среднего миоцена и плиоцена показал, что среднемиоценовые

створки обоих морфотипов гораздо крупнее, чем плиоценовые. Диаметр створок морфотипа «*praeislandica*» в среднем миоцене изменялся от 4,8 до 20,7 мкм, загиб – от 3,2 до 17,95 мкм; тогда как в плиоцене – от 4,45 до 10,21 мкм и от 7,84 до 12,34 мкм соответственно. Диаметр створок, отнесенных к морфотипу «*praedistans*», из среднемиоценовых отложений изменялся от 13,2 до 27,0 мкм, загиб – от 1,86 до 12,0 мкм, а в плиоцене – от 11,77 до 22,8 мкм и от 3,25 до 8,75 мкм соответственно.

Несмотря на то, что *A. praegranulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* является широко распространенным в неогеновых отложениях разных регионов нашей планеты, провести корректное сравнение с полученными нами данными затруднительно. Не во всех публикациях имеется систематическое описание этого таксона, лишь отмечается его участие в диатомовых комплексах. Размерные характеристики этого таксона из позднемиоценовых отложений оз. Байкал представлены в монографии М.И. Кузьмина с соавторами (2009): диаметр изменяется в диапазоне 5–20 мкм, загиб створки – 3–19 мкм. Створки *A. praegranulata* var. *praeislandica* f. *praeislandica* из позднемиоценовых отложений немного меньше, чем среднемиоценовые обоих морфотипов.

По данным исследователей (Усольцева, 2006) современные виды наследовали от миоценовых предков максимальное количество диагностически важных признаков: *A. islandica* (O.Müll.) Sim. – строение велума, форма двугубых выростов и разделительных шипов, *A. distans* (Ehr.) Sim. – форму и характер расположения двугубых выростов, гранулированную поверхность лицевой части створки. Современный вид *A. islandica* имеет диаметр 3–28 мкм, загиб створки 7–42 мкм (Диатомовые..., 1992). Вместе с тем, выявлены региональные различия этих характеристик, так, в финских озерах у *A. slandica* диаметр 7,2–13,5 мкм, загиб створки 12,6–36,0 мкм (Turkia, 1999), в р. Обь – диаметр 9–20 мкм, загиб створки 12–20 мкм. *A. islandica* также встречается и в современном оз. Ханка с диаметром 7–22 мкм и загибом 8–18 мкм (Усольцева и др., 2006). Диаметр современной *A. distans* изменяется от 4 до 20 мкм, а загиб створок – от 2 до 4,5 мкм (Диатомовые..., 1992).

В ходе исследования для морфотипа «*praeislandica*», являющегося возможным предшественником *A. islandica*, выявлена тенденция уменьшения размеров створок от среднего миоцена к плиоцену, и затем увеличение их к настоящему времени до размеров больших, чем в среднем миоцене. Вместе с тем, именно для миоценовых отложений установлены минимальные показатели высоты загиба створок. Можно предположить, что при благоприятных условиях увеличение вегетативного периода позволяло диатомеям делиться большее количество

раз, что и приводило к уменьшению размеров створок. Учитывая тот факт, что в современных озерах холодноводная планктонная *A. islandica* широко распространена в водах с температурным оптимумом 5 до 10°C (Трифонова и др., 2008), скорее всего, и древние представители предпочитали прохладные условия. У диатомей, отнесенных к морфотипу «*distans*», предположительно являющихся предками *A. distans*, отмечена отчетливая тенденция уменьшения створок со среднего миоцена к настоящему времени. Современная холодолюбивая *A. distans* предпочитает небольшие и неглубокие озера, часто встречается в бентосе.

Таким образом, эволюция представителей рода *Aulacoseira* в древних озерах Южного Приморья на протяжении миоцена и плиоцена была обусловлена изменениями условий обитания диатомей. Миоцен был охарактеризован чередованием кратковременных эпизодов похолоданий и потеплений и явился переломным рубежом, с которого началось формирование современной климатической системы Земли. И диатомовые водоросли, как один из компонентов экосистем, всецело участвовали в этих процессах. Похоже, что основной реакцией таксонов на изменения экологических условий являлось, прежде всего, изменение размерных характеристик створок. В последующем отбор по фенотипу способствовал формированию современного облика таксонов.

### Литература

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 2 / Под ред. З.И. Глезер, И.В. Макаровой, А.И. Моисеевой, В.А. Николаева. СПб., 1992. 125 с.

Жузе А.П. К истории диатомовой флоры озера Ханка // Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР. М., 1952. С. 226–252. (Тр. Ин-та географии АН СССР. Т. 6. Вып. 56).

Кузьмин М.И., Хурсевич Г.К., Прокопенко А.А. и др. Центрические диатомовые водоросли позднего кайнозоя озера Байкал: морфология, систематика, стратиграфическое распространение, этапность развития (по материалам глубоководного бурения). Новосибирск, 2009. 374 с.

Трифонова И.С., Афанасьева А.Л., Бульон В.В. и др. Многолетние изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуаций и эвтрофирования. СПб., 2008. 246 с.

Усольцева М.В. Исследование внутривидовой variability некоторых видов рода *Aulacoseira* Thwaites из различных мест обитания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. 16 с.

Усольцева М.В., Лихошвай Е.В. Изучение типового материала диатомовых водорослей рода *Aulacoseira* из миоценовых отложений озера пра-Ханка с помощью сканирующей электронной микроскопии // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М., 2005. С. 181–186.

Усо́льцева М.В., Лихошва́й Е.В. Тонкое строение панцирей видов рода *Aulacoseira* Thwaites (Bacillariophyta) из реки Обь // Альгология. 2007. Т. 17. № 2. С. 139–147.

Усо́льцева М.В., Никулина Т.В., Юрьев Д.Н., Лихошва́й Е.В. К изучению развития и морфологических особенностей *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Simonsen (Bacillariophyta) // Альгология. 2006. Т. 16. № 2. С. 145–155.

Usoltseva M., Likhacheva O., Dubrovina Y. et al. Valve ultrastructure of dominant species (Bacillariophyta) from Middle Miocene Novokachalinskaya suite (Primorye) // Abstracts of the 5th Central European Diatom Meeting (Szczecin, Poland, 24–27 March 2011). 2011. P. 57.

Turkia J., Lepisto L. Size variations of planktonic *Aulacoseira* Thwaites (Diatomae) in water and in sediment from Finnish lakes of varying trophic state // Journ. Plankton Res. 1999. Vol. 21. N. 4. P. 757–770.

**Морфологические особенности полиморфизма  
аномальных цветков в комплексе *Alchemilla vulgaris*  
(Rosaceae)**

Е.А. Андреева, А.А. Нотов  
Тверской государственный университет, Тверь  
el-an72@yandex.ru

**Morphological aspects of diversity of anomalous flowers in  
*Alchemilla vulgaris* complex (Rosaceae)**

E.A. Andreeva, A.A. Notov

Растения с регулярным апомиксисом характеризуются значительным структурным полиморфизмом генеративной сферы. В разных группах отмечены высокие частоты встречаемости аномальных цветков (Хохлов и др., 1978; Куприянов, 1989). Удобным модельным объектом для выявления закономерностей изменчивости генеративной сферы при регулярном апомиксисе является комплекс *Alchemilla vulgaris* L. s.l. Виды этого комплекса имеют сложноразветвленные тирсы с большим числом порядков ветвления. В цимеоидных группах оси отличаются по характеру ветвления, размерам, степени компактности. В каждом порядке ветвления под терминальным цветком образуются две веточки, одна из которых является компактным монохазием, а другая, более крупная, ветвится по принципу дихазия (Нотов, Глазунова, 1994; Нотов, Андреева, 2007). Специфическая, достаточно определенная, по сравнению с другими розоцветными, структура цветка повышает актуальность специального изучения изменчивости.

Топографические и морфологические аспекты полиморфизма аномальных цветков представителей комплекса *A. vulgaris* изучены на материале по *A. monticola* Opiz и *A. micans* Buser, собранном в 1998, 1999, 2008 и 2009 гг. в Калининском районе Тверской области в условиях отсутствия химического и радиационного загрязнения. Варианты цветков нетипичного строения объединены в 6 групп, характеризующихся изменением числа (N), структуры (S), положения (T) элементов, отношений между элементами (срастания) (F), появлением новой структуры. Выявлены также разные комбинации отмеченных выше типов изменений (Нотов, Андреева, 2007).

Средняя частота встречаемости аномальных цветков у *A. monticola* 26,3%. Частоты встречаемости в разные годы, различающиеся по погодным условиям, сопоставимы (Нотов, Андреева, 2007). Наиболее распространены аномальные цветки с измененным числом, структурой элементов и варианты, в которых изменение числа элементов сопря-

жено с преобразованием их структуры (NS). Отмечена значительная стабильность положения и отношения элементов цветка. Изменения этих признаков выявлены только в сочетании с другими отклонениями. Во всех группах аномальных цветков преобладают варианты с нарушенной симметрией. В группе с измененной структурой и числом элементов, при сложных комбинированных аномалиях (NF, ST, SF, NSF, NTS, NTF) выявлены только асимметричные цветки. Наиболее лабильно строение подчашия, чашечка характеризуется средним уровнем изменчивости. Строение андроеца и гинецея более стабильно по сравнению с околоцветником.

Выяснен характер распределения основных групп аномалий на разных порядках ветвления цветоноса *A. monticola*. Частоты встречаемости варьируют от 5,0 до 16,8% (для группы N), от 3,4 до 12,2% (для группы S) и от 2,5 до 7,1% (для группы NS). Максимальная частота для этих групп и аномальных цветков в целом зарегистрирована на 8–9-м порядках ветвления.

Сложные комбинированные варианты чаще приурочены к низким порядкам ветвления. Аномалии, сочетающие разные типы изменений, отмечены только на 3–4-м порядках. Наиболее сложные варианты с глубоким изменением структуры цветка приурочены к 1–2-му порядкам ветвления (Нотов, Глазунова, 1994; Нотов, Андреева, 2007), что позволяет предполагать особый морфогенетический статус этой части цветоноса. На данном уровне более вероятно нарушение типичных гормональных градиентов, играющих существенную роль в дифференциации разных типов побегов у моноподиально-розеточных растений. Большие частоты встречаемости аномалий на высоких порядках ветвления связаны с увеличением доли трехчленных цветков и более частым изменением структуры элементов у четырехчленных цветков на этом уровне.

Изучена топография аномальных цветков с увеличенным и уменьшенным числом элементов. Отмечено отсутствие двух- и трехчленных цветков на 1-м порядке ветвления и низкая частота встречаемости на 2–3-м порядках. Наблюдается увеличение частоты встречаемости двух- и трехчленных цветков на высоких порядках ветвления. Максимальные частоты зарегистрированы на 11–12-м порядках. Пятичленные цветки чаще всего встречаются на 1-м порядке ветвления. На более высоких порядках частота уменьшается. Шести- и семичленные цветки выявлены только на 1–2-м порядках. Отмеченный характер распределения, по-видимому, обусловлен постепенным уменьшением морфогенетической активности и размеров флоральных апексов на более высоких порядках ветвления.



Обнаружено увеличение доли наиболее распространенных у *A. monticola* вариантов аномалий в пределах монохазиев. Разница в частоте встречаемости во многом связана с увеличением числа трехчленных цветков на высоких порядках ветвления. Такие цветки отмечены исключительно на монохазимальных веточках. Сложные комбинированные аномалии, появляющиеся в результате сопряженного изменения числа, структуры, положения элементов и их срастания обнаружены только в составе дихазия, что обусловлено приуроченностью сложных аномалий к 1–3-му порядкам ветвления. Эти порядки входят в состав исключительно дихазимальных элементов соцветия. Различия в частотах встречаемости цветков с разным строением околоцветника связаны с разной долей участия осей определенных порядков в дихазимальных и монохазимальных элементах цветоноса.

Частота встречаемости аномальных цветков у *A. micans* существенно ниже, чем у *A. monticola* (средняя частота 0,9%). Она также не зависит от погодных условий. Выявлено аналогичное распределение вариантов по группам. В большинстве случаев происходит нарушение симметрии цветка. Обнаружен сходный с *A. monticola* характер распределения разных типов аномалий на цветоносах.

Таким образом, у видов комплекса *A. vulgaris* преобладают аномальные цветки с измененным числом и нетипичной структурой элементов, наиболее лабильно строение подчашья, структура андроеца и гинецея более стабильна. Цветки с увеличенным числом элементов приурочены к более низким порядкам ветвления, а доля цветков с сокращенным числом элементов возрастает по мере увеличения порядка ветвления.

### Литература

Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов: Изд. Саратов. гос. ун-та, 1989. 160 с.

Нотов А.А., Андреева Е.А. Особенности расположения аномальных цветков на цветоносах *Alchemilla monticola* Oriz // Вестн. ТвГУ. Сер. биология и экология. 2007. Вып. 6, № 22 (50). С. 205–216.

Нотов А.А., Глазунова К.П. Опыт разработки классификации аномальных вариантов цветка и цветоноса среднерусских манжеток // Флора и растительность Тверской области: Сб. науч. тр. Тверь: Изд. ТвГУ, 1994. С. 45–63.

Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.П. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд. Саратов. ун-та, 1978. 224 с.

## Новый род диатомовых водорослей из Индонезии

С.А. Андреева<sup>1</sup>, Е.И. Мальцев<sup>1</sup>, Ю.А. Подунай<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок,  
Некоузский р-н, Ярославская обл.

*tiara93@mail.ru*

<sup>2</sup> Карадагская научная станция им. Т.И.Вяземского – природный заповедник РАН, пгт. Курортное, г. Феодосия, Республика Крым

### A new diatom genus from Indonesia

S.A. Andreeva, E.I. Maltsev, Yu.A. Podunai

Из бентосных проб, полученных в 2014 году из юго-восточной части острова Сулавеси (Индонезия), был выделен в культуру штамм диатомовой водоросли, морфологически схожий с представителями родов *Pinnularia* Ehrenberg и *Caloneis* Cleve. Выделенный штамм имеет альвеолярные штрихи, также характерные для выше обозначенных родов. Однако морфологически штрихи отличаются. У представителей нового штамма штрихи являются узкими, двурядными и состоят из круглых ареол с внешней стороны, покрытых мелко-перфорированным гименом; с внутренней стороны створки отверстия альвеол являются полностью открытыми, а сами альвеолы являются слабо выраженными. У представителей родов *Pinnularia* и *Caloneis* штрихи являются широкими, многорядными, а альвеолы ярко выраженными.

Филогенетическое дерево, построенное на основе генетических маркеров *rbcL* и V4 18S рРНК с использованием известных представителей родов *Pinnularia* и *Caloneis* и нового штамма, показало, что этот штамм является близким комплексу видов *Pinnularia/Caloneis*, однако достоверно формирует отдельную кладу.

Таким образом, на основе морфологических и молекулярно-генетических данных мы предлагаем описать этот штамм как новый род *Metzeltinia* Andreeva, Kulikovskiy, Maltsev, Podunai gen. nov. в честь известного немецкого диатомолога и систематика Дитмара Мэтцелтина (Ditmar Metzeltin). В качестве типового предлагается вид *Metzeltinia indonesica* Andreeva, Kulikovskiy, Maltsev, Podunai sp. nov.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ 14-14-00555.

# Сравнение морфологии листьев розоцветных в современной и ископаемых флорах кайнозоя Евразии

М.А. Ахметьев

Геологический институт РАН и Московский государственный  
университет имени М.В. Ломоносова, Москва  
akhmetiev@ginras.ru

## Leaf morphology of Rosaceae in extant and fossil Cenozoic floras of Eurasia

M.A. Akhmetiev

Семейство розоцветные широко представлено в современной вне-тропической флоре Северного полушария, особенно на востоке Евразии. Разнообразие родовой и видовой представительности семейства оценивается неоднозначно, но, по-видимому, наиболее вероятное количество родов превышает 100, а видов – не менее 2000. Как и ныне, розоцветные в геологической истории никогда не доминировали в растительном покрове, так как не были лесообразователями. В коллекциях ископаемых мегафоссилий кайнозоя они встречаются редко. Занимают они скромное место и в палинокомплексах из-за быстрого разрушения в осадках пыльцевых оболочек. До сих пор не описывались петрифицированные остатки древесин розоцветных, а результаты карпологических исследований страдают неполнотой, так как остатки репродуктивных органов большинства представителей семейства редко сохраняются. Таким образом, палеоботанические заключения о присутствии в ископаемых комплексах розоцветных основаны обычно на остатках листьев.

Проблемы систематики и эволюционной морфологии отдельных таксонов растений с интеграцией ископаемых в филогенетическую систему, принятую в палеоботанике, невозможно решить без тщательного сравнительного морфологического анализа ископаемых растений и их рецентных аналогов. Попытка такого анализа осуществлена путем сравнения рецентных и ископаемых листьев *Dryas octopetala* L. Это растение играло большую роль в растительном покрове позднего неогена и антропогена высоких широт Северного полушария. Его находки известны из разновозрастных гляциальных отложений, отражающих последовательность четвертичных оледенений. Автор имел возможность наблюдать распространение *Dryas* в гольцовых сообществах Нижнего Приамурья, Северного Сихотэ-Алиня и Сахалина, где это растение успешно расселилось на базальтовых плато и пенебленах. Более детальные полевые наблюдения в одних и тех же точках не

только за рецентными растениями этого рода, но и ископаемыми остатками вместе другими представителями сообществ, в которые входило это растение, удалось сделать во время полевых работ в Исландии (Ахметьев и др., 1978). Как можно судить по литературным источникам, на острове обнаружены самые древние по возрасту из известных остатков этого растения. Они были сделаны на севере Исландии на полуострове Тьеднес в туфогенных прослоях морской песчано-глинистой толщи плиоцена с возрастом около 4 млн. лет, а также в межбазальтовых красноцветных глинах на западе и востоке острова, непосредственно ниже появления в разрезах первых моренных отложений – тиллитов. Возраст покровов базальтов, вмещающих древнейшие тиллиты Исландии, – 3,2 млн. лет. В подобных же межбазальтовых флороносных линзах, но сформировавшихся до появления первых тиллитов в интервале от 4,2 до 4,0 млн лет, были найдены сопутствующие дриаде многочисленные остатки мелких листьев и плодоношений полярной ивы и карликовой березы, но листья самой дриады совместно с ними на этом возрастном уровне еще не были встречены.

Остатки ископаемых *Dryas* в разрезах Исландии представлены фрагментами ветвящихся стеблей и корневищ, а также изолированных листьев, от эллиптических до яйцевидных, размером от 1 до 5 (реже 7 см) длиной и от 1 до 4 см шириной. Края листьев городчато-зубчатые, пильчато-зубчатые или надрезанно-зубчатые. Следы опушения пластинок листа проявлены слабо и ограничены только узкой зоной, примыкающей к главной жилке листа. Это, вероятно, связано с более теплыми зимними температурами в позднем кайнозое, по сравнению с регионами внутриконтинентальной Евразии. Рецентные листья *Dryas* в тех же точках наблюдений не имеют принципиальных морфологических отличий. Они уступают иногда только в размерах и характеризуются несколько большей степенью опушения. Слабо выраженный покров волосков распространяется на всю поверхность листьев. Отмеченные признаки сходства и отличий с рецентными листьями в такой же степени выражены при сравнении ископаемых форм из туфогенно-осадочных линз с возрастом 4 млн. лет и из более молодых – позднеплиоценовых и плейстоценовых. Все это позволяет говорить об отсутствии признаков морфологических изменений листьев *Dryas* с момента заселения им острова.

Давно замечено, что розоцветные, за исключением *Dryas*, как и в современной флоре, всегда играли роль ингредиентов. Во многих местонахождениях неогеновых флор встречены единичные отпечатки различных родов этого семейства, причем палеоботаники всегда отмечали удивительное морфологическое сходство ископаемых листьев

розоцветных с их современными аналогами независимо от родовой принадлежности. В разрезах миоцена и плиоцена там, где сборы листовых остатков розоцветных дублировались, обращалось внимание на случаи повторения в разновозрастных слоях находок одних и тех же видов растений этого семейства, родственных рецентным. О признаках консерватизма в морфологии листьев розоцветных палеоботанические свидетельства касаются представителей целого ряда родов, игравших существенную роль в прошлом, причем, как и в современном растительном покрове, не являвшихся лесообразователями (*Amelanchier*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Pyrus*, *Rosa*, *Sorbus*, *Spiraea* и др.). А.Н. Криштофович (1957) отмечал: «Известны в ископаемом состоянии и некоторые виды, живущие как реликты прошлого до сих пор: *Prunus laurocerasus* из плиоцена Франции, Болгарии и Армении, *P. amygdalus* из миоцена Чехии... В сарматской (частью в мэотической) флоре Причерноморья найден ряд видов, близких современным – *Sorbus praetorminalis*, *S. proteae*, *Crataegus praemonogyna*, *Prunus lacullii* и другие». Находки рецентного вида *Sorbus* указывались из миоцена Армении (Тахтаджян, Гохтуни, 1972). В наиболее богатых, насчитывающих до 100–150 видов, миоценовых флорах Евразии обычно в единичных экземплярах встречается до десятка видов розоцветных. Общее представительство их в коллекциях обычно не более 4–5%, что полностью соответствует участию в рецентных флорах того или иного региона, близкого в климатическом отношении. В Ботчинской флоре Восточного Сихотэ-Алиня (Ахметьев, 1973) насчитывается более ста видов ископаемых растений. Розоцветные представлены родами *Cerasus*, *Pyrus*, *Prunus*, *Sorbus* (два вида), *Spiraea*. Из нескольких тысяч экземпляров представители каждого из этих родов составляют от 0,4 до 2,2% от их общего количества. Близкие данные приведены А.И. Челебаевой (1971) по неогеновым флорам медвежкинской свиты Камчатки, а также А.Н. Криштофовичем и Т.Н. Байковской (1965) по среднемиоценовой флоре Донбасса.

Рассмотренное распространение ископаемых розоцветных позволяет заключить.

1. Розоцветные с момента их появления в растительном покрове олигоцена, как и ныне, никогда не выступали в качестве лесообразователей, составляя от 2 до 5% от общего состава региональных флор, как по количеству таксонов, так и экземпляров в коллекциях.

2. В ископаемом состоянии розоцветные наиболее надежно устанавливаются по листьям. Пыльца их обычно не сохраняется, подвергаясь механическому и химическому разрушению, в петрифицирован-

ных остатках они не известны, палеокарпологами отмечается крайне избирательная сохранность тех или иных представителей семейства.

3. Листья розоцветных, как свидетельствуют остатки *Dryas* в позднем кайнозое Исландии, сохраняют практически все морфотипические признаки, присущие предкам и их рецентным аналогам, позволяя их идентифицировать.

Работа выполнена в рамках программы темы 68 лаборатории палеофлористики ГИН РАН и госзадания МГУ имени М.В.Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

### Литература

*Ахметьев М.А.* Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). М.: Наука, 1973. 125 с. (Труды ГИН АН СССР, вып. 247).

*Ахметьев М.А., Братцева Г.М., Гитерман Р.Е., Голубева Л.В., Моисеева А.И.* Стратиграфия и флора позднего кайнозоя Исландии. М.: Наука, 1978. 188 с. (Труды ГИН АН СССР, вып. 316).

*Криштофович А.Н.* Палеоботаника. ГНТИ, Ленингр. отд-ние. Л., 1957. 650 с.

*Криштофович А.Н., Байковская Т.Н.* Сарматская флора Крынки. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1965. 135 с.

*Тухтаджян А.Л., Гохтуни Н.Г.* Позднесарматские растения из Нахичеванских соленосных отложений // Бот. журн. 1972. Т. 57. С. 247–250.

*Челебаева А.И.* Ископаемая флора залива Корфа и ее значение для стратиграфии неогена Камчатки. Автореферат дис. ... канд. г.-м. наук. М.: ГИН АН СССР, 1971. 28 с.

**Видообразование у печеночников (Hepaticae)  
в зоне контакта циркумбореальной и восточноазиатской  
флор в притихоокеанской Азии**

В.А. Бакалин<sup>1</sup>, А.А. Вильнет<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток  
vabakalin@gmail.com*

<sup>2</sup> *Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН*

**Speciation of liverworts (Hepaticae)  
in a contact zone of circumboreal and East Asian floras  
of Pacific Asia**

V.A. Bakalin, A.A. Vilnet

Определение печеночников на юге российского Дальнего Востока, Корейском полуострове и северо-восточном Китае ранее проводилось либо по европейским и американским сводкам (для циркумполярных видов), либо по обработкам, составленным для островов Японского архипелага. Результатом такого подхода явилось вряд ли основанное на реальных закономерностях размещения печеночников и свойствах гепатикофлоры в зоне контакта и широкого взаимопроникновения циркумбореальной и восточноазиатской флор представление о флоре южной части российского Дальнего Востока, Кореи и северо-восточного Китая как о некоей почти искусственной смеси японских и северных циркумполярных таксонов. Даже северная часть Японии (Хоккайдо), относительно слабо изученная бриологически, не избежала подобного подхода, и все образцы из нее были либо «вмещены» в виды, известные на Хонсю и Кюсю, либо были отнесены к циркумполярным таксонам.

Количество видов, описанных с Хоккайдо, исчисляется единицами, причем ряд из них (и совершенно незаслуженно, как, например, *Solenostoma rishiriense*) были сведены в синонимы с таксонами более южного, японско-китайского распространения. Исследования последних лет неизменно приводят к открытию новых для науки видов печеночников из переходной «бореально-восточноазиатской» флоры и увеличивают ее специфичность. Большая часть новых и вновь восстанавливаемых таксонов относится к семейству Solenostomataceae, что вполне ожидаемо, так как один из двух мировых центров разнообразия семейства расположен в горах неморально-субтропической зоны притихоокеанской и тихоокеанской Восточной Азии. Рассмотрим некоторые примеры.

## Solenostomataceae

*Solenostoma rossicum* Bakalin et Vilnet – вид циркумохотского распространения, приуроченный к местам с нарушенным напочвенным покровом и достигающий наибольшего обилия в вулканогенно трансформированных местообитаниях. Сходен с циркумполярным *Solenostoma sphaerocarpum* (Hook.) Steph., одним из основных отличий от которого является нестабильность распределения полов (против фиксированной обоеполости).

*Solenostoma pseudopyriflorum* Bakalin et Vilnet обладает в целом гемибореальным восточноазиатским ареалом, проникая на запад до южной Якутии, а на востоке встречающийся от Итурупа до центрального Хонсю. Образцы этого вида ранее неизменно трактовались как *S. pyriflorum* Steph., от которого первый отличается обоеполостью, размером и окраской. Обычно встречается на затененных скалах в малонарушенных темнохвойных и смешанных гемибореальных лесах.

*Solenostoma rishiriense* Amakawa приурочен к альпийскому поясу гор северной оконечности Хоккайдо (включая о-в Ришири). Вероятно, близок *S. minutissimum* (Amakawa) Bakalin, Vilnet et Furuki, имеющему гималайско-южнокитайско-южнояпонский горный ареал. Предпочитает вулканогенно трансформированные местообитания.

*Solenostoma (Eucalyx) hokkaidense* (Vana) Vana приурочен к северной оконечности Хоккайдо и южным Курилам. Встречается на скалах в поясе ольхово-каменноберезовых криволесий. Наибольшее морфологическое сходство имеет с *Solenostoma subtilissimum* (Schiffn.) R.M. Schust., известным только по старым материалам из Турецкого Трабзона. Филогенетические взаимоотношения обоих видов неясны. Внутри циркум-пацифической флоры вид родственен северо-циркум-пацифическому *Solenostoma (Eucalyx) obscurum*.

*Plectocolea kurilensis* (Bakalin) Bakalin et Vilnet описан с Итурупа (Bakalin et al., 2009), позднее обнаружен в Приморском крае (где весьма обычен), других островах южной части Курил и всех главных островах Японии. Встречается в гемибореальных лесах на скалах вдоль водотоков. Морфологически и филогенетически близок к *Plectocolea infusca*, обладающему широким восточноазиатским ареалом.

*Plectocolea ovalifolium* (Amakawa) Bakalin et Vilnet – распространен в северной части Японии, на Курилах, Камчатке и Сахалине, встречается на затененных минеральных субстратах в поясе криволесий и горных темнохвойных лесов и на приморских скалах. Не встречается на континенте. Морфологически чрезвычайно сходен с *Solenostoma obscurum* (хотя филогенетически далек), замещающему *Plectocolea ovalifolium* на континенте (и не встречающемуся на островах).



*Metasolenostoma ochotense* (Bakalin et Vilnet) Bakalin et Vilnet встречается на Курильской гряде (наиболее массово на Парамушире), Камчатке и Хоккайдо, изолированно на Сахалине. Приурочен к вулканогенно трансформированным местообитаниям (особенно част на влажных шлаковых полях) или, реже, к местам с нарушенным почвенным покровом в поймах крупных ручьев. Относится к роду, большинство представителей которого встречаются в умеренной Восточной Азии и только один имеет европейско-восточноамериканское распространение. Вид формирует базальную ветвь в кладе рода, а по морфологическим признакам занимает промежуточное положение между *Metasolenostoma* и *Plectocolea*.

*Metasolenostoma orientale* Bakalin et Vilnet – распространен в термальных местообитаниях (берега условно-термальных ручьев прорезанные в траветиновых конусах богатых соединениями мышьяка) и на реликтовых травертинах на Курильских островах, Камчатке и в Британской Колумбии, на юге также достигая северной части Хонсю. Морфологически сходен с монотипным родом *Protosolenostoma*, по видимому, наиболее древним в семействе.

### **Jungermanniaceae**

*Jungermannia konstantinovia* Bakalin et Vilnet известен только из типового местонахождения (известняки на юге Приморского края), где кроме упомянутого вида ряд других таксонов печеночников и мхов известны в отрыве от основной части ареала (Bakalin, Borovichev, 2012). Формирует базальную ветвь в кладе *Jungermannia*, имеет ряд морфологических признаков, характерных для Solenostomataceae.

### **Hygrobiiellaceae**

*Hygrobiiella squamosa* Bakalin et Vilnet и *H. intermedia* Bakalin et Vilnet – виды, по морфологии напоминающие слабо развитые формы *H. laxifolia*, произошедшие, вероятно, в условиях недостаточной влажности на субстратах вулканического происхождения с высокими дренажными способностями (слежавшаяся пирокластическая). Имеют симпатрические ареалы, охватывающие южную половину п-ова Камчатка, Командорские и Курильские острова, а также северную Японию.

### **Lophoziaceae**

Недавно описанный *Schistochilopsis obscura* Bakalin пока известен только на Итурупe (Южные Курилы), характеризуется небольшим количеством масляных телец в клетках листа, стабильным числом лопастей листа (2), что предполагает примитивность этого таксона внутри рода. Встречается по берегу горячего водотока с высоким содержанием соединений серы в воде и испарениях.

*Schistochilopsis pacifica* Bakalin распространен в районах с океаническим или гиперокеаническим климатом в восточной части Камчатки и на Итурупe (учитывая то, что вид был недавно описан новые находки, скорее всего, неизбежны). Приурочен к берегам ручьев в альпийском поясе. Обладает способностью к развитию вторичной пигментации, не свойственной специализированным видам рода и, в данном случае, свидетельствующей о примитивности таксона.

*Lophozia lantratoviae* Bakalin изначально был описан из южной Якутии (Становое нагорье), позднее был найден на Кавказе, в горах Корейского полуострова, северной Японии. Наиболее массово встречается в южной части Приморского края. Повсюду приурочен к каменистым берегам ручьев в гемибореальной зоне (или соответствующем поясе гор). Единственный среди видов *Lophozia* s. str. вид, обладающий бурными выводковыми почками, свойственными большинству наиболее примитивных родов семейства. В остальных признаках, вид сходен с группой *Lophozia silvicola/silvicoloides*.

*Tritomaria koreana* Bakalin, S.S. Choi et B.Y. Sun известен из субальпийского пояса гор массивов Чири (Южная Корея) и южных Японских Альп. Единственный среди видов рода (s. str.), обладающий неокрашенными выводковыми почками.

### **Lepidoziaceae**

*Bazzania manczurica* Bakalin и *B. parabidentula* Bakalin. Родство первого вида неясно (возможно, североамериканская *B. ambigua* (Lindenb.) Trevis), второй напоминает угнетенные формы *B. denudata*, широко распространенного в умеренной Восточной Азии и приокеанических областях Северной Америки. *B. manczurica* встречается на скалах в гемибореальных лесах южного Сихотэ-Алиня (где местами обычна до массовости), на запад проникая (изолированные местонахождения) до Хамар-Дабана в Прибайкалье. Сходным ареалом, однако включающим также Сахалин, Северные Курилы, изолированное местонахождение на Камчатке и северную Японию, обладает *B. parabidentula*, приуроченный к гниющей древесине и крайне редко встречающийся на других субстратах.

Представленный перечень не исчерпывает всех видов, ограниченных или особенно массово встречающихся в зоне контакта циркумбореальной и восточноазиатской флор, также как и не говорит о том, что в ближайшие годы не будет описан еще ряд видов, встречающихся в этой зоне.

В большинстве случаев возникает вопрос, чем являются перечисленные таксоны: недавним образованием от широко распространенного предка, встречающегося в Циркумбореальной или Восточноазиатской

флористической области, или, напротив, малоизмененным потомком предковых форм, приведших к образованию более специализированных бореальных циркумполярных или восточноазиатских видов.

Второе можно относительно уверенно утверждать для *Solenostoma rossicum* («потомок» – *S. sphaerocarpum*), *Schistochilopsis pacifica* (*S. opacifolia*), *Metasolenostoma ochotense* (*M. gracillimum* (Sm.) Vilnet et Bakalin), *Lophozia lantratoviae* (*L. silvicola*/*silvicoloides*). Первое может быть верным для *Plectocolea kurilensis* («новообразование» от *P. infusca*), *Solenostoma pseudopyriflorum* (*S. pyriflorum*), *Hygrobrella squamosa*, *H. intermedia* (*H. laxifolia*). Помимо этого, ряд видов мог произойти в результате дифференциации предкового таксона широко распространенного в арктических сообществах в ходе географической изоляции связанной с миграцией термофильных комплексов на юг (турецкая *Solenostoma subtilissimum* и курильско-японская *S. hokkaidense*). Возможно, происхождение части видов связано с особенностями природной среды части территории притихоокеанской Азии, в частности широким распространением вулканогенно-трансформированных местообитаний (шлаковые поля, выходы термальных вод, туфы и т.п.).

#### Литература

Bakalin V.A., Cherdantseva V.Ya., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Nyushko T.I. Bryophyte flora of the South Kuril Islands (East Asia) // *Arctoa*. 2002. Vol. 18. P. 69–114.

Bakalin V.A., Borovichev E.A. *Lejeunea neelgherriana* Gottsche (Lejeuneaceae, Hepaticae) – An unexpected record of a Tertiary relict in the Russian Far East // *Cryptogamie, Bryologie*. 2014. Vol. 35, N. 4. P. 417–421.

**О систематике и возможных путях  
соматической эволюции бурачниковых (Boraginaceae)  
по данным морфолого-анатомических исследований**

Р.П. Барыкина, В.Ю. Алёнкин

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова*

*Москва*

*boraginaceae@mail.ru*

**Taxonomy and possible ways of somatic evolution  
in Boraginaceae: evidence from morphological  
and anatomical study of the family**

R.P. Barykina, V.Yu. Alyonkin

Интерес к эволюционно-морфологическим исследованиям бурачниковых на кафедре высших растений возник под непосредственным влиянием Вадима Николаевича Тихомирова, за что мы искренне ему признательны.

Систематика и филогения крупного семейства Boraginaceae, широко распространенного по земному шару, как в нетропических, так и в тропических странах, несмотря на повышенный интерес специалистов разного профиля, до сих пор вызывают дискуссии. Они в известной мере связаны, как отмечал А.Л. Тахтаджян (1966), с недостаточной изученностью большинства представителей в биоморфологическом отношении.

Определенный интерес представляют эретиевые, таксономический ранг которых истолковывался по-разному. Большинство авторов (Brand, 1931; Lowrence, 1937; Johnson, 1952; Тахтаджян, 1966; Takh-tajan, 2009 и др.) рассматривают эретиевые в качестве одного из 5 тесно связанных между собой подсемейств (Ehretioideae) семейства Boraginaceae. Но есть сторонники возведения эретиевых в самостоятельное семейство Ehretiaceae; в их числе М.Г. Попов (1953, 1958); Н. Hutchinson (1959); Д.Н. Доброчаева (1981). В составе эретиевых преобладают древесные жизненные формы, но имеются и травянистые (род *Coldenia* s. l.).

Проведенный сравнительный морфолого-анатомический анализ вегетативных органов некоторых представителей двух подсемейств: Ehretioideae и Boraginoideae с использованием оригинальных и литературных данных показал наличие у них многих структурных признаков, свойственных семейству Boraginaceae в целом и тем самым подтверждающих их генетическую близость (Барыкина, 2010, 2012). Несомненное морфологическое сходство эретиевых с другими бурачничико-

выми, которое часто проявляется уже на ранних стадиях онтогенеза, позволяет рассматривать их в ранге подсемейства Ehretioideae семейства Boraginaceae, что согласуется с результатами молекулярных исследований (Gottschling, Hilger, 2001; Stevens, 2012). Вместе с тем на основании молекулярно-филогенетических данных был сделан вывод об исключении *Coldenia procumbens* L. из эретиевых и о сестринском отношении вида с подсемейством Cordioideae. Естественно возникает вопрос, насколько велико биоморфологическое отличие *C. procumbens* от других видов рода, который на протяжении продолжительного времени, а в отечественной литературе и по сей день, понимался в широком смысле. А.Т. Richardson (1977) по совокупности таких признаков как область распространения, характер жизненной формы растения, строение пластинки листа и цветка в пределах *Coldenia* s. l. выделяет 2 самостоятельных рода: монотипный *Coldenia* L. из Южной Азии и *Tiquilia* Pers., включающий 27 видов, произрастающих в тропических областях Нового Света.

Выполненное нами сравнительное микроскопическое исследование вегетативных органов *Coldenia procumbens* L. и 3-х представителей рода *Tiquilia* (однолетних *T. palmeri* (A. Gray) A.T. Richardson, *T. nuttallii* (Hook.) A.T. Richardson и кустарника *T. canescens* (DC.) A.T. Richardson) выявило в их структуре листа, стебля и корня ряд общих анатомических признаков, одновременно присущих и другим эретиевым. Установленные видовые различия коррелируют с условиями местообитания, жизненной формой растений и систематическим положением. *C. procumbens*, произрастающая преимущественно по берегам рек, может быть отнесена к экологической группе однолетних световых гигромезофитов; травянистые и кустарниковые представители рода *Tiquilia* засушливых областей Нового Света являются типичными ксерофитами пустыни. Результаты сравнительного микроскопического анализа совпадают с молекулярными данными по Boraginaceae, в частности, М.Д. Moore, R.K. Jansen (2006), в соответствии с которыми однолетняя *C. procumbens* располагается обособленно, сохраняя принадлежность к монотипному роду *Coldenia*, а виды, относящиеся к роду *Tiquilia*, входят в состав двух разных подродов: *Eddyia* (кустарник *T. canescens*) и *Tiquilia* (однолетние *T. nuttallii* и *T. palmeri*).

Особого внимания заслуживает весьма характерное для обоих однолетних *Tiquilia* замещение в нижних участках стебля главного побега эпидермы вторичной покровной тканью – пробкой. Если у *T. canescens*, имеющего жизненную форму кустарничка или низкорослого кустарника, вторичное утолщение стелы стебля сопровождается образованием толстой феллоидной пробки на протяжении всего го-

дичного прироста, то у травянистых представителей рода формирование пробки ограничено исключительно несколькими (2–3) базальными метамерами, а пробка малослойная, с тонкими суберинизированными оболочками. Присутствие пробки у однолетнего *C. procumbens* отмечено не было. Наличие пробки у однолетних *Tiquilia* можно расценивать или как подготовку растения к более продолжительному циклу развития (согласно Richardson, 1977, в природе они часто являются травянистыми поликарпиками), или, скорее всего, как случай ретенции – удержания признаков предковых древесных форм у основания побега. Черты эволюционной тенденции к переходу от древесной организации к травянистой присущи не только Ehretioideae. Редукционная линия соматической эволюции наглядно проявляется и в более подвинутом подсемействе Boraginoideae, в котором преобладают травы, реже встречаются полукустарники и кустарники (тропики, субтропики). Эволюционная трансформация биоморф в семействе Boraginaceae достигла уровня однолетних трав. Число однолетников невелико. Они принадлежат к разным родам и секциям и, видимо, сформировались в них независимо. Преимущественно это длительно вегетирующие стержнекорневые и стержнекистекорневые терофиты, реже эфемеры. Исходными для них в конкретных таксонах могли быть как непосредственно анцестральные многолетние формы (род *Tiquilia* подсемейства Ehretioideae), так и эволюционно подвинутые малолетники (многие представители подсемейства Boraginoideae). Последним присуща высокая степень фенотипической изменчивости, которая обусловлена не только фитоценоотическими и экологическими причинами, но и биологическими особенностями, в том числе широко распространенной гетерозремокарпией (Алёнкин, Барыкина, 2014). Структурная и физиологическая неоднородность зремов ценобия даёт возможность приспособления к более широкому комплексу условий, обеспечивает наиболее эффективное расселение во времени и в пространстве. С гетерозремокарпией сопряжены развитие озимых и яровых форм, морфологическая и анатомическая структура их монокарпических побегов и др. Яровые формы наиболее подвинуты по пути соматической редукции.

В связи с вопросом становления однолетников в подсемействе Boraginoideae определенный интерес представляет секция *Lappula* рода *Lappula* Gilib., в пределах её наряду с травянистыми поликарпиками имеются типичные двулетники, а также двулетние гемикриптофиты с лабильным жизненным циклом. В последнем случае одни и те же виды (например, *Lappula squarrosa* Retz.) способны развиваться то как типичные двулетние монокрапики, то как однолетники (Барыкина,

Алёнкин, 1999, 2002). Двулетники с лабильной продолжительностью жизненного цикла при сохранении одного и того же типа организации побега (обычно полурозеточного), но с более быстрой сменой поколений, можно рассматривать как связующее звено между типичными двулетниками и длительно вегетирующими озимыми однолетниками; завершают этот морфогенетический ряд адаптивной специализации яровые формы. В секции *Lappula* редуциционная эволюция еще не достигла уровня эфемеров. Они хорошо представлены в близкородственной секции *Sclerocaryum* DC., которая объединяет произрастающие в пустынях и полупустынях Кавказа, Западной Сибири и Средней Азии однолетники, жизненный цикл которых завершается в течение 3–4 недель (Попов, 1953).

Не исключены и другие пути эволюционной трансформации жизненных форм бурачниковых, которые, возможно, проявятся при дальнейшем биоморфологическом анализе большего числа представителей.

Работа выполнена в рамках госзадания МГУ имени М.В. Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

### Литература

Алёнкин В.Ю., Барыкина Р.П. К вопросу гетерозреомкарпии у бурачниковых // Мемориальный каденский сборник / Под ред. Л.И. Лотовой и А.К. Тимониной. М., 2014. С. 41–47.

Барыкина Р.П. Таксономическое положение эретиевых (Boraginaceae) в свете данных по морфологии и биологии их представителей // XII Московское совещ. по филогении растений: Материалы. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2010. С. 217–220.

Барыкина Р.П. Некоторые биоморфологические и анатомические признаки *Ehretia acuminata* и *E. corylifolia* (Boraginaceae) // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 7. С. 872–883.

Барыкина Р.П., Алёнкин В.Ю. Морфолого-биологические аспекты становления однолетников в семействе Boraginaceae Juss. // X Московское совещ. по филогении растений: Материалы. М.: Изд. МОИП. 1999. С. 17–19.

Барыкина Р.П., Алёнкин В.Ю. Жизненные формы некоторых малолетников семейства Boraginaceae Juss. и возможные пути их структурной эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 3. С. 57–63.

Доброчаева Д.Н. Сем. Boraginaceae Juss. – Бурачниковые // Флора Европ. части СССР. М.: Наука, 1981. Т. 5. С. 113–179.

Попов М.Г. Сем. 38. Boraginaceae G. Don. // Флора СССР. Т. 19. М.; Л., 1953. С. 97–718.

Попов М.Г. Опыт восстановления филогенетической истории семейства бурачниковых (Boraginaceae s.s.) на основе теоретических построений / Избр. тр. Киев: Наук. Думка, 1983. Ч. 2. С. 361–447.

*Taxtadžjan A.L.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука. 1966. 611 с.

*Brand A.* Boraginaceae – Boraginoideae – Cryptanthae // A. Engler. Das Pflanzenreich. 1931. Bd. 97. S. 1–126.

*Gottschling M., Hilger H.H.* Phylogenetic analysis and character evolution of *Ehretia* and *Bourreria* (Ehretiaceae, Boraginales) based on ITS1 sequences // Bot. Jahrb. Syst. 2001. Vol. 123. S. 249–268.

*Hutchinson J.* The families of flowering plants. Ed. 2. Oxford, 1959. Vol. 1. 243 p.

*Johnson I.M.* Studies in the Boraginaceae, XXIII // J. Arnold Arbor. 1952. Vol. 23, N 4. P. 299–366.

*Lowrence J.R.* A correlation of the taxonomy and the floral anatomy of certain of the Boraginaceae // Amer. J. Bot. 1937. Vol. 24, N. 7. P. 433–444.

*Moore M.J., Jansen R.K.* Molecular evidence of the age, origin, and evolutionary history of the American desert plant genus *Tiquilia* (Boraginaceae) // Mol. Phyl. Evol. 2006. Vol. 39. P. 668–687.

*Richardson A.T.* Monograph of the genus *Tiquilia* (*Coldenia*, sensu lato), Boraginaceae: Ehretioideae. Rhodora. 1977. Vol. 79, № 820. P. 467–572.

*Stevens P.F.* Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]. URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>

*Takhtajan A.* Flowering plants. Ed. 2. N.Y.: Springer, 2009. 871 p.



**Root structure and anatomy of *Austrobaileya scandens* (Austrobaileyaceae) and its implications for the evolution of roots in flowering plants**

J.B. Bachelier<sup>1,2</sup>, I. Razik<sup>2</sup>, J.L. Seago, Jr.<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> *Institute für Biologie – Structural and Functional Diversity of Plants AG – Freie Universität Berlin, Altensteinstrasse 6, D-14195 Berlin, Germany.*

<sup>2</sup> *Department of Biological Sciences of State University of New York (SUNY) at Oswego, 30 Centennial Drive, NY 13126, USA.*

<sup>3</sup> *Seago Botanical Consulting, PO Box 316, Minetto, NY 13115, USA.*

**Морфолого-анатомическое строение корня *Austrobaileya scandens* (Austrobaileyaceae) и его значение для понимания эволюции корней цветковых растений**

Ж.Б. Башелье, И. Разик, Дж.Л. Сиго мл.

After the discovery in 1998 that *Amborella*, Nymphaeales, and Austrobaileyales (ANA grade) are the earliest diverging lineages of extant flowering plants, morphologists and anatomists around the world have focused on re-evaluating the development of their vegetative and reproductive structures. Aiming at reconstructing the common ancestor of all flowering plants, their studies have greatly contributed in a bit less than two decades to improve our understanding of the origin and rapid diversification of the largest group of land plants, and in some cases, like in embryology, to completely overturn century-old dogmas. However, these studies also revealed that members of these three lineages are far more diverse than what had been anticipated, and the reconstructions of the ancestral states of many of their vegetative and reproductive structures remain ambiguous.

For instance, a review on angiosperm root evolution recently revealed that the root apical meristems (RAM) and tissues of some woody early-diverging and basal extant lineages of flowering plants share many features with gymnospermous seed plants. However, these similarities are not as marked in the earliest diverging lineages of the ANA grade as they are in the more derived Magnoliids. In addition, the RAMs of the woody lineages, *Amborella* and Austrobaileyales, do share some features with other basal or more derived lineages, whereas those of the aquatic and woodless Nymphaeales are very distinct if not unique. Unfortunately, still little is known on the root morphology and anatomy in Austrobaileyales, and information on their development is limited to the RAMs of *Illicium* and *Schisandra*. In this study, we thus decided to use a combination of microtome sections and bright field, confocal, and scanning electron

microscopy to examine roots of *Austrobaileya scandens*, a monotypic genus of woody lianas which is sister to all other members of the order.

Our results confirmed previous observations from Carlquist (2001) that old roots with secondary growth contain fibers and rays and old cortex, both with starch. They also revealed for the first time that the structure of the young roots of *A. scandens* is relatively simple with a root apical meristem comprised of common initials, and an epidermis totally devoid of root hairs. In addition, the stele of *A. scandens* is typically diarch (rarely triarch) with two (or three) poles of protoxylem and protophloem, each with multiple elements, and it develops a central plate of metaxylem; the pericycle usually becomes multiseriate. The stele is surrounded by a cortex differentiated into a uniseriate endodermis, a middle region sometimes packed with starch grains and colonized by arbuscular mycorrhizal fungi, and a multiseriate exodermis. Both the endodermis and exodermis have Casparian bands and suberin lamellae, although suberin lamellae develop later in the endodermis than in the exodermis. The exodermis also shows some radial patterning, which is to be expected since it is multiseriate, but like other roots with an open apical meristem and common initials, there is a typical lack of radial organization in the cortex and outer stele and between the epidermis and exodermis.

In conclusion, the structure of the RAM and tissues of *A. scandens* is thus most similar to those described previously in *Amborella* and *Illicium* and suggests that the first woody flowering plants likely had an open meristem with common initials. However, the significance of the presence of common initials in RAM of woody early-diverging and basal lineages of flowering plants and in Gymnosperms remains unclear.

### Reference

Carlquist S. Observations on the vegetative anatomy of *Austrobaileya*: habit, organographic and phylogenetic conclusions // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 135. P. 1–11.

**A revision of rigid-leaved water crowfoots  
of *Ranunculus circinatus* group (*Batrachium*, *Ranunculaceae*)**

A.A. Bobrov<sup>1</sup>, S.Yu. Maltseva<sup>1</sup>, E.A. Movergoz<sup>1</sup>, G. Wiegleb<sup>2</sup>,  
J. Zalewska-Gałosz<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok,  
lsd@ibiw.yaroslavl.ru*

<sup>2</sup> *Department of Ecology, Brandenburg University of Technology, Cottbus,  
Germany*

<sup>3</sup> *Institute of Botany, Jagiellonian University, Kraków, Poland*

**Ревизия жестколистных водяных лютиков из группы  
*Ranunculus circinatus* (*Batrachium*, *Ranunculaceae*)**

А.А. Бобров, С.Ю. Мальцева, Е.А. Мовергоз, Г. Виглеб,  
Й. Залевска-Галош

Water crowfoots (*Ranunculus* L. section *Batrachium* DC., *Ranunculaceae* Juss.) taxonomically is one of the most complex group within aquatic plants. Species delimitations, their distribution and other information are based still on the worldwide monograph of *Batrachium* (Cook, 1966). Modern comparative molecular genetic studies (e.g. Lansdown, 2007; Koga et al., 2008; Telford et al., 2011; Lumbreras et al., 2014; Bobrov et al., 2015; Zalewska-Gałosz et al., 2015) revealed both differentiation between species and widespread reticulate evolution. Within morphologically defined species (e.g. Rott et al., 2006; Wang et al., 2010; Bradley et al., 2013; Chen et al., 2014; Bobrov et al., 2015; Coppi et al., 2015; Lambertini et al., 2017) strong genetic differentiation was found, which may be either caused by hybridization or by insufficient circumscription of the species studied. In the result the number of species increased to 30 in comparison with 20 recognized by Cook (1966).

One of the regarded well-defined species was *R. circinatus* Sibth., and homophyllous rigid-leaved plants were treated mostly as this species. Special morphological studies (morphometrical and biomorphological) and molecular genetic analysis (direct sequencing of ITS region of nrDNA, petL-psbE and rpl32-trnL regions of cpDNA) revealed that rigid-leaved *Batrachium* consist of 4 species: *R. circinatus*, *R. subrigidus* W.B. Drew, *R. codyanus* B. Boivin, *R. longirostris* Godr. According to morphology and distribution, *R. sphaerospermus* Boiss. et Blanche also can be related to this group. But this idea needs further molecular genetic clarification.

Generally, the group is characterized by only capillary leaves divergent, rigid or subrigid, circular with segments lying in one plane or suborbicular

with segments lying in several planes, short, 3–5 times shorter than adjacent internode, and relatively large flowers. All species are diploids,  $2n = 16$ .

1. *R. circinatus* is only one to have rigid capillary leaves of circular shape with segments lying in one plane combined with medium-sized petals with lunate nectar pits. It occurs in most parts of meridional and boreal Europe eastwards to the Ural Mountains and north-west Kazakhstan. It also occurs in the meridional regions of North Africa and West Asia. The species does not occur in North America, despite of repeated records. All *R. circinatus*-like plants of North America belong either to *R. longirostris* or *R. subrigidus*. *R. circinatus* is found in a variety of water bodies from ditches to deep lakes. It is not endangered.

2. *R. subrigidus* was long time merged in *R. circinatus*, in spite of having good characters, i.e. 5 (7) petals, pyriform nectar pits, hairy leaves, stipules and upper part of stems, more soft and sparse leaves. Interestingly, molecular genetic analysis shows high similarity of *R. subrigidus* and *R. circinatus*. Evidently, they represent an allopatric pair of species which is not enough divergent genetically, but much more morphologically. *R. subrigidus* differs from *R. longirostris* by the larger and wider petals, which have distinct yellow claw, and the pyriform nectaries. The style of the carpel is less pronounced and sometimes subterminal. In Central Asia, *R. subrigidus* is very similar to *R. sphaerospermus*, both have large flowers with pyriform nectar pits and similar general appearance, frequently they can be distinguished only by size and number of fruits, the latter has numerous small fruits. In North America, the species is distributed along east coast from New England in USA to Ontario and Newfoundland in Canada, the Mississippi valley and the Great Lakes region, the western coast of North America and the Rocky Mountains from Mexico to Alaska. In Asia, the species occurs in North East and Central Asia (Siberia, Russian Far East, Mongolia, China). In Europe, it is only known from the most north-east area (Polar Ural). The species mostly shows a continental temperate character of distribution. It occupies mostly inland areas from arid to Subarctic regions. In south Western Siberia, *R. subrigidus* is overlapping with *R. circinatus*. In North America, *R. subrigidus* occupies almost the same territory as *R. longirostris*, but both species grow in different water bodies, the first one in hard waters, the second one in soft waters. The species occurs in lakes, ponds, streams with hard water and even brackish waters. It is not endangered.

3. *R. codyanus* is characterized by the small size in combination with short densely pubescent leaves with rigid sparse segments, which gave arm-

like appearance, and short stamens. It is one of the least known species of *Batrachium*. Molecular genetic analysis showed that *R. codyanus* belongs to the *R. circinatus* and *R. subrigidus* lineage, but has distinct genetic characteristics. Thus, we treat it as separate species, not as an Arctic form of *R. subrigidus* (e.g. Aiken et al., 2007; Panarctic flora, 2016). *R. codyanus* has an amphi-Beringian Arctic distribution and ranges from Canadian Arctic Archipelago through Alaska to northern Asia (Chukotka). It grows in small shallow Arctic water bodies, mostly in calcareous water. The species may be endangered.

4. *R. longirostris* is morphologically similar to *R. circinatus* in general, but differs by its more soft leaves with divergent segments and short peduncles, flowers with narrower petioles not contiguous during anthesis, and carpels with a persistent long terminal style being characteristic only for this species. *R. longirostris* is significantly different from *R. codyanus* and *R. subrigidus*, other species from the *R. circinatus* group. According to molecular genetic studies, *R. longirostris* shows a high genetic distinctiveness, forming its own well-supported lineage, while *R. circinatus*, *R. subrigidus*, *R. codyanus* are grouped together in a separate lineage. It can be regarded as one of the primary diploid species. *R. longirostris* is widely distributed in North America, in USA from the Rocky Mountains (from Texas to Idaho), the Mississippi valley to the Great Lakes region, and in adjacent areas of Canada. The species shows continental temperate distribution pattern. It is found both in lakes and streams and seems to prefer soft water conditions. Even though there is some overlap in the geographic distribution with the hard water species *R. subrigidus*, both species are rarely found together in the same site. The species not endangered.

Until recently, the status of rigid-leaved *Batrachium* was confused. In North America, they were summarized as *Ranunculus aquatilis* L. var. *diffusus* With. (Benson, 1948; Whittemore, 1997) together with other capillary-leaved taxa. Only Crow and Hellquist (2000) recognized three species in this group (*R. longirostris*, *R. subrigidus*, *R. trichophyllus* Chaix), reviving the careful treatment by Drew (1936). They gave exact distribution ranges for these species in North America. The treatment in Panarctic flora (2016) also rejected the undifferentiated approach of Whittemore (1997). However, their *R. trichophyllus* and *R. confervoides* (Fr.) Fr. both belong to *R. trichophyllus*, *R. subrigidus* is rather *R. codyanus*, and *R. circinatus* does not occur in North America, as the respective specimens belong to *R. subrigidus*. In Eurasia, one species *R. circinatus* was regarded, occurring from Atlantic to Pacific Ocean mostly in temperate areas (Cook, 1966; the

Russian floras). In Chinese floras, *R. subrigidus* was mostly treated as *R. foeniculaceus* (non Gilib.), see e.g. Wang and Tamura (2001).

Interestingly, no hybrids between rigid-leaved species has been found yet. Only an introgression between *R. circinatus* and *R. subrigidus* is suspected in south West Siberia where their ranges are overlapping, and a few hybrids with homophyllous species (*R. fluitans* Lam., *R. kauffmannii* Clerc, *R. trichophyllus*) are known.

The study was financially supported by the Russian Foundation for Basic Research (grants no. 12-04-00904-a, 15-29-02498-ofi\_m, 16-04-01308-a) and the National Science Center, Poland (DEC-2011/01/B/NZ8/00099).

## Некоторые особенности строения перикарпия у *Agrostemma githago* L. (Sileneae, Caryophyllaceae)

Я.В. Болотова<sup>1</sup>, Т.И. Кравцова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН,  
Благовещенск  
yabolotova@mail.ru

<sup>2</sup> Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург  
TKravtsova@binran.ru

## Some features of pericarp structure in *Agrostemma githago* L. (Sileneae, Caryophyllaceae)

Ya.V. Bolotova, T.I. Kravtsova

*Agrostemma* L. – монотипный род трибы Sileneae, составляющий в ней, согласно молекулярным данным (например, Oxelman, Lidén, 1995; Михайлова и др., 2014), отдельную базальную кладу, сестринскую по отношению ко всем другим выделяемым в трибе ветвям: *Eudianthe*, *Petrocoptis*, *Viscaria*-*Lychnis*- и *Silene*-groups и др. От других представителей трибы *Agrostemma githago* отличается чередующимися зубцами чашечки и коробочки, а также заметно опушенным столбиком. Н.Н. Цвелев (2001) считал этот род довольно специализированным. Анатомическое строение плода у *Agrostemma* изучено недостаточно полно. Имеющиеся сведения касаются структуры перикарпия в связи с механизмом вскрывания коробочек (Weberbauer, 1898) и типов их вскрывания (Девятов, 1991); поверхность перикарпия исследована лишь в зоне, находящейся ниже зубцов коробочки (Меликян, Девятов, 2000).

Наши предварительные результаты сравнительно-анатомического изучения плодов в этой группе показали, что *A. githago* имеет особенности в строении перикарпия, не обнаруженные нами у других изученных представителей трибы. Они касаются как микроморфологии поверхности перикарпия, так и его анатомического строения.

Поверхность перикарпия значительно меняется по длине плода. В области зубцов коробочки она с крупными, сглаженно-гроздевидными скоплениями частично слившихся более или менее изодиаметрических клеток экзокарпия, имеющих выпуклую наружную тангентальную стенку. Здесь она сходна с поверхностью перикарпия у *Eudianthe coeli-rosa* (Кравцова, Романова, 2015), видом, обнаруживающим сходство с *A. githago* и по другим морфологическим признакам. Ниже имеется узкая зона вытянутых гантелевидных и булавовидных клеток. Под зубцами и в середине плода ультраскульптура поверхности струйчатая с узелками в местах контакта узких концов клеток экзокарпия. В нижней половине коробочки (иногда также и

выше) ультраскульптура неясно-струйчатая, без «узелков», в основании плода она сетчато-струйчатая благодаря вогнутой наружной клеточной стенке клеток экзокарпия. Склереиды экзокарпия линейные, около 7–14 мкм длиной, обычно с утолщенными нижним и верхним узкими концами, часто суженные перед бугорками, с неравномерно выпуклой наружной стенкой, благодаря чему клетка имеет неодинаковую высоту в разных частях. Местами клетки слегка ребристые с 1–3 продольными ребрами или с морщинистой поверхностью, особенно на узких концах. В верхней части плода клетки экзокарпия крупнее и короче, с явно выраженными добавочными бугорками в середине. Особенностью строения экзокарпия *A. githago* является уникальный характер сочленения соседних верхних и нижних клеток. Места стыка клеток выглядят по-разному: смежные утолщенные концы могут быть сходными по форме, образуя суставоподобный бугорок («узелок»), или же концы раздваиваются и контактируют с двумя соседними клетками, или ромбовидный конец одной клетки вдавливается в вогнутый, раздваивающийся конец соседней клетки. В других случаях сочленение происходит как у волокон – суженными, заходящими друг за друга концами, каждый с менее крупным, чем в первом случае, бугорком. Бугорки местами собраны в короткие поперечные или косые ряды.

Особенностью анатомического строения перикарпия *A. githago* является его наибольшая в трибе дифференцированность на анатомо-топографические зоны в верхней части коробочки (что выявлено еще только у *Eudianthe coeli-rosa*), и наименьшая – в нижней. В верхней части плода перикарпий на поперечном срезе с волнистой наружной границей, 180–215 мкм толщиной, из 7–8 слоев наружной склеренхимы и сжатой паренхимной внутренней зоны, в которой неотчетливо выделяется эндокарпий. Перикарпий здесь приблизительно в 2 раза толще, чем в зоне ниже середины коробочки, образован более крупными склереидами, дифференцирован на экзо-, мезо- и эндокарпий. Экзокарпий 1–2-слойный, 29–45 мкм высотой (до 60 мкм в бугорках), из радиально удлинённых, столбчатых, продолговатых, реже яйцевидных и обратнойяйцевидных склереид, в бугорках расположенных в 2 ряда. Они с сильно утолщенной оболочкой и точечной округлой полостью в основании клетки; наружная тангентальная клеточная стенка выпуклая. Бугорки перикарпия имеют сложную конструкцию: в центре в двух рядах находятся одна под другой 2 или 4 клетки, вся группа напоминает по форме «песочные часы»; по периферии от нее расположены крупные асимметричные смежные клетки. Мезокарпий состоит из 3 зон: наружная склеренхимная крупноклеточная, средняя склеренхимная мелкоклеточная, внутренняя сжатая паренхимная.



Пленчатый эндокарпий, слабо отличающийся от сжатых внутренних слоев мезокарпия, 1-слойный, бесструктурный, образован сжатыми клетками внутренней эпидермы с утолщенными тангентальными клеточными стенками. В нижней части коробочки перикарпий слабо дифференцирован. Различаются лишь наружный, морфологически однородный экзо-мезокарпий из 5-7 слоев мелкоклеточной склеренхимы и внутренняя сжатая паренхимная зона со слабо выделяющимся эндокарпием.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 16-34-50028 мол\_нр).

### Литература

Деятов А.Г. О типах вскрывания коробочек в трибе *Lychnideae* Fenzl in Endlicher (Caryophyllaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 5. С. 64–69.

Кравцова Т.И., Романова В.О. Ультраскульптура поверхности перикарпия у видов трибы *Sileneae* (Caryophyllaceae) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 2015. Т. 100, № 3. С. 209–225.

Меликян А.П., Деятов А.Г. Особенности строения поверхности экзокарпия представителей семейства Caryophyllaceae как систематический признак // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105, вып. 1. С. 54–58.

Михайлова Ю.В., Крапивская Е.Е., Родионов А.В. Молекулярно-филогенетическое исследование самостоятельности рода *Xamilenis* в составе трибы *Sileneae* // Экологическая генетика. 2014. Т. 12, № 4. С. 15–24.

Цвелев Н.Н. О родах трибы смолевковых (*Sileneae* DC., Caryophyllaceae) в Восточной Европе // Новости сист. высш. раст. 2001. Т. 33. С. 90–113.

Oxelman B., Lidén M. Generic boundaries in the tribe *Sileneae* (Caryophyllaceae) as inferred from nuclear rDNA sequences // Taxon. 1995. Vol. 44, N 4. P. 525–542.

Weberbauer A. Beiträge zur Anatomie der Kapsel Früchte // Bot. Centralbl. 1898. Bd 73. N 3–9. S. 97–105.

**Генетическая структура природных популяций  
*Hippophae rhamnoides* ssp. *mongolica* Rousi (Elaeagnaceae)**

А.А. Борисюк<sup>1</sup>, И.В. Бартиш<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова  
galium@yandex.ru*

<sup>2</sup> *Институт ботаники АН Чешской Республики, Прага*

**Genetic structure of natural populations  
of *Hippophae rhamnoides* ssp. *mongolica* Rousi (Elaeagnaceae)**

A.A. Borisjuk, I.V. Bartish

Доступные сведения о генетическом разнообразии и популяционной структуре растений центральной и северной Азии касаются в первую очередь широкоареальных видов, занимающих доминантные позиции в экосистемах. Поэтому повышенный интерес вызывает изучение генетического разнообразия и структуры популяций представителей других экологических групп этого региона.

Благодаря своим экологическим особенностям облепиха крушиновидная является подходящим объектом для определения реакции биоты на климатические изменения и генетических последствий гетерогенности среды обитания. Изучение этого вида может расширить знания о пространственно-генетической организации и причинах возникновения структуры генетического разнообразия у широкоареальных древесных пород ранней сукцессии в Центральной и Северной Азии и приблизиться к решению перспективных для молекулярной экологии вопросов.

Целью данного исследования стало выявление молекулярно-генетической структуры природных популяций облепихи *H. r. ssp. mongolica*. Было проанализировано 343 образца из 20 популяций по 12 микросателлитным локусам. Для исследования подразделенности популяций был использован Байесовский алгоритм кластеризации, реализованный в программе STRUCTURE версии 2.3.4 (Pritchard et al., 2000).

Анализ молекулярной изменчивости (AMOVA; Excoffier et al., 1992) был выполнен в GenALEx на трех уровнях: внутривнутрипопуляционном, межпопуляционном и между группами популяций. При разделении на группы использовано два подхода. В первом случае группы популяций выделены по географо-ландшафтным регионам (Алтай, Тува, Прибайкалье). Альтернативная группировка была получена по результатам анализа в программе STRUCTURE.

Все исследованные локусы варьировали по числу аллелей, наблюдаемой и предсказанной гетерозиготности. Отклонение от равновесия HWE было обнаружено в 33 из 264 пар локус-популяция после применения поправки Бонферони. 18 из 115 обнаруженных аллелей широко

распространены (>50% популяций), 14 представлены более чем в 90% популяций. Общая дифференциация популяций умеренная ( $F_{st}=0,09$ ). 81% изменчивости приходится на внутрипопуляционный уровень. Межпопуляционная дифференциация и дифференциация между группами популяций составляют 12 и 8%. Связь генетической дифференциации с разницей по высоте над уровнем моря низкая и статистически не достоверная ( $R=0,152$ ,  $p=0,08$ ).

Бассовский алгоритм кластеризации позволил разбить исследуемую выборку на 2 части. Первую составили Тувинские и Зайсанские популяции, вторую – все остальные сборы. При увеличении количества групп до 3-х второй кластер разделяется на два новых: Бурятия+Горный Алтай и равнинный Алтай+Хакассия (рис. 1).



**Рис. 1. Ареал *Hippophae rhamnoides* ssp. *mongolica* Rousi**

Двойной белой линией выделены фрагменты ареала аридного тувинско-зайсанского кластера. Черной линией обведены фрагменты ареала гумидного алтайско-бурятского кластера. Двойной черной линией обведен ареал равнинного кластера. Светлосерая область, ооконтуренная одиночной тонкой белой линией – территория, для которой данные отсутствуют.

Обращает на себя внимание дизъюнктивный ареал первого и второго кластера. Отдельные фрагменты ареала могут быть разделены огромными пространствами (1100 км между Алтаем и Бурятией, 470 км между Тувой и Зайсаном). Между ближайшими популяциями, принадлежащими разным кластерам, в то же время может быть менее 100 км. Границы между кластерами могут совпадать с горными цепями, но внутри кластеров они не являются барьерами. Граница между кластерами может проходить между соседними популяциями, растущими в одном речном бассейне (например, по рекам Катунь и Енисей).

Умеренная дифференциация популяций облепихи монгольской ( $F_{st}=0,09$ ) сопоставима с доступными данными по другим подвидам *H. rhamnoides* (Bartish et al., 1999, Zhao et al., 2007, Tian et al., 2004, Wang et al., 2011, Raina et al., 2012, Chen et al., 2010, Cheng et al., 2009,

Meng et al., 2008, Jia et al., 2011). Создается впечатление, что относительно высокая межпопуляционная дифференциация характерна для горных районов по сравнению с равнинными. В целом для подвидов характерна концентрация молекулярно-генетической изменчивости на внутрипопуляционном и отчасти межподвидовом уровне, в то время как межпопуляционная дифференциация относительно слаба.

Для одного из подвидов (*ssp. sinensis*) облепихи была показана высотная дифференциация популяций (Zhao, 2007). Полученные данные показывают, что в нашем случае вклад высоты над уровнем моря в общую картину межпопуляционной дифференциации низкий и статистически не достоверный ( $r=0,152$ ,  $p=0,08$ ).

Такая генетическая структура может быть результатом независимого расселения из нескольких ледниковых рефугиумов (Bai, 2010, Mattioni, 2013, Chung, 2014). У облепихи крушиновидной подвида монгольская мы обнаружили кластеры, которые могут соответствовать исторической дифференциации в результате изоляции предковых популяций в разных регионах (рис. 1). Данные по филогеографии облепихи крушиновидной подтверждают дивергенцию между тувинско-зайсанским и алтайско-бурятским кластерами (Jia, 2012). Датирование филогенетики внутри рода указывает на возможность дифференциации внутри *ssp. mongolica* еще в Нижнем Плейстоцене (Jia, 2013). Учет этих сведений позволяет лучше понять временной масштаб эволюционных процессов внутри подвида. При такой интерпретации генетические различия между кластерами могут быть следствием демографических процессов при древней фрагментации ареала, произошедшей задолго до последнего ледникового максимума.

Полученные данные позволяют заключить, что в рамках одного подвида облепихи монгольской существует древняя система из 3 विकарирующих групп популяций, две из которых имеют дизъюнктивный ареал. Концентрация молекулярно-генетической изменчивости на внутрипопуляционном уровне не позволяет считать дальние заносы и эффект основателя ведущими факторами при формировании такой структуры. По всей видимости, причины формирования такой популяционной структуры следует искать в истории расселения и экологической специализации эволюционных линий, сформировавших обнаруженные кластеры.

Исследование выполнено при поддержке Фонда А.Л. Кудрина и в рамках госзадания МГУ имени М.В.Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

## Литература

Bartish I.V., Jeppsson N., Nybom H. Population genetic structure in the dioecious pioneer plant species *Hippophae rhamnoides* investigated by random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers // Mol. Ecol. 1999. Vol. 8, N 5. P. 791–802.

Chen W., Su X., Zhang H., Sun K., Ma R., Chen X. High genetic differentiation of *Hippophae rhamnoides* ssp. *yunnanensis* (Elaeagnaceae), a plant endemic to the Qinghai-Tibet plateau // Biochem. Genet. 2010. Vol. 48, N 7. P. 565–576.

Cheng K., Sun K., Wen H.Y., Jia D.R., Liu J.Q. Maternal divergence and phylogeographical relationships between *Hippophae tibetana* and *H. rhamnoides* subsp. *yunnanensis* // Zhiwu Shengtai Xuebao [Journal of Plant Ecology]. 2009. Vol. 33, N 1. P. 1–11 (in Chinese with English abstract).

Chung M.Y., Lopez-Pujol J., Chung M.G. Comparative genetic structure between *Sedum ussuriense* and *S. kamtschaticum* (Crassulaceae), two stonecrops co-occurring on rocky cliffs // Amer. J. Bot. 2014. Vol. 101, N 6. P. 946–956.

Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data // Genetics. 1992. Vol. 131. P. 479–491.

Meng L.H., Yang H.L., Wu G.L., Wang Y.J. Phylogeography of *Hippophae neurocarpa* (Elaeagnaceae) inferred from the chloroplast DNA trnL-F sequence variation // Journ. Syst. Evol. 2008. Vol. 46. P. 32–40.

Mattioni C., Martin M.A., Pollegiony P., Cherubiny M., Villani F. Microsatellite markers reveal a strong geographical structure in European populations of *Castanea sativa* (Fagaceae): Evidence for multiple glacial refugia // Amer. J. Bot. 2013. Vol. 100, N 5. P. 951–961.

Raina S.N., Jain S., Sehgal D., Kumar A., Dar T.H., Bhat V., Pandey V., Vaishnavi S., Bhargav A., Singh V., Rani V., Tandon R., Tewari M., Mahmoudi A. Diversity and relationships of multipurpose seabuckthorn (*Hippophae* L.) germplasm from the Indian Himalayas as assessed by AFLP and SAMPL markers // Genet. Resour. Crop Evol. 2012. Vol. 59, N 6. P. 1033–1053.

Tian C.J., Lei Y.D., Shi S., Nan P., Chen J., Zhong Y. Genetic diversity of sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides*) populations in northeastern and northwestern China as revealed by ISSR markers // New Forests. 2004. Vol. 27, N 3. P. 229–237.

Wang Y., Jiang, H., Peng, S., Korpelainen, H. Genetic structure in fragmented populations of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* in China investigated by ISSR and cpSSR markers // Plant Syst. Evol. 2011. Vol. 295, N 1. P. 97–107.

Jia D.R., Liu T.L., Wang L.Y., Zhou D.W., Liu J.Q. Evolutionary history of an alpine shrub *Hippophae tibetana* (Elaeagnaceae): allopatric divergence and regional expansion // Biol. J. Linn. Soc. 2011. Vol. 102, N 1. P. 37–50.

Jia D.R. Influence of climatic fluctuations in Neogene on evolution of ecologically diverse plant genus: an example of *Hippophae* L. (Elaeagnaceae). Ph.D. Thesis, Charles University, Prague, Czech Republic. 2013.

Zhao C., Chen G., Wang Y., Korpelainen H., Li C. Genetic variation of *Hippophae rhamnoides* populations at different altitudes in the Wolong Nature Reserve based on RAPDs // Chinese Journ. Appl. Environ. Biol. 2007. Vol. 13, N 6. P. 753–758.

## **Spongiophytales (enigmatic Devonian plants with thick cuticle): current state of problem**

A.V. Broushkin, N.V. Gordenko

*A.A. Borissyak Paleontological Institute, RAS, Profsoyuznaya street 123,  
Moscow  
articulatae@mail.ru*

## **Спонгиофиталес (проблематичные девонские растения с толстой кутикулой): современное состояние проблемы**

А.В. Броушкин, Н.В. Горденко

Spongiophytales Sommer is a group established for enigmatic Devonian plants with very thick (up to 300–400  $\mu\text{m}$ ) cuticle; different authors attribute representatives of the group to algae, tracheophytes or their thalloid ancestors, and lichens. Results of our studies on abundant well-preserved material of *Orestovia* Ergolskaya, *Schuguria* Tschirkova-Zalesskaya, *Istchenkophyton* Broushkin et Gordenko, and *Nadlerella* (in prep.), permit us to shed light on some key questions concerning the group under consideration:

(1) The specific epidermal structures of *Schuguria*, often regarded as algal reproductive organs, represent true stomata similar to those of contemporaneous higher plants. In cleared specimens of *Schuguria*, the so-called «capsule» corresponds to large front cavity, bordered by heavily cutinized exposed parts of the guard cells with cuticular ledges, and outer parts of aperture walls; «membrane» corresponds to area of relatively thin-cutinized cells in vicinity of the guard cells;

(2) Most, and perhaps all, taxa attributed to Spongiophytales are typical vascular plants. *Spongiophyton* Kräusel at present is poorly understood due to its poor preservation. Recently, the most widespread became the opinion about its lichen affinities, based mainly on reports of fungal hyphae found in its cuticle coverings and their interior. The data published are inconclusive. Instead of hyphae of lichen, the structures observed can represent traces of cuticle decomposition (which often occur in other members of Spongiophytales) and/or hyphae of some saprotrophic or parasitic fungi; similar traces of fungal attacks are present in the remains of *Istchenkophyton* and *Schuguria*. Resemblance of cellular pattern on the inner surface of *Spongiophyton* cuticle to pattern of vascular plants epidermis, and particularly overall similarity of the most wholly preserved epidermal structures, studied by authors on the type material of *S. lenticulare* Kräusel, to stomata of *Schuguria*, may suggest tracheophyte affinities of *Spongiophyton*.

(3) Spongiophytales is an artificial group, its members are not related with each other by immediate affinities. Probably the group contains representatives of both main tracheophyte lineages (Zosterophyllales-Lycopodiopsida vs. Rhyniales s.l. and their derivatives). Despite the definitive heterogeneity of Spongiophytales, all members of the group supposedly represent vascular plants of propteridophytic (Meyen, 1987) evolutionary grade.

The study is supported by the Russian Foundation for Basic Research, no. 14-04-01412.

## Особенности формирования семязачатка у *Polycnenum arvense* L. (lower core Caryophyllales)

Т.Д. Веселова, Х.Х. Джалилова

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва

*dkhalima@yandex.ru*

## Aspects of ovule development in *Polycnenum arvense* L. (lower core Caryophyllales)

T.D. Veselova, Kh.Kh. Dzhaliilova

Эмбриологические характеристики семейств, входящих в порядок Caryophyllales, обладают многими общими чертами (признаками). Среди них почти всегда упоминается наличие воздушной полости (щели) между основаниями интегументов (в семействах Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Aizoaceae, Cactaceae, Molluginaceae, Didiereaceae, Portulacaceae, Talinaceae, Basellaceae, Stegnospermataceae) (Сравнительная эмбриология... 1983). Физиологическое значение этой особенности семязачатка, по-видимому, никогда не обсуждалось.

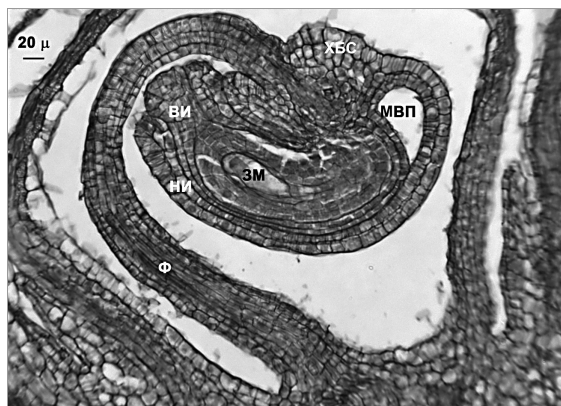
Воздушная полость в базальной части семязачатка может быть небольшой, мало заметной, как, например, у *Pleuropetalum darvinii* Hook.f. (Veselova, Timonin, 2009), *Talinum* sp. (Veselova et al., 2012) или достаточно обширной, как у *Polycnenum arvense* L. (Amaranthaceae/Chenopodiaceae), на примере которой мы проследили за ее развитием.

Единственный семязачаток *Polycnenum arvense* обладает длинным фуникулусом, который поворачивает развивающийся семязачаток в целом на 360° (рис. 1). В период от образования мегаспоры до зрелого зародышевого мешка семязачаток формируется как кампилотропный (односторонне изогнутый), его халазальная часть в виде бугорка нависает над фуникулусом (рис. 1). При этом особенно быстро разрастается базальная часть наружного 3(2)-слойного интегумента. В результате разросшееся основание наружного интегумента отходит от внутреннего интегумента, который плотно примыкает к нуцеллусу, так что между интегументами в их основании образуется воздушное пространство – полость (рис. 1). Края этой полости выстланы таблитчатыми клетками наружного интегумента (эндотесты) и внутреннего интегумента (экзотегмена). Эта полость выявляется уже на стадии образования мегаспоры.

После оплодотворения кампилотропный семязачаток преобразуется в амфитропный (двусторонне изогнутый). Свободное пространство между основаниями интегументов исчезает, их основания плотно прилегают друг к другу (рис. 2). Можно предположить, что наличие сво-

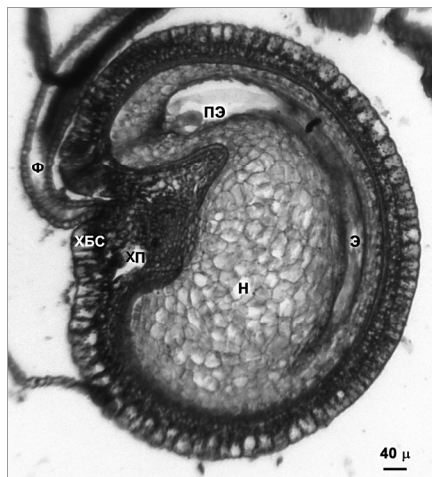


бодного пространства (межинтегументальной щели) облегчает рост халазальной части нуцеллуса в направлении этого пространства.



**Рис. 1. Семязачаток на стадии зародышевого мешка:**

ВИ – внутренний интегумент; ЗМ – зародышевый мешок; МВП – межинтегументальная воздушная полость; НИ – наружный интегумент; Ф – фуникулус; ХБС – халазальный бугорок семязачатка



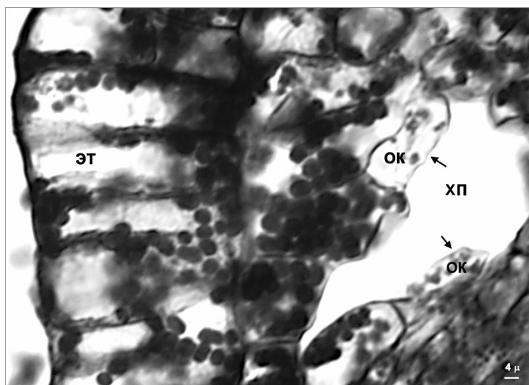
**Рис. 2. Семя на стадии проэмбрио:**

Н – нуцеллус; ПЭ – проэмбрио; Ф – фуникулус; ХП – халазальная полость; ХБС – халазальный бугорок семязачатка; Э – эндосперм

Уже на стадии зиготы в халазальном бугорке семязачатка на границе с наружным интегументом возникает полость неправильной формы, образовавшаяся, по-видимому, на месте освобожденных от крахмала и разрушенных клеток (халазальная полость) (рис. 2, 3). На стадии шаровидного зародыша халазальная часть нуцеллуса полностью сформирована. Выпуклость халазального бугорка исчезает, сливаясь с разросшейся халазальной частью нуцеллуса, а клетки его эпидермиса дифференцируются по типу экзотесты и не отличаются от экзотесты интегументального происхождения. Микропиллярная и халазальная части находятся на одном уровне, примыкая к фуникулусу (рис. 4).

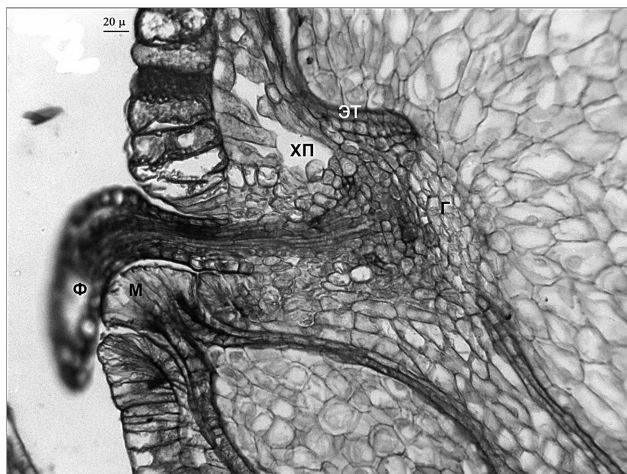
**Рис. 3. Начало  
исчезновения крахмала  
в клетках бугорка  
семязачатка:**

ОК – опустошенные клетки  
(стрелки);  
ХП – халазальная полость;  
ЭТ – экзотеста



**Рис. 4  
Халазально-  
микропиллярный  
район семени  
на стадии  
шаровидного  
зародыша:**

Г – гипостаза;  
М – микропиле;  
Ф – фуникулус;  
ХП – халазальная  
полость;  
ЭТ – эндотегмен



К моменту оплодотворения и, особенно, сразу же после оплодотворения (на стадии проэмбрио) все клетки как наружного, так и внутреннего интегументов заполнены транзитным крахмалом (рис. 2). Особенно крупные крахмальные зерна локализованы в амилопластах клеток наружного эпидермиса наружного интегумента (экзотесты) и в халазальном бугорке семязачатка, где образовалась полость (рис. 3). Центральная область нуцеллуса совершенно лишена крахмала (рис. 2).

По мере развития семени крахмал из интегументов, очевидно, должен поступать в нуцеллус и далее – в эндосперм и зародыш, переходя в форму растворимых углеводов. Очевидно, что латеральный путь передвижения углеводов из интегументов в нуцеллус исключен, хотя бы из-за мощной внутренней кутикулы между нуцеллусом и внутренним интегументом. Обычно передвижение растворимых веществ осуществляется через проводящий пучок и гипостазу (Шамров,

2008), которые у *Polycnemum arvense* хорошо выражены (рис. 4). По нашим наблюдениям, халазальная полость, возникающая после оплодотворения в халазальном бугорке семязачатка, задействована в системе передвижения растворов. Уже на стадии 4–5-клеточного проэмбрио клетки, окружающие халазальную полость располагаются рыхло, часто принимают пузыревидную форму, они свободно погружены (обращены) в полость и, по-видимому, начинают растворять крахмальные зерна, отдавая продукты гидролиза в свободное пространство, откуда они могут легко попасть в расположенный в непосредственной близости проводящий пучок и далее через гипостазу в нуцеллус. В отдельных клетках, обращенных в полость, крахмальные зерна очень мелкие, т.к. они уже частично растворились (рис. 3).

Заметим, что участок эндотегмена, примыкающий к гипостазе и расположенный напротив халазальной полости, не однослойный (как в других местах), а 2–3-слойный (на стадии шаровидного зародыша), что, вероятно, объясняется необходимостью повышения его физиологической активности в этот период (рис. 4). Известно, что эндотегмен обладает в некоторой степени свойствами интегументального тапетума – растворять окружающие паренхимные клетки (Цингер, 1958). Возможно, что эндотегмен и поставляет ферменты, вызывающие гидролиз крахмала, а также способствует быстрому опустошению и разрушению экзотегмального слоя. Эндотегмен сохраняет нормальное строение дольше не только по сравнению с экзотегменом, но и по сравнению с крахмалосодержащей паренхимой эндотесты. Клетки эндотегмена долгое время остаются живыми, содержащими ядра, несмотря на отложение в них танинов уже на ранних стадиях развития семени. Вероятно, что крахмал в крупных клетках экзотесты не подвергается вымыванию, а тратится главным образом на развитие мощной наружной оболочки этого защитного слоя спермодермы.

Крахмал исчезает из паренхимы интегументов довольно медленно, начиная со стадии торпедовидного зародыша (одновременно начинается отложение сложных крахмальных зерен в нуцеллусе (перисперме). Халазальная полость сохраняется долго, почти до полностью сформированного зародыша. На последних этапах развития она заполнена рыхло расположенными округлыми клетками, которые содержат таниносодержащие включения. В зрелом семени полость сплющивается и смыкается с остатками халазальных клеток, также заполненных танинами.

Мы предполагаем, что наличие временной полости между основаниями интегументов в семязачатках многих представителей *Caryophyllales*, имеющих сходное строение, способствует росту хала-

зальной части нуцеллуса при формировании амфитропности после оплодотворения. А халазальная полость, возникающая в этот период, облегчает эвакуацию транзитного крахмала из интегументов, где он находится в очень большом количестве. Подобная полость служит временным резервуаром для продуктов гидролиза крахмала и, возможно, других соединений, поступающих из интегументов, особенно в период раннего эмбриогенеза.

В целом формирование кампилотропного семязачатка и его превращение в амфитропное семя у *Polycnemon* происходит вполне типично для представителей core Caryophyllales. Однако развитие после оплодотворения халазальной полости не известно для других центросеменных и, возможно, является таким же специфическим для *Polycnemon* признаком, как и уникальное строение андроцея (Veselova et al., 2016). Эти особенности, вероятно, позволяют вернуть его в самостоятельное семейство Polycnemaceae (Menge, 1839).

### Литература

Сравнительная эмбриология цветковых растений. Phytolaccaceae–Thymelaeaceae. 1983. Л.: Наука. 349 с.

Цингер Н.В. Семя, его развитие и физиологические свойства. 1958. – М.: Наука. 285 с.

Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. 2008. М.: Т-во научных изданий КМК. 350 с.

Menge A. Catalogus plantarum phanerogamicarum regionis Grudentinensis et Gedanensis. 1839. Grudziadz: C.G. Röthe.

Veselova T.D., Timonin A.C. *Pleuropetalum* Hook.f. is still an anomalous member of Amaranthaceae Juss. an embryological evidence // Wulfenia. 2009. Vol. 16. P. 99–116.

Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Remizowa M.V., Timonin A.C. Embryology of *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaertn. and *T. triangulare* (Jacq.) Willd. (Portulacaceae s. l., Caryophyllales) // Wulfenia. 2012. Vol. 19. P. 107–129.

Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Timonin A.C. Embryology of *Polycnemon arvense* L. (lower core Caryophyllales) // Wulfenia. 2016. Vol. 23. P. 221–240.

## Строение цветка у растений гибридогенного комплекса *Reynoutria* Houtt. (Polygonaceae)

Ю.К. Виноградова<sup>1</sup>, А.Г. Куклина<sup>1</sup>, Е.В. Ткачева<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН, Москва*  
*gbsad@mail.ru*

<sup>2</sup> *Библиотека по естественным наукам РАН, Москва*  
*gbsad\_lib@mail.ru*

## Flower structure in plants of the hybrid complex *Reynoutria* Houtt. (Polygonaceae)

Yu.K. Vinogradova, A.G. Kuklina, E.V. Tkacheva

В перечень натурализирующихся таксонов Европы включены *R. sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai, *R. japonica* Houtt. и их культигенный гибрид *R. ×bohemica* Chrtek et Chrtková, возникший во вторичном ареале родительских видов. Гибридизация чужеродных видов привела в этом случае к генотипическим и геномным изменениям, повышению генетического разнообразия и стимулировала эволюцию новых таксонов с высоким инвазионным потенциалом (Buhka, Thielschb, 2015).

Известно, что в Великобританию была интродуцирована только *R. japonica* var. *japonica*, которая имела цветки с недоразвитыми тычинками и полным отсутствием пыльцы. Этот клон был цитологически и генетически единообразен, так что расселение чужеродного таксона поначалу происходило исключительно вегетативным путем. Однако начальное отсутствие генетической изменчивости во вторичном ареале компенсировалось обширной серией межвидовой гибридизации с интродуцированной позднее *R. sachalinensis* и образованием гибрида *R. ×bohemica*.

Этот гибрид, способный к обратному скрещиванию с родительскими видами, заменяет тем самым отсутствующую мужскую фертильность *R. japonica* и генерирует генетическое разнообразие. У *R. ×bohemica* имеются как особи с мужской стерильностью, так и растения с функционально обоеполыми цветками от частичной до полной фертильности. Кроме того, обнаружено (Bailey, 2012), что обоеполые цветки как *R. sachalinensis*, так и *R. ×bohemica* являются самонесовместимыми, т.е. не способны образовывать семена без дополнительного источника пыльцы.

Широкое распространение *R. ×bohemica* в Европе вместе с ее способностью производить большое количество частично жизнеспособной пыльцы наталкивает на мысль, что большинство растений, описываемых в литературных источниках как *R. japonica*, особенно те, которые

продуцируют семена, на самом деле являются бэкротами с *R. ×bohemica*. Этот вывод подтверждается и различным уровнем плоидности *R. × bohemica* – от тетраплоидов до октоплоидов, и ее генетическим разнообразием. В Чехии, например, в 88 изученных клонах выявлено 33 мультилокусных генотипа (Mandák et al., 2005; Bailey, 2012).

В России фенетическое разнообразие Рейнутрии, в том числе вариативность строения цветков специально не изучались, однако имеются ценные сведения по структуре цветка всего семейства Polygonaceae (Юрцева, Чуб, 2005; Юрцева, 2006; Чуб, Юрцева, 2007), согласно которым типичные цветки для подсемейства Polygonoideae, в которое входит род *Reynoutria*, насчитывают 5 листочков околоцветника и 8 тычинок и собраны в компактные многочленные монохазии. Околоцветник включает 2 листочка внешнего круга, два внутреннего и еще один, переходный, одна половина которого занимает положение во внешнем, а другая – во внутреннем круге околоцветника. При этом строение цветка даже в пределах одного генеративного побега довольно разнообразно. Это не удивительно, поскольку имеются данные о высокой изменчивости строения цветка и в других видах семейства Polygonaceae.

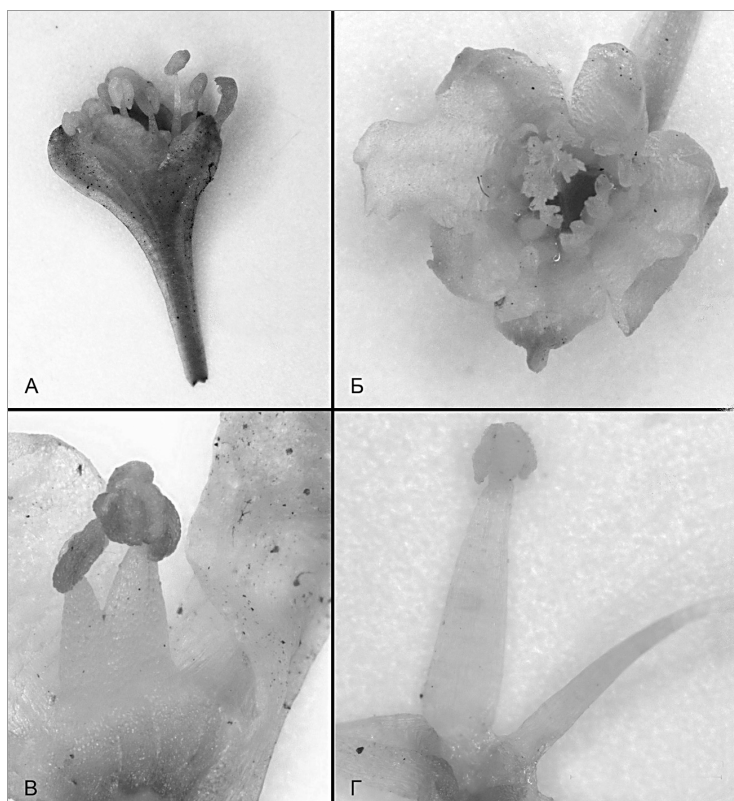
Задача настоящего исследования – выявить варианты строения цветков в различных клонах рейнутрии в Московском регионе.

Цветки растений гибридогенного комплекса *R. ×bohemica* собраны в 5 локальных популяциях (или клонах) г. Москвы и в 9 популяциях Московской области в Балашихинском, Дмитровском, Долгопрудном, Мытищинском, Одинцовском (2 местообитания), Орехово-Зуевском, Пушкинском и Раменском р-нах. В анализ были включены также цветки, собранные авторами в г. Вьянден (Люксембург) с обильно плодоносящего растения, растущего по реке Ур, и в стерильных зарослях по реке Сюр.

Для сравнения исследованы цветки *R. japonica*, собранные авторами в пос. Минами (о-в Сикоку, Япония) и *R. sachalinensis*, произрастающей на экспозиции ГБС РАН. Из каждой локальной популяции брали по 3 генеративных побега, просматривали по 5 цветков из каждого частного соцветия в стадии бутонизации и в стадии полного цветения. Цветки отбирали с разных веточек соцветия, поскольку имеются данные (Чуб, Юрцева, 2007), что разнообразие цветков у видов семейства Polygonaceae может зависеть от положения их в соцветии. Цветки просматривали на цифровом микроскопе Keyence VHX-1000E при увеличении до  $\times 200$ .

У всех образцов гибридогенного комплекса *R. ×bohemica* цветки обоеполые и имеют пестик из 3 плодолистиков с трехгранной завязью

и 3-х лопастным бахромчатым рыльцем. В цветках отмечено срастание (в той или иной степени) оснований листочков околоцветника и тычиночных нитей с образованием трубки, где мы наблюдали скопление нектара.



**Рис. 1. Некоторые варианты структуры цветка *R. xbohemica*:**

- А – цветок с развитыми тычиночными нитями;
- Б – цветок с 7 листочками околоцветника;
- В – тычинки, сросшиеся тычиночными нитями на 2/3;
- Г – тычинка с вдвое более толстой тычиночной нитью и удвоенным числом пыльников

В московском регионе межклональная изменчивость отмечена лишь для одного признака – соотношения длины тычинок и пестика. В большинстве образцов (8 из 14) в фазу полного цветения тычинки (с сформировавшимися крупными пыльниками) короче пестика. Однако в 6 местообитаниях встречены растения с цветками, у которых тычинки с сформировавшимися пыльниками были длиннее пестика, а некоторые тычинки в цветке по длине даже превышали листочки околоцветника. В обоих случаях пыльники, однако, были неокрашенными

и содержали лишь единичные пыльцевые зерна. По-видимому, растения с развитыми тычинками имеют преимущество при расселении, поскольку несколько лет назад об обнаружении таких особей близ ж/д ст. Тарасовка С.Р. Майоров писал как о единичном случае (Виноградова и др., 2010), тогда как в настоящее время этот признак оказался характерен почти для половины местообитаний.

Внутриклональная изменчивость отмечена по соотношению трубки и отгиба околоцветника. Очень длинная трубка (в 1,5 раза длиннее отгиба) наблюдалась в 4 популяциях, у большинства образцов трубка околоцветника менее чем в 1,5 раза длиннее отгиба и в одном образце зафиксирована очень короткая трубка (в 1,5 раза короче отгиба).

В пределах одного клона, а иногда и в пределах одного генеративного побега наблюдается физиологическая гетерогенность степени развития внутренних органов цветка: (1) цветки имеют недоразвитые андроцей и гинецей, которые засыхают и отмирают уже в нераскрывшихся бутонах; (2) у цветков в фазе начала цветения отмирают тычинки внешнего круга, а в фазу полного цветения – и тычинки внутреннего круга, тогда как пестик вполне сформирован и содержит семязпочку.

Только типичные цветки с 5 листочками околоцветника, в котором андроцей состоял из 5 тычинок во внешнем круге и 3 – во внутреннем, отмечены в 20% популяций. В остальных образцах в пределах соцветия у отдельных цветков наблюдаются отклонения от типичного типа. Как и сообщали другие исследователи, наиболее часты отклонения в виде недоразвития отдельных тычинок, срастания листочков околоцветника и тычинок, появления дополнительных органов (Юрцева, Чуб, 2005; Чуб, Юрцева, 2007). Однако корреляции числа листочков околоцветника с числом тычинок внешнего круга андроцея, отмеченной для других представителей подсемейства, у *Reynoutria* не было. Из 5 явлений, приводящих к отклонению структуры цветков семейства *Polygonaceae* от нормы, мы наблюдали три: а) изменение мерности кругов листочков околоцветника; б) срастание/расщепление одноименных органов – тычинок, листочков околоцветника; с) изменение полноты цветков, выражающееся в изменении числа тычинок.

Выявлено 10 вариантов аномальных структур цветков *R. ×bohemica*:

1) 5 листочков околоцветника и 8 тычинок, одна из которых имеет вдвое более толстую тычиночную нить и удвоенное число пыльников (предположительно, полное срастание двух тычинок, обнаружен в 1 популяции).

2) 5 листочков околоцветника и 7 тычинок (в 1 популяции).



3) 5 листочков околоцветника и 9 тычинок (в 1 популяции).

4) 6 листочков околоцветника, расположенных в 2 круга – 3 внешние более плотные и зеленоватые по утолщенной средней жилке и 3 внутренние чисто белые, более нежные. Тычинок 9, из которых 1 совсем маленькая (в 1 популяции).

5) 6 листочков околоцветника, но шестой листочек мельче остальных, восьмая тычинка внутреннего круга исчезла, тычинок 7 (в 1 популяции) (этот вариант был отмечен и для других представителей семейства О.В. Юрцевой).

6) 6 листочков околоцветника. Тычинок 7, одна из которых представляет собой пару сросшихся тычинок внешнего круга (в 2 популяциях).

7) 6 листочков околоцветника. Тычинок 8, из них 6 нормальных и 2 сросшиеся тычиночными нитями на 2/3 (в 1 популяции).

8) 6 листочков околоцветника. Тычинок 9, из них 7 нормальных и 2 сросшиеся тычиночными нитями на 2/3 (в 1 популяции).

9) 6 листочков околоцветника и 9 тычинок без признаков срастания (в 1 популяции).

10) 7 листочков околоцветника, 11 тычинок и очень крупная завязь 1.2 мм (в 1 популяции).

Первый родительский вид *R. sachalinensis* хорошо отличается от *R. ×bohemica* опушенными цветоножками и опушенными листочками околоцветника внешнего круга, тычинок 9, короче очень крупного пестика, рыльце которого выступает за листочки околоцветника. Отмечен один цветок с 7 нормальными тычинками и одной крохотной, сросшейся с пестиком. Второй родительский вид *R. japonica* имеет 6 тычинок с крупными желтыми пыльниками, уже в стадии бутонизации достигающими длины 0.5 мм.

Таким образом, восстановление полового размножения *R. japonica* путем гибридизации с близкородственными таксонами в сочетании с полиплоидией привело к генерированию значительного разнообразия вида во вторичном ареале. Вновь образованные генотипы закрепляются путем активного вегетативного размножения, и это существенно повысило способность комплекса *Reynoutria* к адаптации в условиях новой родины. Это доказывает, что половое размножение является основной стратегией дальнейшего расселения чужеродных видов и повышения их инвазионного потенциала.

## Литература

Чуб В.В., Юрцева О.В. Математическое моделирование формирования цветка у представителей семейства Polygonaceae // Бот. журн., 2007. Т. 92, № 1. С. 114–134.

Юрцева О.В., Чуб В.В. Структурные типы цветков Polygonaceae и пути их преобразования: данные к построению модели развития цветка // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, № 6. С. 40–52.

Юрцева О.В. Структура соцветий в семействе Polygonaceae // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111, № 2. С. 48–61.

Bailey J. The Japanese knotweed invasion viewed as a vast unintentional hybridisation experiment // Heredity. 2012. Vol. 110, N 2. P. 1–6.

Buhka C., Thielschb A. Hybridisation boosts the invasion of an alien species complex: Insights into future invasiveness // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2015. Т. 17. P. 274–283.

Mandák B., Bimová K., Pyšek P., Stepanek J., Plackova I. Isoenzyme diversity in Reynoutria (Polygonaceae) taxa: escape from sterility by hybridization // Plant Syst. Evol. 2005. Vol. 253. P. 219–230.

**Сходства и различия в биологии цветения  
симпатрических видов *Balanophora* (Balanophoraceae):  
*B. fungosa* и *B. harlandii***

Н.А. Вислобоков

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,

Москва

*n.vislobokov@gmail.com*

**Similarities and differences in floral biology  
of sympatric species of *Balanophora* (Balanophoraceae):  
*B. fungosa* and *B. harlandii***

N.A. Vislobokov

Представители рода *Balanophora* J.R. Forst. et G. Forst. – бесхлорофильные паразитические растения, произрастающие в тропических лесах Индии, Китая, Юго-Восточной Азии, Индонезии, а также в северной части Австралии. Репродуктивные структуры представителей рода *Balanophora* имеют необычное для цветковых растений строение. Их женские соцветия имеют вид полусферы, поверхность которой покрыта мелкими булавовидными тельцами и колбовидными структурами, последние гомологичны женским цветкам. Мужские цветки собраны в початки и имеют простой околоцветник и один синандрий, образованный сросшимися тычинками.

Род *Balanophora* разделяют на два подрода: subgen. *Balanophora* (мужские цветки 4–6-мерные) и subgen. *Balania* (Tiegh.) Val. (мужские цветки 3-мерные). Представители разных подродов произрастают на одних и тех же территориях, то есть являются симпатрическими. Можно предположить, что симпатрические виды имеют различия не только в морфологическом строении, но и в особенностях экологии, в том числе в биологии цветения и опыления.

Мужские и женские соцветия *Balanophora* имеют сладкий запах и выделяют нектар, благодаря чему активно посещаются различными насекомыми. Ранее была изучена биология цветения некоторых видов из подрода *Balanophora*. Было установлено, что вид *B. abbreviata* Blume, произрастающий на юге Индии, опыляют пчелы (Govindappa, Shivamurthy, 1975). Посещение пчелами было отмечено также и у *B. fungosa* J.R. Forst. et G. Forst. в Таиланде (Suetsugu, Aoyama, 2014). Ночные бабочки огнёвки (семейство Pyralidae) опыляют *B. kuroiwai* Makino на юге Японии (Kawakita, Kato, 2002). О биологии цветения и опыления представителей подрода *Balania* известно немного: на обое-

полых соцветиях *B. tobiracola* Makino были замечены тараканы и муравьи, которые, возможно, участвуют в опылении (Kawakita, Kato, 2002).

В настоящей работе изучена биология цветения и опыления двух симпатрических видов *B. fungosa* (subgen. *Balanophora*) и *B. harlandii* Hook. f. (subgen. *Balania*), принадлежащих к разным под родам, в условиях совместного произрастания в северном Вьетнаме (национальный парк Xuan Son, провинция Phu Tho).

Мужские соцветия изученных видов открываются актопетально. В соцветии *B. harlandii* одновременно открыты 8–16 цветков, отдельный цветок функционирует в течение одного дня и увядает ночью. Цветки *B. fungosa* функционируют 2–5 дней, одновременно в соцветии функционируют 10–20 цветков. Мужские и женские соцветия обоих видов выделяют нектар и имеют сладковатый запах. Соцветия *B. fungosa* производят в среднем больше нектара, чем *B. harlandii*, и имеют более резкий приторный запах.

В результате наблюдений за популяциями цветущих растений было установлено, что соцветия обоих видов в светлое время суток посещают мухи из семейства Drosophilidae и осы (*Vespa* sp.). Также были отмечены в качестве посетителей мухи из семейств Syrphidae и Calliphoridae, муравьи (Formicidae, Mirmicidae), сенокосцы (Phalangidae) и другие. Посетители были отловлены и изучены на предмет наличия пыльцевых зерен на поверхности их тела. Пыльца *B. fungosa* и *B. harlandii* была найдена на теле дрозифил и ос, пойманных на соцветиях соответствующего вида. При этом на каждой осе в среднем было обнаружено по 102 пыльцевых зерна, тогда как на каждую муху приходилось в среднем по 2 пыльцевых зерна.

В результате анализа частоты посещений, выяснилось, что дрозифилы в основном посещают соцветия *B. fungosa*, тогда как осы гораздо чаще посещают соцветия *B. harlandii*. Частота посещения мужских соцветий *B. fungosa* дрозифилами доходит до 100 мух в час, женские соцветия посещают до 50 мух в час. В среднем за сутки мужское соцветие *B. fungosa* посещают 433 дрозифилы, а женское 144. *B. harlandii* посещается осами с частотой до 12 ос в час на мужских соцветиях, и около 3 ос в час на женских. За сутки в среднем на мужское соцветие *B. harlandii* прилетает 62 осы, а на женское 18.

Для эффективного опыления также необходимо, чтобы насекомые посещали как мужские, так и женские соцветия. Если рассчитать долю посещений приходящихся за сутки на женские соцветия, то для дрозифил, посещающих *B. fungosa*  $[(144/(144+433)) \times 100\%]$ , и для ос, посещающих *B. harlandii*  $[(18/(18+62)) \times 100\%]$ , она окажется примерно одинаковой: 24,5 и 22,5% соответственно.

На основании полученных результатов можно сделать вывод, что основными опылителями *B. fungosa* являются мухи дрозифилы, а *B. harlandii* опыляется осами. Однако дрозифилы также могут участвовать в опылении *B. harlandii*, тогда как осы вносят небольшой вклад в опыление *B. fungosa*. Дрозифилы переносят гораздо меньше пыльцевых зерен, чем осы, но это компенсируется большей частотой посещения соцветий, что в результате обеспечивает эффективность опыления. Сравнение доли посещений мужских и женских соцветий, косвенно свидетельствует о том, что разные системы опыления, реализуемые симпатрическими видами *Balanophora*, являются сходными по эффективности.

Механизм аттракции опылителей у *B. fungosa* и *B. harlandii* сходный, опылителей привлекает сладкий запах, а в качестве вознаграждения насекомые получают нектар. Предпочтительное посещение одного вида дрозифилами, а другого осами, свидетельствует о достаточной экологической изоляции данных видов. Вероятно, это обусловлено разным составом нектара и пахучих веществ. Возможно, изученные виды в процессе симпатрического становления начали использовать несколько разные по составу вещества для привлечения опылителей при наличии одних и тех же насекомых, обитающих на данной территории, что и явилось одним из факторов видообразования.

Работа поддержана РФФИ (проект № 16-34-00330).

### Литература

Suetsugu K., Aoyama T. *Apis cerana* visiting flowers of the holoparasitic plant *Balanophora fungosa* ssp. *indica* // Entom. News. 2014. Vol. 24, N. 2. P. 145–147.

Kawakita A., Kato M. Floral biology and unique pollination system of root holoparasites, *Balanophora kuroiwai* and *B. tobiracola* (Balanophoraceae) // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. P. 1164–1170.

Govindappa D.A., Shivamurthy G.R. The pollination mechanism in *Balanophora abbreviata* Blume // Ann. Bot. 1975. Vol. 83. P. 732–743.

## **Incipient speciation in *Oncocylus* irises (Iridaceae): ecological divergence with no reproductive isolation?**

S. Volis<sup>1</sup>, Y.-H. Zhang<sup>2</sup>, T. Deng<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming, China*  
*volis@mail.kib.ac.cn*

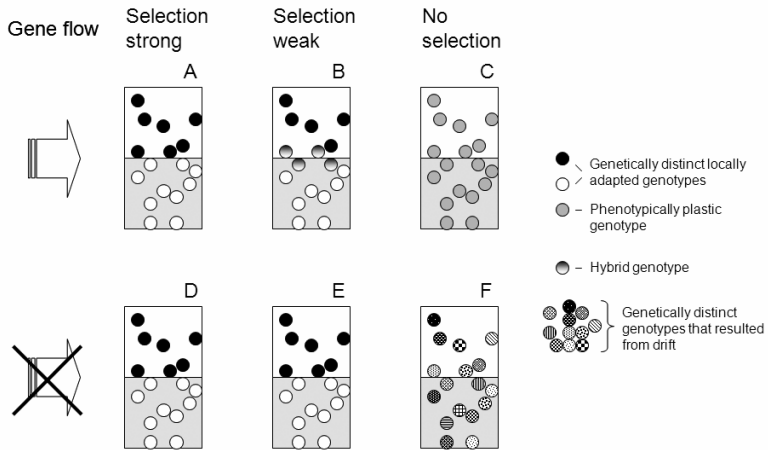
<sup>2</sup> *Yunnan Normal University, Kunming, China*

## **Зарождающееся видообразование у ирисов группы *Oncocylus* (Iridaceae): экологическое расхождение без репродуктивной изоляции?**

С. Волис, Й.-Х. Жанг, Т. Денг

The establishment of reproductive isolation is one of the most important steps in speciation because it drives the initial divergence and then maintains the distinct species. Therefore understanding the conditions that promote the evolution of reproductive isolation is one of the major goals in evolutionary biology. In ecological speciation, reproductive isolation between populations is believed to ultimately evolve as a consequence of divergent selection and the resulting environment-specific adaptations, while making no assumptions about the initial spatial structure of populations. From this it follows that when individuals occupy distinct environments and are distinguished by a suite of traits, this can be attributed to ecological speciation only if some form of reproductive isolation evolved as a result of local selection against migrants. Degree and specific form of reproductive isolation (e.g. pre- or postzygotic) will depend on strength of selection and intensity of gene flow (Fig. 1A and B). However, if gene flow is absent or extremely low due to spatially limited seed and pollen dispersal, the process of ecological speciation may not necessarily lead to reproductive isolation as the latter is unnecessary for maintaining distinct species (Fig. 1D and E). This theoretical possibility, although unlikely for long-term speciation process and environments imposing strong natural selection, can be rather common in incipient speciation under subtle environmental differences.

To test this hypothesis, we analyzed genetic and quantitative trait divergence and tested for reproductive isolation among four iris species from section *Oncocylus*, *Iris atrofusca*, *I. atropurpurea*, *I. petrana* and *I. mariae* that have non-overlapping distribution, grow in different environmental conditions with respect to amount of rainfall and soil type, and possess a suite of traits diagnostic for each species, which previously was assumed to be the result of local selection.



**Fig. 1. A scheme of expected genotype structure under different scenarios of natural selection and gene flow across two distinct environments**

Circles represent groups of individuals bearing a particular genotype

For the four study species pollinator preference and flowering time are the traits directly related to pre-zygotic reproductive isolation, but the four species do not differ in the first trait and have overlapping distribution in the second one. On top of that, artificial crosses produce fully fertile interspecific hybrids. Therefore in our study we focused on post-zygotic isolation. In our hybridization experiment, we found no reduction in fitness of hybrids of all origins in seed set, individual or total seed mass, and seed viability measured under controlled conditions. The only reduction of fitness of hybrids was observed in a comparison of *I. atrofusca* and *I. atropurpurea* when one-year old plants were grown in natural *I. atrofusca* environment. These results suggest that reproductive isolation (viz. reduction in hybrid fitness) in *Oncocyclus* irises has an ecological and not intrinsic genetic basis.

AFLP results suggest that *I. mariae* and *I. atropurpurea* are genetically distinct, while *I. petrana* and *I. atrofusca* gene pools are highly overlapping and constitute a single species at a very early step of differentiation into two.

Phylogenetic tree produced with ITS suggests ancient origin of *I. mariae* and recent origin of the other three species. This makes unlikely a single scenario of the four species evolution, such as adaptive ecological radiation or allopatric speciation of geographically isolated populations. Although our results do not allow detailed reconstruction of the four species evolutionary history, our study does provide several insights on the four species evolution. Consistent with the modern view of speciation, current distribution of the four species appears to reflect an interplay of (limited)

gene flow and selection. Very limited gene flow due to short pollen and seed dispersal distance has a crucial role creating a spatial structure of genetically differentiated clusters. These clusters undergo environment-specific selection which does not differ much among those inhabiting the Negev desert, but does differ between those from the Negev desert and those from the Mediterranean coast. The latter fact is reflected in no reproductive isolation among *I. atrofusca*, *I. mariae* and *I. petrana*, but selection against hybrids *I. atrofusca* × *I. atropurpurea* in native *I. atrofusca* environment. In addition, *I. atropurpurea* was the most different among the four species in flowering time. The desert *I. atrofusca* was reproductively isolated from coastal *I. atropurpurea*, but not from the desert *I. mariae* although genetically the first two are much closer than *I. atrofusca* and *I. mariae*. These findings suggest that the current distribution of the four species reflects several waves of colonization that occurred from southwestern Asia during the Pleistocene when southwest Asian steppe formations expanded into the Near East, followed by local selection in different climatic and soil settings and very limited gene flow among the populations.

The major conclusion of our study is that under weak selection and no gene flow reproductive isolation may not evolve.



**О происхождении чилийского культурного картофеля  
(*Solanum* sect. *Petota* Dumort.)**

Т.А. Гавриленко, И.Г. Чухина, О.Ю. Антонова, Н.С. Клименко,  
Л.Ю. Новикова

*ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений  
имени Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург  
tatjana9972@yandex.ru*

**On the origin of Chilean cultivated potato  
(*Solanum* sect. *Petota* Dumort.)**

T.A. Gavrilenko, I.G. Chukhina, O.Yu. Antonova, N.S. Klimenko,  
L.Yu. Novikova

Секция *Petota* объединяет многочисленные клубнеобразующие виды рода *Solanum*; разные систематики выделяют от 112 (Spooner et al., 2014) до 235 (Hawkes et al., 1990, 1994) видов картофеля. Отдельные виды секции введены в культуру, разные специалисты описывают от 3 (Dodds, 1962) до 17 (Букасов, 1978) культурных видов, среди которых важнейшее значение имеет *S. tuberosum* L.

Отечественные систематики (Юзепчук, Букасов, 1929; Букасов, 1978) сформулировали гипотезу полицентрической доместикации, согласно которой картофель независимо был введен в культуру на территории современных (1) южного Перу–Боливии; (2) материковой части южного Чили и прилегающих островов; (3) в северных Андах (Колумбия–Эквадор). В каждом из этих центров в доместикацию были вовлечены популяции различных диких видов. Предшественниками чилийского культурного картофеля *S. chilotanum* (Buk. et Lechn.) Hawk. были дикие виды из южной материковой части Чили и архипелагов Чонос и Чилое (~41–43° ю.ш.): *S. leptostigma* Juz., *S. molinae* Juz., *S. ochoanum* Lechn., *S. zykini* Lechn. (Юзепчук, Букасов, 1929; Буксов, 1933, 1978; Юзепчук, 1937; Лехнович, 1978). Юджент (Ugent et al. 1987) рассматривал дикий вид центрального Чили *S. maglia* Schlecht. в качестве предшественника чилийского культурного картофеля. Другие дикие виды, произрастающие на материковой части северного и центрального Чили – *S. infundibuliforme* Phill., *S. medians* Bitt., по мнению ведущих систематиков секции *Petota*, не участвовали в процессах доместикации.

Согласно гипотезе моноцентрической доместикации (Salaman, 1946; Hawkes, 1956, 1990; Correll, 1962; Simmonds, 1964) картофель был введен в культуру в районе бассейна оз. Титикака и впоследствии из этого перуано–боливийского центра тетраплоидный андийский

культурный картофель *S. andigenum* Juz. et Buk. был интродуцирован в Чили. Salaman (1937), Hawkes (1956, 1990), Correll (1962) полагали, что южнее  $\sim 35^\circ$  ю.ш. диких видов картофеля нет; виды *S. leptostigma*, *S. molinae*, *S. zykini*, *S. ochoanum* считали натурализовавшимися в естественных сообществах культурным картофелем *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* (= *S. tuberosum* var. *chilotanum* Buk. et Lechn., *S. chilotanum* (Buk. et Lechn.) Hawk.).

В последние десятилетия сформулирована новая гипотеза доместикации, согласно которой картофель первоначально был введен в культуру в районе южного Перу, откуда впоследствии был интродуцирован в различные регионы Южной Америки. При интродукции культурного картофеля в Чили одним из этапов могла быть спонтанная гибридизация *S. andigenum* с популяциями диких боливийско-аргентинских видов *S. tarijense* – *S. berthaultii* (Hosaka, 2002, 2003, 2004; Spooner et al., 2007; Gavrilenko et al., 2013). Эту гипотезу подтверждают данные молекулярно-генетического анализа образцов полевых коллекций многочисленных диких и культурных видов картофеля, в котором была выявлена специфическая делеция в 241 п.о. в межгенном спейсере *ndhC/trnV* хДНК (=маркер Т-типа пластома) только у представителей трех таксонов:  $\sim 90\%$  аборигенных чилийских сортов (*S. chilotanum*), у  $\sim 10\%$  образцов диких видов *S. berthaultii* (= *S. tarijense*) и у  $\sim 5\%$  андийских аборигенных сортов (*S. andigenum*).

До настоящего времени остаются дискуссионными вопросы о происхождении (автохтонном или аллохтонном) чилийских видов картофеля, как культурных, так и дикорастущих, их таксономическом разнообразии в пределах материковой и островной части южного Чили.

Для получения объективных знаний о таксономическом разнообразии и филогении чилийских аборигенных видов картофеля в настоящей работе были проведены молекулярно-генетические исследования образцов из гербарной коллекции ВИР [WIR]. В фондах WIR хранится подавляющее большинство уникальных аутентичных гербарных образцов, на основе которых отечественными систематиками были описаны многие таксоны картофеля, предложены гипотезы полицентрической доместикации картофеля и происхождения ряда видов. За последнее столетие под влиянием антропогенных факторов значительно изменилась структура генетического разнообразия культурных видов. После эпифитотии, затронувшей Чили в середине прошлого века в значительной степени было утрачено разнообразие аборигенного чилийского картофеля (Correll, 1962), поэтому имеющиеся гербарные образцы, собранные в конце 1920-х начале 1930-х годов являются едва ли не единственными материалами, фиксирующими это разнообразие.

## Материалы и методика

Гербарные образцы в основном были получены в результате репродукции (первой или второй) на опытных делянках ВИР семян и клубней картофеля, собранных во время экспедиций по территории Южной и Центральной Америки в первой половине 20 века, а также были загербаризированы в местах непосредственного произрастания видов картофеля. Для анализа были взяты пробы: *S. chilotanum* – 49 гербарных листов; *S. andigenum* – 65 листов; *S. molina* – 4; *S. leptostigma* – 3; *S. maglia*, *S. ochoanum* и *S. zukinii* по 2 листа. Из всех гербарных образцов 116 собраны в начале 20 века (1928–1931 гг.), подавляющее большинство (81) составляют листья 1929 г. сбора. В изучение также был взят гербарный лист *S. maglia* из коллекции Фишера [LE] 1831 года сбора. 74 листа из отобранных – лектотипы, 15 – голотипы, 6 – синтипты.

Выделение ДНК проводили из растительного материала, отобранного с аутентичных гербарных образцов кураторами гербариев WIR и LE. Использовали модифицированный нами ранее метод СТАВ-экстракции (Gavrilenko et al., 2013), для восстановления полифенолов, частично окисленных в гербаризированных растительных тканях, экстракционный буфер содержал повышенное количество меркаптоэтанола (1,5%). Особо загрязненные препараты дополнительно очищали на сорбирующих миниколонках (набор фирмы Invitrogen; www.invitrogen.com).

Т тип хлДНК определяли при помощи маркера H1, детектирующего делецию в 241 п.о. в межгенном спейсере *ndhC/trnV* хДНК (Hosaka, 2002). Кроме того, использовали CAPS-маркеры H2/HaeIII, H3/DraI, разделяющие T-тип на несколько гаплогрупп (Hosaka, 2003).

Анализ полиморфизма пластидных микросателлитных локусов (cpSSR) проводили с использованием 8 пар праймеров: STCP1, STCP3, STCP4, STCP7, STCP10, STCP11, NTCP6 и NTCP12, использованных ранее для анализа обширной выборки из 392 образцов полевой коллекции (Gavrilenko et al., 2013). Праймеры серии STCP были разработаны нами на основании данных о первичной последовательности пластидного генома картофеля сорта Desiree (номер в Генбанке DQ231562.1). Праймеры NTCP были созданы на основе анализа последовательности пластома другого вида семейства пасленовых – *Nicotiana tabacum* (Bryan et al., 1999).

Условия проведения ПЦР соответствовали протоколам авторов праймеров (Bryan et al., 1999; Gavrilenko et al., 2013; Hosaka, 2002, 2003).

Электрофоретическое разделение фрагментов при анализе пластидных микросателлитов осуществляли в 6,5% денатурирующих

ПААГ на установке LI-COR DNA Analyzer 4300S (LI-COR, [www.licor.com](http://www.licor.com)). В качестве стандартов молекулярного веса использовали маркеры 50–350 b.p. IRD700/IRD 800 (Li-Cor).

При проведении STS- и CAPS-анализа фрагменты ДНК разделяли в 2% горизонтальных агарозных гелях в буфере TBE с окраской бромистым этидием и визуализацией в УФ свете. Для CAPS-анализа использовали рестриктазы BamHI, HaeIII и DraI фирмы СибЭнзим (<http://russia.sibenzyme.com/>).

Кластерный анализ проводили при помощи программы DARwin5 5.0.158 (<http://darwin.cirad.fr/darwin>). Расстояния рассчитаны по Дайсу (Dice): кластеризация осуществлялась методом «ближайшего соседа», невзвешенный вариант (UnWeighted Neighbor-Joining).

### Результаты

T-тип хлДНК был выявлен у 47 (97,9%) из 48 гербарных образцов *S. chilotanium*, у двух из 65 образцов *S. andigenum*, а также у всех изученных образцов *S. leptostigma*, *S. molinae*, *S. ochoanum* и *S. zykini*.

Ранее Хосака при помощи маркеров H2/HaeIII и H3/DraI смог разделить T-тип хлДНК у *S. tarijense* на 5 гаплогрупп (Hosaka, 2003). В анализируемой выборке все образцы с T-типом пластид и cpSSR гаплотипом III были единообразны и полностью соответствовали только одной из гаплогрупп Hosaka (2003).

Полиморфизм 8 пластидных микросателлитов (STCP 1, STCP 3, STCP 4, STCP 7, STCP10, STCP 11, NTCP 6, NTCP 12) был исследован для 111 образцов выборки. Все локусы оказались полиморфны, в совокупности в них было выявлено 26 аллелей.

Различные сочетания аллелей в исследуемой выборке формировали 14 cpSSR гаплотипов: четыре основных, объединяющие 94 образца, соответствовали гаплотипам I, II, III, VI, определенным ранее для образцов полевой коллекции (Gavrilenko et al., 2013). Кроме того, у *S. andigenum* были детектированы три минорных (по 2 образца) и семь уникальных гаплотипов. Гаплотип I был выявлен у 5 образцов *S. andigenum*. Гаплотип II включал 29 образцов: 25 образцов *S. andigenum*, 2 образца *S. chilotanium* и 2 образца *S. maglia*. Гаплотип VI формировали 7 образцов *S. andigenum*. Наиболее многочисленный гаплотип III имели 57 образцов, включая: 45 образцов *S. chilotanium*, 3 – *S. leptostigma*, 4 – *S. molinae*, 2 – *S. ochoanum*, 1 – *S. zykini* и 2 образца *S. andigenum*. cpSSR гаплотип III полностью соответствовал T-типу хлДНК.

Таким образом, из 62 образцов Южного Чили, 60 образцов: *S. chilotanium* (47 из 49 образцов) и все образцы *S. leptostigma*, *S. molinae*, *S. ochoanum*, *S. zykini* имели T-тип хлДНК, один и тот же

срSSR гаплотип III и на срSSR кластере сгруппировались в самостоятельную ветвь, обособленную от гаплогрупп *S. andigenum*.

В сравнимой по численности выборке *S. andigenum* выявлено 14 срSSR гаплотипов.

Полученные данные не дают однозначного ответа на вопрос о происхождении чилийского культурного картофеля. Все проанализированные образцы *S. leptostigma*, *S. molinae*, *S. ochoanum*, *S. zykini*, рассматриваемые отечественными систематиками в качестве предшественников *S. chilotanum*, имели тот же тип хлДНК (Т) и тот же срSSR гаплотип (III), что и чилийские аборигенные сорта. С другой стороны, единообразие 60 образцов южного Чили, относящихся к 5 таксонам, наличие единичных образцов *S. andigenum* с таким же гаплотипом, а также выявление генотипов с Т-типом цитоплазмы в популяциях диких боливийско-аргентинских видов *S. tarijense* – *S. berthaultii* (Hosaka, 2003; Gavrilenko et al., 2013) свидетельствует в пользу аллохтонного происхождения картофеля в южном Чили.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 15-04-06846а.

## Строение спородермы и систематика рода

### *Ribes* L. (Grossulariaceae)

О.А. Гаврилова<sup>1</sup>, О.А. Тихонова<sup>2</sup>, А.Н. Иванова<sup>1</sup>, О.В. Костина<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург,  
gavrilova@binran.ru

<sup>2</sup> ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений  
имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург

## Sporoderm structure and taxonomy of the genus

### *Ribes* L. (Grossulariaceae)

O.A. Gavrilova, O.A. Tikhonova, A.N. Ivanova, O.V. Kostina

В настоящее время большинство исследователей, следуя системе А. Rehder (1954), рассматривают смородину и крыжовник в составе одного рода *Ribes* L. семейства Grossulariaceae DC. В пределах данного рода А. Rehder (1954) выделяет 4 подрода: *Berisia* Spach., *Ribesia* Berl., *Grossularioides* Jancz. и *Grossularia* Rich., подразделяя каждый на ряд секций. Род *Ribes* ранее включался в состав семейства Saxifragaceae Juss., и до сих пор не существует единого мнения по поводу выделения рода в самостоятельное семейство.

Исследования морфологии пыльцы крыжовниковых проводились главным образом с помощью СМ, реже СЭМ (Арабабян, 1963; Verbeek-Reuvers, 1977; Gui Mingzhu et al., 1989; Huang Pu-hwa, Ye Wan-hui, 1989; Wronska-Pilarek, 1998; Гаврилова, Тихонова, 2013; Kendir et al., 2015) Палинологические данные однозначно свидетельствуют в пользу выделения крыжовниковых в отдельное семейство.

Исследования, проведенные нами ранее, показали, что пыльцевые зерна представителей рода средних размеров, от 18 до 43 мкм в диаметре, сфероидальные, редко эллипсоидальные, в очертании округлые, реже овальные. Апертуры главным образом сложные, включающие в себя борозды или поры (апертуры в эктэксине) и оры (апертуры в эндэксине). 4–6-бороздно-6–12-оровые пыльцевые зерна обнаружены у всех крыжовников подрода *Grossularia* и смородин секции *Heritiera* Jancz. подрода *Ribesia*, у других смородин зерна 4–12-порово-оровые. Только у пыльцы *R. horridum* Rupr. (подрод *Grossularioides*) обнаружены простые апертуры – три или четыре глобально расположенные поры. Поверхность спородермы от гладкой и редкомикроперфорированной до морщинистой, микрошиповатой и шипиковатой. Для изучения ультраструктуры оболочки пыльцы были выбраны виды, относящиеся к разным подродам и обладающие различными апертурными типами пыльцевых зерен, и/или виды, являющиеся родительскими для гибридов.

С помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) стандартными методами нами исследована спородерма следующих

видов: *R. grossularia* L., *R. divaricatum* Dougl., *R. niveum* (Lindl.) Spach (подрод *Grossularia*), *R. sachalinense* (Fr. Schmidt) Nakai (секция *Heritiera*, подрод *Ribesia*), *R. aureum* Pursh (секция *Symphocalyx* Berl., подрод *Ribesia*), *R. nigrum* subsp. *europaeum* Jancz. (секция *Eucoresosma* Jancz., подрод *Ribesia*) *R. horridum* (подрод *Grossularioides*), а также смородинно-крыжовниковых гибридов *Ribes* x *nigrolaria* Rud. Bauer et A. Bauer (номерных гибридов Э. Кип 3231 и В1323/3, сортов Jošta и Kroma). Материал был зафиксирован 2,5% глутаровым альдегидом на 0,1М фосфатном буфере pH 7,2, посфиксирован в 1% OsO<sub>4</sub> на воде и контрастирован 0,5% ацетатом урана. Далее он был обезвожен в серии спиртов и ацетоне и заключен в эпон по стандартной методике. Срезы были дополнительно контрастированы ацетатом урана и цитратом свинца. Пыльцевые зерна, обработанные стандартным ацетолитическим методом, были исследованы с помощью конфокального лазерного сканирующего микроскопа (КЛСМ) по О. Гавриловой (2014).

Исследования проводились на ТЭМ Hitachi-H600 и КЛСМ LSM 780 (программное обеспечение Zen 2011) в Центре Коллективного Пользования БИН РАН. Материал для исследований был получен из коллекций черной смородины и крыжовника научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», а также из Гербария и коллекций открытого грунта Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН.

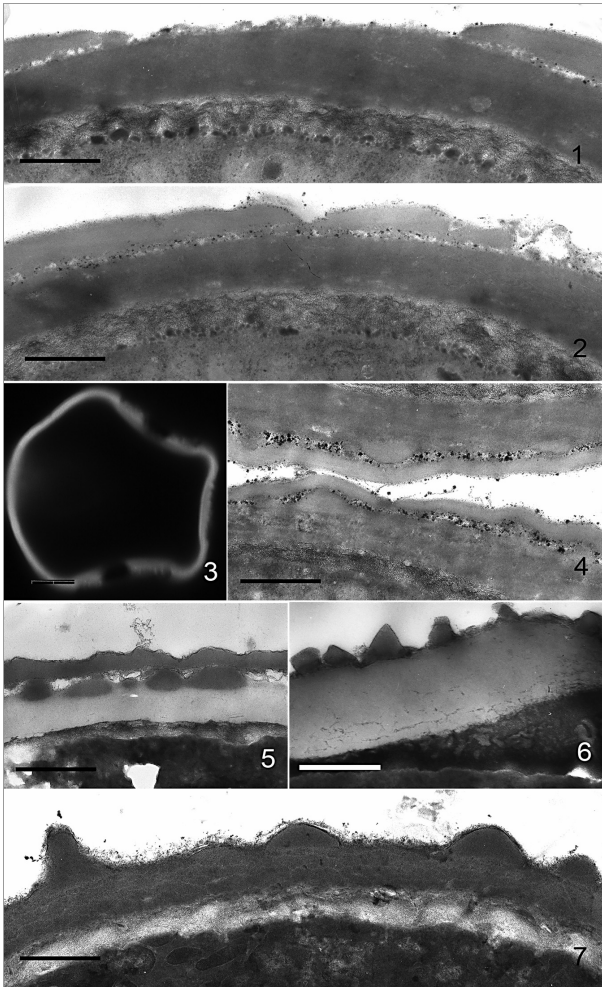
Спородерма смородин и крыжовников состоит из интины и экзины, интина выстилает всю внутреннюю поверхность пыльцевого зерна, существенно утолщается в области апертур, не монотонная, волнистость многослойная. У стерильных пыльцевых зерен при сформированной экзине интина отсутствует.

На оптическом срезе, полученном с помощью КЛСМ, экзина однородна, отличить два слоя невозможно, толщина экзины более или менее равномерная, заметны апертурные области (рис. 1: 3).

С помощью ТЭМ выявляется, что эндэкина всех изученных видов довольно толстая (часто толще эктэзины), в области апертур утолщается иногда в 2–3 раза; структура неоднородная, спрессованная, заметна параллельная исчерченность. Эндэкина отличается от эктэзины по электронной плотности у разных видов в разной степени отчетливости.

Наибольшее разнообразие обнаружено в строении эктэзины – именно этот признак характеризует различные виды и даже типы пыльцевых зерен в семействе. У *R. nigrum* subsp. *europaeum* и *R. aureum* пыльцевые зерна глобально порово-оровые с гладкой поверхностью с редкими микроперфорациями. Эктэкина смородин тектатная, с толстым тектумом, крайне узким инфратектумом (рис. 1: 1). Тектум пронизывают редкие микроперфорации. Инфратектум состоит из мелких, часто осмео-

фильных гранул; признать эту структуру столбиковой невозможно. Гранулы на поверхности в области апертур той же природы (рис. 1: 2).



**Рис. 1. Ультраструктура спородермы видов рода *Ribes* (1, 2, 4–7 – ТЭМ, 3 – КЛСМ):**

1–3 – *R. nigrum* subsp. *europaeum*, 4 – *R. sachalinense*, 5, 6 – *R. niveum*, 7 – *R. horridum*, 3 – оптический срез пыльцевого зерна, 1 – участок спородермы в области апертуры (в центре), 2 – участок спородермы внеапертурной области, справа апертура, 4 – участки спородермы внеапертурной области двух соседних пыльцевых зерен, 5, 7 – участок спородермы внеапертурной области, 6 – участок спородермы в области апертуры. Масштабная линейка: 1, 2, 4–7 – 1 мкм, 3 – 5 мкм.

У представителей секции *Heritiera*, единственной секции смордин, пыльцевые зерна бороздно-оровые. Поверхность экзины изученного с помощью ТЭМ вида *R. sachalinense* – морщинистая. В строении эктэзины в области, прилегающей к эндэзине, обнаруживаются более



крупные, но разноразмерные, округлые или уплощенные элементы, определяемые нами как прерывистый подстилающий слой (рис. 1: 3). От тектума подстилающий слой отделяется более мелкими гранулами инфратектума. Тектум в безапертурных областях одинаковый по толщине; морщинистая поверхность спородермы, выявляемая на СЭМ, возникает в результате неравномерного расположения внутренних элементов эктэскины.

Крыжовники также обладают бороздно-оровыми пыльцевыми зернами. У *R. grossularia*, *R. divaricatum* поверхность эскины почти гладкая, редкомикроперфорированная, структура эктэскины подобна таковой у *R. sachalinense*, однако подстилающие элементы крупнее, шире, более плотно расположены и не формируют волнистость на поверхности. У *R. niveum* поверхность микрошиповатая (микрошипики около 0,1 мкм по высоте/основанию). У этого вида в структуре эктэскины элементы, прилегающие к эндэскине, более всего похожи на столбики, однако не достигают покрова – это опять же элементы прерывистого подстилающего слоя (рис. 1: 5). Они располагаются на поверхности в апертурной области в виде зубчатых или угловатых гранул (рис. 1: 6). Микрошипики на поверхности являются исключительно покровными образованиями, благодаря тому, что покров разный по толщине.

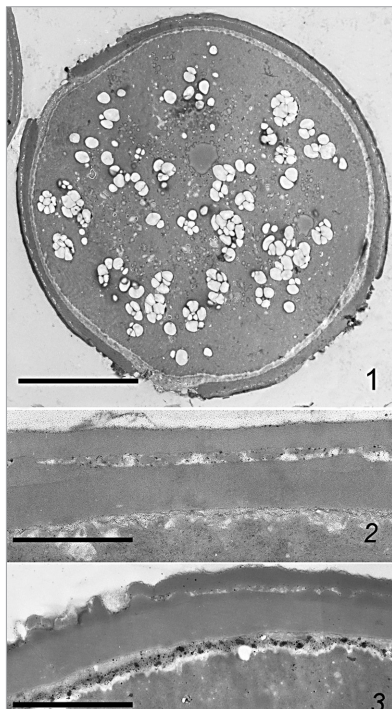
Подрод *Grossularioides* состоит из трех видов, только у этих видов семейства пыльцевые зерна 3–4-поровые и атектатная, шипиковатая эскина. На срезе пыльцы исследованного нами вида *R. horridum* показано, что отдельные однородные шипики 0,5–1 мкм по высоте/основанию располагаются непосредственно на толстой неоднородной эндэскине (рис. 1: 7).

Смородинно-крыжовниковые гибриды, включенные в исследование, имеют различное генетическое происхождение, в числе их предков присутствуют *R. nigrum* subsp. *europaeum* и *R. grossularia*. Исходными формами при получении гибридов также служили *R. divaricatum* (Jošta) и *R. niveum* (Кромта). Точное генетическое происхождение смородинно-крыжовниковых гибридов В 1323/3 и 3231 (Великобритания, Е. Кип) не установлено. Морфологически гибриды имеют пыльцевые зерна смешанного смородинно-крыжовникового типа со сложными апертурами, по форме эктоапертуры встречаются и борозды, и поры, причем часто у одного и того же зерна. Спородерма гибридов типична для рода, но по строению эктэскины большее сходство обнаруживается с эктэскиной *R. nigrum* subsp. *europaeum*, хотя найдены и некоторые элементы подстилающего слоя, характерные для спородермы крыжовников. Можно описать ультраструктуру оболочки пыльцевых зерен гибридов как переходную, промежуточную.

**Рис. 2. Ультраструктура спородермы гибридов рода *Ribes* (ТЭМ)**

1, 2 – гибрид 3231, 3 – Jošta:

- 1 – срез пыльцевого зерна,
  - 2 – участок спородермы внепертурной области,
  - 3 – участок спородермы в области апертур (слева) и во внепертурной области (справа).
- Масштабная линейка: 1 – 10 мкм, 2 – 1 мкм, 3 – 2 мкм.



Таким образом, выявлено, что род *Ribes* имеет весьма специфическую, характерную спородерму. Виды рода отличаются друг от друга по ультраструктуре экины. Обнаружено соответствие строения спородермы общей морфологии пыльцевых зерен и таксономическому разделению рода на подроды, иногда даже секции.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 15-04-06386\_а.

#### Литература

- Агабабян В.Ш. К палиноморфологии рода *Ribes* L. // Известия АН Арм. ССР. Сер. биол. науки. 1963. Т. 16, № 4. С. 93–98.
- Гаврилова О.А. Применение конфокальной лазерной сканирующей микроскопии (КЛСМ) для исследования морфологии оболочки пыльцевых зерен // Бот. журн. 2014. Т. 99, № 10. С. 1139–1147.
- Гаврилова О.А., Тихонова О.А. Разнообразие форм пыльцевых зерен и их распределение у некоторых видов и гибридов крыжовниковых // Труды Кар НЦ. 2013. № 3. Сер. Экспериментальная биология. С. 82–92.
- Gui Mingzhu, Mi Zhongxiang, Hu Baozhong. Electron microscope examination of pollen morphology in *Ribes nigrum* // Journ. Northeast Agric. Univ. 1989. Vol. 20, № 1. P. 37–44.
- Huang Pu-hwa, Ye Wan-hui. Pollen morphology of *Ribes* L. and its taxonomic significance // Acta Phytotax. Sin. 1989. Vol. 27, N 5. P. 378–385.
- Kendir G., Güvenç A., Acar A., Çeter T., Pınar N.M. Fruits, seeds and pollen morphology of Turkish *Ribes* L. (Grossulariaceae) // Pl. Syst. Evol. 2015. Vol. 301, N 1. P. 185–199.
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs. Ed. 2. New York: Macmillan, 1954. 996 p.
- Verbeek-Reuvers A.A.M.L. The Northwest European Pollen Flora, 12. Grossulariaceae. // Rew. Palaeobot. Palynol. 1977, Vol. 24, N 3. P. 107–116.
- Wronska-Pilarek D. Pollen morphology of the polish native species of the genus *Ribes* L. // Acta Soc. Bot. Poloniae. 1998. Vol. 67, N 3–4. P. 275–285.

**Новые и интересные виды  
рода *Luticola* D.G. Mann 1990 (Bacillariophyceae)  
из водоёмов Юго-Восточной Азии**

А.М. Глущенко<sup>1</sup>, И.В. Кузнецова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Калужский государственный университет имени К.Э. Циолковского,  
Калуга, closterium7@gmail.com*

<sup>2</sup> *Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН, Борок*

**New and interesting species  
of the genus *Luticola* D.G. Mann 1990 (Bacillariophyceae)  
from water bodies of South-East Asia**

A.M. Glushchenko, I.V. Kuznetsova

Род *Luticola* D.G. Mann был описан в 1990 году. Традиционно виды этого рода рассматривали в составе рода *Navicula* sensu lato и ряда других, таких как *Stauroneis*, *Pinnularia*, *Schizonema*, *Placoneis* (Round et al., 1990). Его представители широко распространены в пресных, солоноватых и морских экосистемах, достигая наибольшего видового разнообразия в антарктическом регионе. По данным таксономической ревизии Levkov et al. (2013) известно примерно 200 видов. В настоящее время также описываются как новые для науки виды *Luticola*, так и производятся новые комбинации (Zidarova et al., 2014; Глущенко, Куликовский, 2015).

Флора диатомовых водорослей континентальной части Юго-Восточной Азии, в частности, Восточного Индокитая (Лаос, Камбоджа и Вьетнам) изучена слабо, существуют лишь отдельные работы (Amossé, 1969, Foged, 1971; Ohno et al., 1972). В последнее время стали появляться публикации, в которых рассматриваются разные группы диатомовых данного региона (Blanco et al., 2012, Gusev, Kulikovskiy, 2014; Kociolek et al., 2015; Kulikovskiy et al., 2015; Глущенко, Куликовский, 2015). Распространение 20 видов *Luticola*, приуроченных к странам Юго-Восточной Азии, было дано нами ранее, на основе анализа литературных и собственных данных (Глущенко, Куликовский, 2015). В докладе нами будет подробно обсуждаться морфология и распространение видов, выявленных в период 2015–2016 гг.

По результатам анализа материала из разнотипных водоёмов Лаоса, Камбоджи и Вьетнама, нами было обнаружено 11 видов, 5 из которых являются новыми для науки. Новыми для флоры данного региона являются *L. belawanensis* Levkov et Metzeltin, *L. tropica* Levkov, Metzeltin et Pavlov, *L. intermedia* (Hustedt) Levkov, Metzeltin et Pavlov, *L. tujii* Levkov, Metzeltin et Pavlov, *L. taylorii* Levkov, Metzeltin et

Pavlov. *L. inserata* ранее был проиллюстрирован для Вьетнама (Amossé, 1969).

*L. belawanensis*, *L. inserata* и *L. tropica*, являясь солоноватоводными видами, были зарегистрированы нами в перифитоне мангровых зарослей п-ова Хонь Хео (Вьетнам), солёность воды достигала 34‰, что соответствует солёности Индийского океана. Остальные обнаруженные виды являются пресноводными.

Пять новых для науки видов (*L. laosica* Glushchenko, Kulikovskiy et Kociolek sp. nov., *L. bolavenensis* Glushchenko, Kulikovskiy et Kociolek sp. nov., *L. robustaformis* Glushchenko, Kulikovskiy et Kociolek sp. nov., *L. pseudodistinguenda* Glushchenko, Kulikovskiy et Kociolek sp. nov., *L. renelecohui* Glushchenko, Kulikovskiy et Kociolek sp. nov.), за исключением последнего, известны только из типовых местонахождений.

Нами не были обнаружены виды, непосредственно описанные из водоёмов Вьетнама или же приводившиеся для них, за исключением *L. inserata*. Это может говорить об их ограниченном распространении. С другой стороны, мы обнаружили *Luticola* (например, *L. muticoides* (Hustedt) D.G. Mann, *L. taylorii*), обитающие только в водоёмах Юго-Восточной Азии и Африки (включая о. Мадагаскар) и неизвестные из Неотропиков. Наличие таких видов может свидетельствовать об общности происхождения флор данных континентов.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 14-14-00555).

#### Литература

Глуценко А.М., Куликовский М.С. Виды рода *Luticola* (Bacillariophyceae) в водоёмах Лаоса и Вьетнама // Бот. журн. 2015. Т. 100, № 8. С. 799–804.

Amossé A. Note sur des Diatomées récoltées en Indochine // Rev. Algol., Nouv. Sér. 1969. Т. 9. P. 326–344.

Blanco S., Álvarez-Blanco I., Cejudo-Figueiras C., Bécares E. Contribution to the diatom flora of Cambodia: five new recent freshwater taxa // J. Syst. Evol. 2012. Vol. 50. P. 258–266.

Foged N. Freshwater diatoms in Thailand // Nova Hedwigia. 1971. Vol. 22. P. 267–369.

Gusev E.S., Kulikovskiy M.S. Centric diatoms from Vietnam reservoirs with description of one new *Urosolenia* species // Nova Hedwigia. Beiheft. 2014. Vol. 143. P. 111–126.

Kociolek J.P., Glushchenko A., Kulikovskiy M. Typification, valve ultrastructure, and systematic position of *Gomphonema gomphopleuroides* Amosse ex Kociolek, Glushchenko & Kulikovskiy, an endemic diatom from Southeast Asia // Diatom Research. 2015. Vol. 30, N 3. P. 247–255.

*Kulikovskiy M., Glushchenko A., Kociolek J.P.* The diatom genus *Oricymba* in Vietnam and Laos with description of one new species, and a consideration of its systematic placement // *Phytotaxa*. 2015. Vol. 227, N 2. P. 120–134.

*Levkov Z., Metzeltin D., Pavlov A.* 2013. *Luticola* and *Luticolopsis*. Diatoms of Europe. Vol. 7. Königstein: Koeltz Scientific Book. 598 p.

*Ohno M., Fukushima H., Kobayashi T.* Diatom flora of the Mekong water system, Cambodia // *Natural Science*. 1972. Vol. 20. P. 1–24.

*Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G.* The Diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990. 747 p.

*Zidarova R., Levkov Z., Van de Vijver B.* Four new *Luticola* taxa (Bacillariophyta) from Maritime Antarctica // *Phytotaxa*. 2014. Vol. 70, N 3: P. 155–168.

**Ближайшие родственники наземных растений  
(Zygnematomphyceae, Streptophyta): современное состояние  
филогенетики и систематики**

А.А. Гончаров, В.В. Шохрина  
ФНЦ Биоразнообразие ДВО РАН, Владивосток  
gontcharov@biosoil.ru

**The closest relatives of land plants (Zygnematomphyceae,  
Streptophyta): current state of phylogenetics and taxonomy**

A.A. Gontcharov, V.V. Shokhrina

Автотрофные организмы, использующие энергию солнца для синтеза органических веществ, сыграли ключевую роль в эволюции жизни на Земле. Особое место в этом процессе играли зеленые растения, характеризующиеся наличием двух мембран, собранных в стопки тилакоидов и хлорофиллов *a* и *b*, приобретенных в результате первичного эндисимбиоза. Царство зеленых растений (Viridiplantae) – естественная группа эукариот, отличающаяся исключительным разнообразием морфологических признаков, особенностями структурной организации клетки, жизненных циклов, способов размножения и биохимии. Возраст их древнейших ископаемых остатков оценивается в 750 млн лет (Butterfield et al., 1994; Butterfield, 2009), тогда как датировки по молекулярным данным предполагает, что Viridiplantae существенно старше – возможно, более миллиарда лет (Douzery et al., 2004; Hedges et al., 2004; Yoon et al., 2004; Berney, Pawlowski, 2006; Roger, Hug, 2006; Herron et al., 2009). Реконструкция филогенетических отношений в царстве – чрезвычайно сложная задача, учитывая их разнообразие, вымирание некоторых ключевых групп и различия в паттернах молекулярной эволюции. Установлено, что Viridiplantae слагается двумя устойчивыми кладами – Chlorophyta и Streptophyta, дивергировавшими 725–1200 млн лет назад. (Hedges et al., 2004; Yoon et al., 2004; Zimmer et al., 2007). Chlorophyta объединяет большинство зеленых водорослей (до 10000 видов в 12 классах, 100 семействах и 700 родах), а Streptophyta – наземные растения (Embryophyta) и гетерогенный кластер стрептофитных водорослей (6 преимущественно бедных видами классов, 13 семейств и 122 рода), занимающих базальное положение в кладе. Члены этого кластера – пресноводные и наземные зеленые водоросли: одноклеточные жгутиковые Mesostigmatophyceae, сарциноидные Chlorokybophyceae, нитчатые Klebsormidiophyceae, Zygnematomphyceae, отличающиеся половым размножением в форме конъюгации и полным отсутствием жгутиков и жгутикового аппарата, и морфоло-

гически наиболее сложные Charophyceae и Coleochaetophyceae, характеризующиеся истинной многоклеточностью и наличием плазмодесм, паренхимного или ветвящегося нитчатого таллома с апикальным ростом и оогамным половым процессом.

Древние стрептофитные водоросли вышли на сушу и колонизовали ее около 500–450 миллионов лет назад. Они успешно адаптировались к условиям жизни на земле, научились жить и размножаться в условиях практически полного отсутствия воды, и в конечном итоге эволюционировали в наземные растения (Zhong et al., 2013; Delwiche, Cooper, 2015). Выход зеленых растений на землю стал ключевым событием, изменившим биогеохимию и историю планеты. Практически повсеместное и массовое развитие наземных растений изменило химический состав атмосферы, привело к появлению почвы, что, в свою очередь, создало условия для выхода на землю других форм жизни. Растения оказали большое влияние и на развитие человечества, обеспечив его продуктами питания и создав условия для появления современного общества.

В 70–80 годы прошлого столетия ультраструктурные (особенности деления клетки и строения жгутикового аппарата) и биохимические (особый ферментный профиль) данные были основными критериями, определявшими принадлежность некоторых зеленых водорослей к стрептофитной линии (Mattox, Stewart, 1984). Начиная с 90-х годов прошлого столетия исследования, базирующиеся на анализе хлоропластных и ядерных геномов, а в настоящее время и транскриптомов, подтвердили и существенно дополнили ранние представления о филогенетических отношениях в отделе Streptophyta (Timme et al., 2012; Wickett et al., 2014; Delwiche, Cooper, 2015). Эти схемы наполнились данными биохимических и иммунологических анализов строения клеточной стенки стрептофитов, информацией о клеточной биологии, гормональной и сигнальной системах (Popper, Fry, 2003; Popper, 2008; Sørensen et al., 2010, 2011, 2012; Zhang, van Duijn, 2014; Ju et al., 2015; O'Rourke et al., 2015).

Родственные отношения между основными группами стрептофитных водорослей активно изучаются последние 20–15 лет. Базальное положение Mesostigmatophyceae, Chlorokybophyceae и Klebsormidiophyceae на древе Streptophyta можно считать твердо установленным (Lemieux et al., 2007; Rodriguez-Ezpeleta et al., 2007; Timme et al., 2012), хотя еще относительно недавно принадлежность *Mesostigma* к стрептофитным водорослям подвергалось сомнению (Lemieux et al., 2000; Turmel et al., 2002a, b). *Mesostigma* и *Chlorokybus* формируют кладу, в состав которой, возможно, входит и род *Spirotaenia*, традиционно счи-

тавшийся членом Zygnemophyceae (Gontcharov, Melkonian, 2004; Gontcharov, 2008).

Charophyceae, Coleochaetophyceae, Zygnematomphyceae и наземные растения формируют устойчивую вершинную кладу древа Streptophyta, однако порядок ветвления в этой клade остается противоречивым. Сестринские отношения между Zygnematomphyceae и наземными растениями поддержаны большинством геномных анализов (Timme et al., 2010; 2012; Wickett et al., 2014), однако это родство с трудом согласуется с достаточно простой морфологической организацией конъюгат и внешне напоминающим облик высших растений видом остальных претендентов на роль ближайшего родственника наземных растений – харовых и колеохетовых водорослей. Нельзя исключать, что по мере расширения выборки анализируемых таксонов и появления более совершенных методов анализа больших наборов данных могут появиться альтернативные филогенетические гипотезы. Тем не менее, допуская, что конъюгаты все же являются ближайшими родственниками наземных растений, и рассматривая с этой позиции морфологические особенности этой группы, можно предположить, что предковым состоянием для высших стрептофитных водорослей является ветвящийся нитчатый таллом, вероятнее всего, характеризовавшийся оогамией как способом размножения и размерами, сравнимыми с современными стрептофитными водорослями. Вполне вероятно, что упрощение морфологической организации конъюгат согласуется с гипотезой о происхождении этой группы от более сложно устроенного предка и является результатом адаптации к обитанию в более сухих по сравнению с харовыми и колеохетовыми условиями. Простота строения могла давать конъюгатам преимущества в мелководных и временных водных местообитаниях, поскольку мелким организмам требуется меньше время на рост, а тонкая пленка воды обеспечивает их существование. Многие виды продуцируют обильную слизь, которая способствует сохранению воды в непосредственной близости от клетки. Важной эволюционной особенностью конъюгат является полное отсутствие жгутиков и использование скользящего движения в процессе полового размножения. Этот признак считается показателем адаптивного приспособления к жизни в наземных условиях.

Учитывая относительно невысокое родовое разнообразие большинства классов стрептофитных водорослей, проблемы их систематики, в основном, сводятся к проблеме концепции вида (*Klebsormidium* – Novis, 2006; Mikhailyuk et al., 2008; Rindi et al., 2008, 2011; Sluiman et al., 2008; Skalouda, Rindi, 2013; харовые – McCourt et al., 1999; Meiers et al., 1999; Mannschreck et al., 2006; Kato et al., 2008, 2010; Sakayama et al.,



2009a,b; Casanova, 2013) и полифилии внутриродовых таксонов, основанных на фенотипических признаках.

Не удивительно, что систематика наиболее богатого видами (около 4000) и родами (70–80) класса Zygnemorphyceae находится в кризисе (Gontcharov, 2008). Монофилия класса (положение на древе рода *Spirotaenia*), структура базального порядка Zygnematales и эволюционно продвинутого семейства Desmidiaceae были подвергнуты сомнению (Chen et al., 2012; Chen, Schagerl, 2012; Gontcharov, Melkonian, 2004, 2005, 2010, 2011; Guiry, 2013; Hall et al., 2008; Kim et al., 2012; Škaloud et al., 2011; 2012). Ситуация существенно осложнена тем, что многие традиционные рода конъюгат, основанные на морфологических признаках, являются полифилетичными. Так, в сем. Desmidiaceae, объединяющим около 2,500 видов из 30–33 родов, установлены 23 клады и три не поддержанных бутстрепом кластера, большинство из которых включает представителей 2 и более родов. При этом трудно назвать хотя бы один традиционный род десмидиевых, монофилия которого была бы подтверждена молекулярно-генетическими данными. Синапоморфные признаки, характеризующие новые клады, до сих пор неизвестны, как и родственные отношения между этими кладами. Сходная картина наблюдается и в основании древа конъюгат – пор. Zygnematales. Очевидно, что концепция рода в классе требует пересмотра, а родовая структура класса – ревизии, заключающейся в уточнении диагнозов большинства существующих родов и описании новых. Однако, отсутствие информации о синапоморфных или хотя бы диагностических признаках, характеризующих эти таксоны, затрудняет решение таксономических проблем конъюгат.

## Таксономическая ревизия и филогения трибы *Baphieae* (Fabaceae)

М.Ю. Гончаров<sup>1</sup>, М.Н. Повыдыш<sup>1</sup>, Г.П. Яковлев<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия, Санкт-Петербург  
mgonch@mail.ru

<sup>2</sup> Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

## Taxonomic revision and phylogeny of the tribe *Baphieae* (Fabaceae)

M.Yu. Goncharov, M.N. Povydysh, G.P. Yakovlev

Триба *Baphieae* Yakovl. – небольшая, достаточно изолированная группа мотыльковых. Она включает центральный род *Baphia* Lodd., а также несколько достаточно близких к нему небольших по объему родов: *Airyantha* Brummitt, *Baphiastrum* Harms, *Bowringia* Champ. ex Benth., *Dalhousiea* Wall. ex Benth. и *Leucomphalos* Benth. ex Planch., *Baphiopsis* Bak. Представители трибы произрастают только на территории тропиков Старого Света, причем подавляющее большинство видов встречаются на территории Африки и Мадагаскара. Вследствие достаточной архаичности и изолированности трибы она представляет значительный интерес для изучения. В настоящее время существует несколько различных взглядов на таксономический ранг этой группы, количество и объем родов, входящих в состав трибы.

Бафиевые традиционно включали в довольно крупную трибу *Sophoreae* s. l., в состав которой входили большинство мотыльковых, обладающих архаичными признаками. В 1972 г. Г.П. Яковлев впервые выделил эти таксоны во вновь описанную им трибу *Baphieae* Yakovl. R. Polhill (1981), формально сохранив *Sophoreae* s. l., разделил ее на 8 неформальных групп, в том числе выделив *Baphia* group, совпадающую по составу с *Baphieae*. Во время работы над проектом «Legumes of the World» T. Pennington et al. (2001) на основании молекулярных данных окончательно подтвердили мнение о немонофилетичности *Sophoreae* s. l., разделив ее на несколько монофилетичных групп – «клад». Представители *Baphieae* образовали отдельную кладу с высоким уровнем бутстреп-поддержки («*Baphia* clade»). На общем «древе» мотыльковых «*Baphia* clade» занимает достаточно изолированное положение, не относится к «базальным мотыльковым» и является сестринской к так называемой кладе Старого Света («Old World clade»). В этой работе также было высказано предположение о немонофилетичности рода *Baphia*. В недавней работе Cardoso et al. (2012) было

показано, что *Varpieae* образуют устойчивую кладу, сестринскую к кладе NPAАА (non-protein amino acid accumulating clade), включающей большинство эволюционно продвинутых представителей семейства. Основными морфологическими особенностями представителей трибы являются однолисточковые листья и разрывающаяся (у большинства представителей) при распускании бутона чашечка.

Целью данного исследования является таксономическая ревизия трибы и построение ее филогенетической системы на основании морфологических и молекулярных данных. В соответствии с поставленной целью были определены следующие задачи:

1. Изучение морфологии вегетативных и генеративных органов представителей трибы для выявления таксономически значимых признаков.

2. Секвенирование нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* и *matK* хлоропластного генома.

3. Анализ нуклеотидных последовательностей и построение филограммы на основании морфологических и молекулярных данных.

4. Обобщение результатов сравнительно-морфологического и молекулярно-генетического анализа трибы *Varpieae*, уточнение объема, ранга и номенклатуры таксонов, входящих в данную группу.

При выполнении работы мы использовали классический морфолого-географический метод, основанный на изучении гербарных образцов, а также метод молекулярно-филогенетического анализа. В ходе морфолого-географического исследования было изучено около 5000 гербарных листов, хранящихся в фондах БИН РАН и крупнейших европейских и африканских гербариях. Гербарные образцы для выделения ДНК были отобраны в Royal Botanic Gardens, Kew.

Молекулярно-филогенетический анализ на первом этапе проводили на основании данных анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* хлоропластного генома. Амплифицирование проводили методом PCR реакции с использованием стандартных праймеров (прямой – *tabC* и обратный – *tabD*). В качестве внешних групп нами были взяты представители родов *Ormosia* и *Hypocalyptus*. Выравнивание проводили с помощью программы ClustalW, входящей в пакет программ MEGA 5.05. Построение филогенетических деревьев осуществляли с помощью метода максимальной парсимонии с использованием пакета программ MEGA 5.05, TNT, и WinClada. Всего было получено 72 филогенетических дерева общей длиной 202 шага (CI=0, 76; RI=0, 81). Полученные деревья тестировались с помощью бутстреп-метода.

При анализе полученного филогенетического дерева было подтверждено, что триба *Vaphieae* представляет собой монофилетическую группу, состоящую из нескольких клад с высоким уровнем поддержки.

Клада I (*Dalhousiea* clade) состоит из представителей рода *Dalhousiea*. Клада является сестринской ко всем остальным представителям группы. К морфологическим синапоморфиям рода относятся длинночерешковые листья, крупные листовидные прицветнички и крупная чашечка, занимающая не менее трети длины цветка. По совокупности морфологических и молекулярных данных можно сделать предварительное предположение, о том, что род *Dalhousiea*, возможно, заслуживает выделения в отдельную подтрибу.

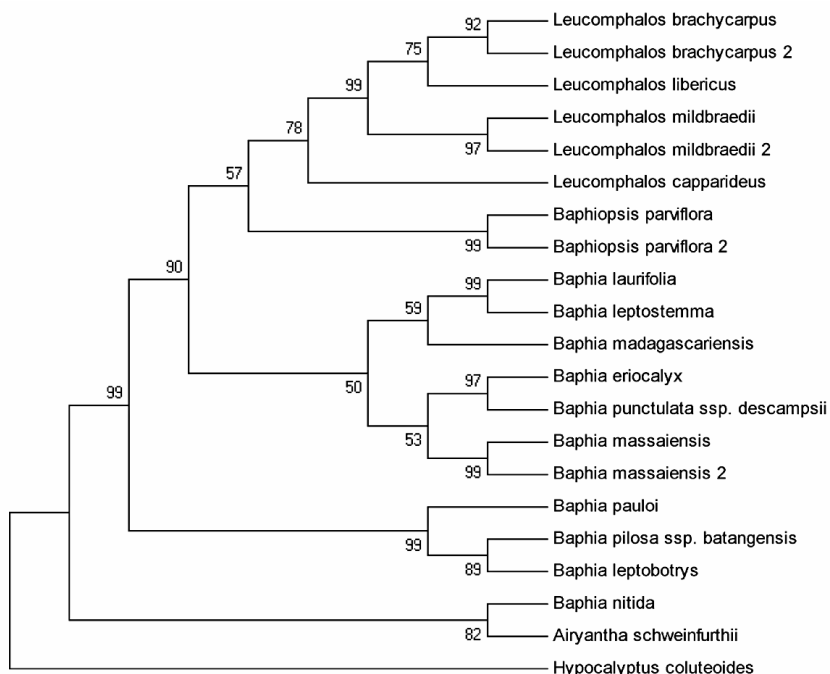
Клада II (*Airyantha* clade) включает представителей рода *Airyantha*, типовой вид рода *Baphia* – *B. nitida* и *B. macrocalyx* – типовой вид недавно описанного нами подрода *Macrobaphion*. На близость подрода *Macrobaphion* и рода *Airyantha* указывает и ряд общих морфологических признаков, в том числе и уникальных для группы (таких как опушенные тычинки). Однако объединению их в один род препятствуют наличие у *Airyantha* таких «эксклюзивных» признаков, как наличие прилистников и спирально изогнутый плод. Тем не менее, молекулярные данные поддерживают выдвинутую нами ранее гипотезу о более высоком таксономическом ранге подрода *Macrobaphion*.

Клада III (*Baphia* s. s. clade) объединяет только определенную часть представителей рода *Baphia*. Большая часть анализируемых видов рода принадлежит именно этой кладе. При этом в кладу попали представители, традиционно относящиеся к различным секциям рода. Клада устойчива на общем дереве, однако внутри ее наблюдается ряд политомий. Тем не менее, можно выделить субкладу, включающие виды, традиционно относившиеся к секции *Baphia*. Виды, относящиеся к секции *Longibracteolatae*, не образуют общей клады, хотя и бесспорно близки друг к другу.

Особо интересной является клада IV (*Mixed* clade), объединяющая представителей родов *Baphia*, *Bowringia*, *Leucomphalos* s. s., *Vaphiopsis*. Эта группа является устойчивой в пределах трибы, однако внутренняя структура самой клады остается недостаточно «разрешенной». Сестринской ко всем остальным членам клады (хотя и с относительно невысоким уровнем бутстреп-поддержки) является группа, состоящая из представителей двух монотипных родов – *Leucomphalos* s. s. и *Vaphiopsis*. Следует отметить, что эти виды обладают рядом морфологических свойств архаического характера, не типичных для остальных членов трибы, в частности немотыльковым венчиком и числом тычи-

нок, большим, чем 10. Два исследуемых представителя рода *Bowringia* образуют общую группу со средним уровнем бутструп-поддержки.

Аmplицирование нуклеотидных последовательностей гена *matK* проводили методом PCR реакции с использованием стандартных праймеров *trnK685F* и *trnK2R* (для амплификации всего участка *matK*), или пары праймеров: *trnK685F+matK4LR*, *matK4La+matK1932Ra*, *matK1100L+trnK2R*. В качестве внешней группы был взят вид *Hypocalyptus colutooides*. Выравнивание, построение и тестирование филогенетических деревьев проводили так же, как и при проведении анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL*. Длина полученных деревьев 338 шагов (CI=0, 72; RI=0, 79) (рис. 1).



**Рис. 1. Консенсусное филогенетическое дерево трибы *Vahnieae* на основании нуклеотидных последовательностей гена *matK***

Топология филогенетического дерева, полученного по результатам анализа нуклеотидных последовательностей *matK*, во многом сходна с предыдущим деревом. К сожалению, в анализ не попал род *Dalhousiea*. Представитель рода *Airyantha* вместе с типовым видом рода *Baphia* (*B. nitida*) образовали кладу с высоким уровнем бутструп-

поддержки. Три вида из рода *Baphia* (*B. leptobotrys*, *B. pauloi*, *B. pilosa*) также образуют отдельную группу. К морфологическим особенностям этой группы можно отнести продольно исчерченные прицветнички, не встречающиеся у других представителей рода. Остальные виды *Baphia*, попавшие в анализ, образуют кладу с невысоким уровнем поддержки.

Виды, традиционно относившиеся, к родам *Bowringia* и *Baphiastrum*, объединенные Breteler (1994) в род *Leucomphalos*, образуют кладу с высоким уровнем поддержки. Типовой вид рода (*L. cappari-dens*) занимает сестринскую позицию к этой группе.

Таким образом, данные кладистического анализа на основании молекулярных признаков подтвердили тезис о монофлетичности трибы *Varhieae* в его нынешнем объеме и немонофлетичности рода *Baphia*. Род, по всей видимости, должен быть разукрупнен и разделен на ряд родов. Одним из новых родов, бесспорно, должен стать подрод *Macrobaphion*, представители которого более близки к *Airyantha*, чем к остальным бафиям. Род *Dalhousiea*, вероятно, заслуживает повышение до «подтрибового» ранга. *Bowringia* и *Baphiastrum*, возможно, могут быть объединены в один род. *Leucomphalos* же представляет собой самостоятельный монотипный род.

**Сальтационные изменения последовательностей гена  
18S рРНК и межгенного района *rrn18-rrn5*  
митохондриального генома злаков**

С.В. Горюнова<sup>1,2</sup>, В.Ф. Семихов<sup>3</sup>, А.А. Трифонова<sup>1</sup>,  
А.А. Гнутиков<sup>4</sup>, А.В. Родионов<sup>4</sup>

<sup>1</sup> *Институт общей генетики имени Н.И. Вавилова  
Российской академии наук, Москва  
orang2@yandex.ru*

<sup>2</sup> *Институт живых систем, Балтийский федеральный университет  
имени И. Канта, Калининград*

<sup>3</sup> *Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, РАН, Москва,*

<sup>4</sup> *Ботанический институт имени В.Л. Комарова  
Российской академии наук, Санкт-Петербург*

**Saltational transformations of sequences of 18S gene  
of rRNA and intergenic region *rrn18-rrn5*  
of grass mitochondrial genome**

S.V. Goryunova, V.F. Semikhov, A.A. Trifonova,  
A.A. Gnutikov, A.V. Rodionov

Известно, что у большинства видов покрытосеменных растений митохондриальный геном может быть представлен как единой мастер-молекулой, так и набором субгеномов, образующихся из мастер-молекулы в результате рекомбинации (Колесников, Герасимов, 2012). При этом количество вариантов субгеномов сопряжено с количеством длинных рекомбинационных повторов в митохондриальном геноме. Гены рибосомальной РНК *rrn18* и *rrn5* в митохондриальном геноме высших растений расположены близко друг к другу и транскрибируются совместно. Было показано, что у видов *Triticum aestivum* и *Secale cereale* трибы Triticaceae митохондриальный геном содержит по три копии данных генов в составе длинного рекомбинационного повтора (Coulthart, 1993).

В ходе работы была определена нуклеотидная последовательность участка митохондриального генома, включающего частичные последовательности гена *rrn18* и межгенного участка *rrn18-rrn5*, у 121 вида, относящихся к 18 различным трибам семейства Poaceae. Кроме того, были использованы последовательности данного участка митохондриального генома 10 видов злаков из базы данных Genebank. Таким образом, в анализ были включены последовательности 131 вида из 19 триб, относящихся к 7 подсемействам семейства Poaceae. В качестве внешней последовательности была использована последователь-

ность вида *Flagellaria indica* (APG III), также относящегося к порядку Poales, но к близкому по отношению к Poaceae семейству Flagellariaceae.

Полученные последовательности существенно различались по длине за счет наличия делеций и инсерций. Длина последовательностей в выравнивании составляла от 791 п.н. (*Neyraudia arundinacea*) до 894 п.н. (*Nardus stricta*). Последовательности видов рода *Oryza* характеризовались протяженной делецией (позиции 1–227 выравнивания). Общая длина выравнивания составила 982 п.н.: позиции 1–780 выравнивания – ген *rrn18*, 781–982 – межгенный участок.

Многие проанализированные последовательности видов злаков из разных триб были полностью идентичны друг другу. Таким образом, данный тип, по всей видимости, был характерен для последнего общего предка (MRCA) злаков. От последовательности вида *Flagellaria indica* данный тип последовательности отличается 14 заменами оснований и наличием инсерций, и делеций длиной от 5 до 11 п.н., как в последовательности *rrn18* гена, так и в последовательности межгенного участка. Последовательность предкового типа была характерна для представителей трибы Arundineae и Molinieae подсемейства Arundinoideae, трибы Danthoneiae подсемейства Danthonioideae, вида *Cleistogenes squarrosa* (триба Cynodonteae подсемейства Chloridoideae), триб Stipeae и Ampelodesmeae подсемейства Pooideae, вида *Brachypodium pinnatum* (Brachypodioeae, Pooideae), для 6 из 7 видов трибы Arundinarieae подсемейства Bambusoideae. Для некоторых видов трибы Poeae подсемейства Pooideae.

В тоже время последовательности многих видов злаков заметно отличались от последовательности предкового типа наличием однонуклеотидных замен, а также протяженными делециями и инсерциями. Интересно, что для некоторых выявленных вставок была показана возможность формирования шпилечных структур.

При выравнивании анализируемого участка последовательности с последовательностями полных митохондриальных геномов злаков, представленных в базе данных Genebank, было выявлено от 1 до 4 участков гомологии. Так, у разных видов *Hordeum*, *Triticum* и *Aegilops* данная последовательность была представлена в митохондриальном геноме 3–4 раза, у *Sorghum bicolor* – 1, *Tripsacum dactyloides* – 1, *Saccharum officinarum* – 2, *Lolium perenne* – 2, у представителей *Zea* – 1–2, у представителей рода *Oryza* – 2–3 раза. Таким образом, в митохондриальном геноме видов Poaceae из разных эволюционных линий анализируемая последовательность, по всей видимости, также входит в состав рекомбинационного повтора, с чем и связано возник-



новение множественных инсерций и делеций. Возникновение протяженных инделей может считаться редкими эволюционными событиями и использоваться для уточнения филогенетических отношений.

Была выявлена значительная изменчивость анализируемого участка митохондриального генома в некоторых кладах семейства Poaceae. Например, как упоминалось выше, для вида *Cleistogenes squarrosa*, относящегося к трибе Synodontae подсемейства Chloridoideae, была характерна последовательность предкового типа, для вида *Dactyloctenium aegyptiacum* из той же трибы было показано наличие единичной замены G/A в положении 259 выравнивания. В то же время последовательность вида *Neyraudia arundinacea*, относящегося к трибе Trigrphideae того же подсемейства, были характерны делеции длиной 11 п.о. (позиции выравнивания 86–96), 5 п.н. (197–201), 9 п.н. (270–278), замены A/G в позиции 238 выравнивания, G/T (267), G/A (269).

Последовательность *Thysanolaena maxima* (триба Thysanolaeneae подсемейства Panicoideae) отличалась от последовательности предкового типа только единичной заменой T/G в положении 804 выравнивания. В то же время для последовательностей всех видов триб Andropogoneae и Paniceae, относящихся к тому же подсемейству, была характерна вставка 15 п.н. Также в последовательностях видов, относящихся к трибам Andropogoneae и Paniceae, были выявлены видо- и родоспецифичные делеции и замены. Например, для последовательности вида *Oplismenus hirtellus* была характерна вставка длиной 64 п.н. в последовательности гена *rrn18*. Выявлена делеция 8 п.н., общая для видов *Zea* и *Tripsacum dactyloides*.

Значительным разнообразием отличались последовательности видов трибы Pooae. В пределах данной трибы выявлены как последовательности предкового типа, так и в разной степени отличающиеся от них. Заметно отличались от прочих последовательности *Avena*, *Helictotrichon*, *Brizochloa*, *Briza*, *Koeleria*, *Trisetum*. Выявлена делеция 5 п.н., общая для видов *Helictotrichon fedtschenko*, *Helictotrichon krylovii*, *Koeleria*, *Trisetum* и видов *Avena*. При этом выявлено несколько синапоморфий, характерных для видов *Avena*, а также замена участка последовательности AGACCCACGGAGACCTACCT на TCTCTCACCAGAAGA, общая для *Koeleria* и *Trisetum*. Интересно, что были выявлены заметные различия между последовательностями видов *Avena*, а также между последовательностями пар видов *Helictotrichon hookeri*, *H. schellianum* и *Helictotrichon fedtschenkoi*, *H. krylovii*. Заметно отличались друг от друга и последовательности видов *Brizochloa humilis* и *Briza minor*, ранее входивших в состав одного рода *Briza*.

У видов *Bromus* трибы Bromеae и видов трибы Triticeae, входящих в надтрибу Triticoдаe, выявлена общая делеция длиной 5 п.н. При этом для последовательностей всех видов трибы Triticeae были характерны специфичные замены AGGC/GAAA и AAGCTT/TATAAAC. В пределах трибы Triticeae выявлено три типа последовательностей. Наиболее древний тип последовательностей в пределах трибы характерен для видов рода *Hordeum* s. l. Последовательности видов *Hordeum* отличались от последовательностей трибы Bromеae только указанными двумя заменами. Последовательности *Agropyron*, *Elymus*, *Eremopyrum*, *Henrardia*, *Heteranthellium*, *Leymus*, *Psathyrostachys*, *Secale*, *Dasyphyrum*, *Thinopyrum* отличались от последовательностей *Hordeum* заменой T/A. Последовательности *Aegilops* s. l., *Triticum*, *Taeniatherum* помимо вышеуказанной замены характеризовались заменой CCGCCCGG/AAAA и были идентичны друг другу. По всей видимости, род *Taeniatherum* может рассматриваться как наиболее близкий к комплексу видов *Aegilops-Triticum*. Стоит отметить, что согласно системе, опубликованной в работе Soreng et al. (2015), *Taeniatherum* отнесен к подтрибе Hordeinae, в то время как *Dasyphyrum* и *Thinopyrum*, имеющие другой тип последовательности, отнесены в данной работе к подтрибе Triticinae.

**Сравнительный анализ последовательностей  
ITS ядерной рибосомной ДНК дальневосточных видов  
родства *Paeonia obovata* L. (Paeoniaceae)**

Г.В. Дегтярева, С.В. Ефимов, Т.И. Варлыгина, К.М. Вальехо-Роман  
*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,*

*Москва*

*efimov-msu@yandex.ru*

**Comparative analysis of nuclear ribosomal  
ITS sequences in Far Eastern species related  
to *Paeonia obovata* L. (Paeoniaceae)**

G.V. Degtjareva, S.V. Efimov, T.I. Varlygina, C.M. Valiejo-Roman

Род *Paeonia* L. включает около 35 видов, распространенных в Европе, Средиземноморье, Центральной и Восточной Азии, западных районах Северной Америки. Среди видов преобладают многолетние травы, но есть и листопадные геоксильные кустарники. Центром происхождения рода полагают юго-запад Китая, где наряду с видовым разнообразием наблюдается разнообразие жизненных форм (Тахтаджян, 1966).

Высокая морфологическая изменчивость и гибридизационные процессы, подтвержденные также и молекулярными методами (Sang et al., 1995; Sang et al., 1997; Sang et al., 2004; Pan et al., 2007; Punina et al., 2012), создают большие трудности при установлении границ между видами. Одним из таксономически сложных комплексов представляется группа травянистых видов родства *Paeonia obovata* Maxim., распространенных в лесах Восточной Азии. Комплекс включает виды *P. obovata*, *P. oreogeton* S. Moore, *P. japonica* (Makino) Miyabe et Takeda, *P. vernalis* Mandl. и *P. willmottiae* Stapf и отличается от других групп дважды тройчатыми листьями, состоящими из 9 цельных широко-обратнойцевидных сегментов, одиночными терминальными цветками и неопушенными плодолистиками. Встречаются как диплоидные растения с числом хромосом 10 ( $2n=10$ ), так и тетраплоидные ( $2n=20$ ).

Для разграничения видов внутри комплекса привлекают такие признаки, как расположение рыльца, угол отклонения плодолистиков, цвет тычиночных нитей, окраска венчика, характер раскрытия цветка, длина цветоноса, опушение листовой пластинки, наличие/отсутствие черешков боковых листочков (Шипчинский, 1937; Ворошилов, 1966; Македонская, 1979; Успенская, 1987; Stern, 1946). В гербарных сборах длина цветоноса – тот признак, на который обращают внимание, особенно если сбор сделан после цветения. Однако и этот признак, как

показали также и наши наблюдения в природе на островах Сахалин и Кунашир, может варьировать даже в пределах одного растения.

Наличие перекрывающихся ареалов и общность экологической приуроченности ещё больше усугубляют проблему идентификации видов. На территории Приморья и Сахалинской области комплекс *P. obovata* был встречен нами в лесных формациях и представляет собой лесной экотип (Македонская, 1979). Растения приурочены к разнотравью широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Однако на острове Кунашир нами была обнаружена популяция комплекса *P. obovata* в нетипичном сообществе – высокотравье, относящаяся к опушечному экотипу (Македонская, 1979).

Число таксонов в комплексе варьирует от одного с двумя подвидами до пяти в зависимости от обработки. В последней таксономической ревизии (Hong et al., 2001) был признан только один вид *P. obovata* с двумя подвидами: *subsp. obovata* и *subsp. willmottiae*, различающиеся распространением, уровнем ploидности и степенью опушения нижней поверхности листовой пластинки.

Привлечение нуклеотидных последовательностей различных участков ДНК (Adh, GPAT и ITS ядДНК, а также *matK* и *psbA-trnH* хлДНК) для изучения взаимоотношений видов родства *P. obovata* подтвердило близость видов данного комплекса между собой (Sang et al., 1995; Tank, Sang, 2001; Punina et al., 2012). Основываясь на различиях в топологиях филогенетических деревьев, построенных по ядерным и хлоропластным участкам, сделан вывод о гибридном происхождении *P. obovata* и *P. japonica*, при этом одной из линий при скрещивании выступала линия, включающая южно-европейские *P. arietina*, *P. humilis*, *P. officinalis* и *P. parnassica* (Sang et al., 1997). Также было показано, что тетраплоидные *P. obovata* наиболее вероятно происходят от скрещивания между географически разобщенными расами, а не в результате автополиплоидизации (Sang et al., 2004). Следует отметить, что все предыдущие работы включали ограниченный набор видов комплекса *P. obovata* и не вовлекали в анализ все виды комплекса одновременно.

Целью нашего исследования было изучение взаимоотношений видов родства *P. obovata*, основываясь на данных по нуклеотидным последовательностям ITS ядерной рибосомной ДНК. Для выделения ДНК были использованы образцы растений из коллекций гербариев ALTB, LE, MHA, MW, NABG, а также собранные в ходе экспедиционных поездок по Приморью и Сахалинской области. Нуклеотидные последовательности ITS получали методом прямого секвенирования ампликонов по Сэнгеру. В анализ также были включены другие травя-

нистые виды рода *Paeonia* европейской и кавказской флор, а также кустарниковые виды *P. delavayi* и *P. lutea*.

Длина последовательностей ITS (ITS1-5.8S-ITS2) яд-рДНК у 18 образцов комплекса *P. obovata* составила 646 п.н. Сравнение последовательностей ITS у разных образцов показало, что последовательности не идентичные и характеризуются наличием довольно большого числа полиморфных позиций (таблица).

Таблица

**Варьирующие позиции нуклеотидных последовательностей ITS яд-рДНК видов родства *Paeonia obovata***

Вид	Место сбора	ITS1							ITS2					
		44	91	145	210	226	248	253	464	598	609	617	634	
<i>P. obovata</i>	Приморье, Сихотэ-Алинь	A/G/T	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/C	C/T	A/C	T	C/T	C/T
<i>P. obovata</i>	Хабаровский край	A/G/T	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/C	C/T	A/C	T	C/T	C/T
<i>P. obovata</i>	о. Монерон	A/G/T	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/C	C/T	A/C	T	C/T	C/T
<i>P. obovata</i>	о. Кунашир	A/G/T	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/C	C/T	A/C	T	C/T	C/T
<i>P. obovata</i>	о. Кунашир	A/G/T	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/C	C/T	A/C	T	C/T	C
<i>P. obovata</i>	о. Кунашир	A/G/T	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/C	C/T	A/C	T	C/T	C/T
<i>P. japonica</i>	о. Шикотан	A/G/T	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/C	C/T	A/C	T	C/T	C/T
<i>P. japonica</i>	Приморье, Сихотэ-Алинь	A/G/T	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/C	C/T	A/C	T	C/T	C/T
<i>P. japonica</i>	Приморье, Красноармейский р-н	A/G/T	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/C	C/T	A/C	T	C/T	C/T
<i>P. oreogeton</i>	Приморье, Партизанский р-н	A/G/T	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/C	C/T	A/C	T	C/T	C/T
<i>P. oreogeton</i>	Хабаровский край, Ульчский р-н	A/G/T	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/G	A/C	C/T	A/C	T	C/T	C/T
<i>P. obovata</i>	Приморье, Уссурийский р-н	T	G	A/G	A/G	G	A	C	C	C	C	T	C/T	C
<i>P. vernalis</i>	Приморье, Уссурийский р-н	T	G	A/G	A/G	G	A	C	C	C	C	T	C/T	C
<i>P. oreogeton</i>	Приморье, Хасанский р-н	T	G	A/G	A/G	G	A	C	C	C	C	T	C/T	C
<i>P. obovata</i>	Приморье, Шкотовский р-н	T	G	G	A/G	G	A	C	C/T	C	C/T	C	C	C

Вид	Место сбора	ITS1							ITS2				
		44	91	145	210	226	248	253	464	598	609	617	634
<i>P. vernalis</i>	Приморье, Сихотэ-Алинь	Т	Г	Г	A/G	Г	А	С	С	С	С/Т	С	С
<i>P. obovata</i>	о. Сахалин	Т	Г	Г	A/G	Г	А	С	С	С	С/Т	С	С
<i>P. oreogeton</i>	о. Сахалин	Т	Г	Г	A/G	Г	А	С	С	С	С/Т	С	С
<i>P. obovata</i>	о. Сахалин	Т	Г	Г	A/G	Г	А	С	С	С	С/Т	С	С
<i>P. obovata</i>	о. Сахалин	Т	Г	Г	A/G	Г	А	С	С	С	С/Т	С	С
Остальные виды рода <i>Paeonia</i>		Т	Г	Г	А	G, A, A/G	А	C, A, A/C	С, С/Т	С	Т	С, С/Т	С

В целом, выявлено 12 полиморфных позиций: 7 в ITS1 (44, 91, 145, 210, 226, 248, 253) и 5 в ITS2 (464, 598, 609, 617, 634). Полиморфизм по этим позициям, за исключением 226, 464 и 617, обусловлен появлением дополнительных нуклеотидов, не отмеченных у других видов, и не вызван гибридным происхождением. По позициям 226, 464 и 617 сходные полиморфизмы были выявлены также у других видов. Интересно отметить, что полиморфизм по позициям проявляется не у всех образцов.

Нуклеотидных замен, которые были бы характерны для всех видов комплекса *P. obovata*, не обнаружено. Можно отметить наличие одной полиморфной позиции (210), которая характеризует группу родства *P. obovata* в целом. Распределение других замен не коррелирует ни с одним из морфологических признаков, прослеживается небольшая корреляция только с географическим распространением. Так, наименьшее число полиморфных позиций отмечено у образцов с острова Сахалин, а также у образцов с Южного Сихотэ-Алиня и из Шкотовского района Приморья.

Среди видов *Paeonia* виды комплекса *P. obovata* наиболее близки к другим комплексам, характеризующимся также дважды тройчатыми листьями, но с более узкими сегментами, а именно группе кавказских видов и некоторых видов, распространенных на территории Средиземноморья. От других видов травянистых пионов видовые комплексы с дважды тройчатыми листьями отличаются по пяти позициям (169, 463, 470, 514, 611), содержащим нуклеотидные замены, а не мутации. Интересно отметить, что данные позиции представляют собой симплезиоморфии, поскольку также характерны для китайских кустарниковых видов. Данный вывод подтверждает предположение некоторых авторов (Шипчинский, 1937; Кемулярия-Натадзе, 1958; Немирович-Данченко, 1981; Успенская, 1993) о том, что комплекс дальневосточ-

ных видов родства *P. obovata* является древней мезоморфной линией Восточной Азии, которая, с одной стороны, связана с Китаем, а с другой – с Кавказом, и подтверждает былые связи закавказкой растительности с лесами Юго-Восточной Азии.

Таким образом, комплекс видов *P. obovata* имеет не только разнообразные, довольно изменчивые морфологические признаки и экологическую приуроченность, но и разнообразную генетическую структуру, что по всей вероятности можно отнести к широкому адаптационному диапазону, способствующему распространению и выживанию видов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ № 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

### Литература

Ворошилов В.Н. Флора Советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с.

Кемулярия-Натадзе Л.М. К вопросу о положении семейства *Paeoniaceae* в системе покрытосеменных растений // Заметки по систематике и географии растений. Тбилиси, 1958. Вып. 20. С. 20–28.

Кемулярия-Натадзе Л.М. Кавказские представители рода *Paeonia* L. // Тр. Тбил. Бот. ин-та. 1966. Вып. 21. С. 3–51.

Македонская Н.В. Биологические особенности Дальневосточных пионов в природе и культуре: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1979. 27 с.

Немирович-Данченко Е.М. Порядок пионовые (*Paeoniales*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5. С. 16-18.

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

Успенская М.С. Дополнение к системе рода *Paeonia* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 3. С. 79–85.

Успенская М.С. О влиянии ионизирующей радиации на дикорастущие пионы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. 1993. № 3. С. 43–47.

Шипчинский Н.В. Род *Paeonia* // Флора СССР. Т. 7. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 23–35.

Hong D.-Y., Pan K.-Y., Rao G.-Y. Cytogeography and taxonomy of the *Paeonia obovata* polyploid complex (*Paeoniaceae*) // Plant Syst. Evol. 2001. Vol. 227. P. 123–136.

Pan J., Zhang D., Sang T. Molecular phylogenetic evidence for the origin of a diploid hybrid of *Paeonia* (*Paeoniaceae*) // Amer. J. Bot. 2007. Vol. 94. P. 400–408.

Punina E.O., Machs E.M., Krapivskaya E.E., Kim E.S., Mordak E.V., Myakoshina Yu.A., Rodionov A.V. Interspecific hybridization in the genus *Paeonia* (*Paeoniaceae*): polymorphic sites in transcribed spacers of the 45S rRNA genes as

indicator of natural and artificial peony hybrids // Russ. J. Genet. 2012. Vol. 48. P. 684–697.

*Sang T., Crawford D.J., Stuessy T.F.* Documentation of reticulate evolution in peonies (*Paeonia*) using internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA: implications for biogeography and concerted evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. (USA). 1995. Vol. 92. P. 6813–6817.

*Sang T., Crawford D.J., Stuessy T.F.* Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae) // Amer. J. Bot., 1997. Vol. 89. P. 1120–1136.

*Sang T., Pan J., Zhang D., Ferguson D., Wang C., Pan K.Y., Hong D.Y.* Origins of polyploids: as example from peonies (*Paeonia*) and a model for angiosperms // Biol. J. Linn. Soc. 2004. Vol. 82. P. 561–571.

*Stern F.C.* A study of the genus *Paeonia*. London: Royal Horticultural Society, 1946. 274 p.

*Tank D.C., Sang T.* Phylogenetic utility of the glycerol-3-phosphate acyl-transferase gene: evolution and implications in *Paeonia* (Paeoniaceae) // Mol. Phyl. Evol. 2001. Vol. 19. P. 421–429.



## **Применение признаков морфологии и ультраструктуры пыльцевых зерен в систематике семейства Cupressaceae**

Н.Е. Завьялова, А.Б. Соколова

*Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН, Москва  
zavial@mail.ru*

### **Use of characters of morphology and ultrastructure of pollen grains in taxonomy of the family Cupressaceae**

N.E. Zavialova, A.B. Sokolova

Пыльцевые зерна всех Cupressaceae, включая группу таксодиевых (здесь и далее под «группой таксодиевых» и «таксодиевыми» подразумевается бывшее семейство Taxodiaceae), сферические, небольших или средних размеров, с одиночной дистальной апертурой, гранулярной ультраструктурой и поверхностью, покрытой орбикулами (Мейер, 1977; Kurmann, 1994; и др.). Часто апертура плохо различима, особенно у ископаемых пыльцевых зерен. Несмотря на то, что палиноморфология Cupressaceae весьма однообразна, некоторые различия в морфологии и ультраструктуре пыльцевых зерен все же существуют как между представителями Cupressoideae и остальных подсемейств, ранее входивших в состав Taxodiaceae, так и между родами в пределах подсемейств. Мы рассмотрим относительную ценность признаков палиноморфологии для систематики группы таксодиевых и для более точного определения ископаемых пыльцевых зерен. Материалом для анализа послужило электронно-микроскопическое исследование пыльцевых зерен из пыльцевых шишек представителей Sequoioideae из меловых и палеогеновых отложений Западной Сибири и Приамурья, а также данные литературы по морфологии и ультраструктуре пыльцевых зерен современных и ископаемых таксодиевых.

Среди таксодиевых у пыльцевых зерен Taiwanioidae, Athrotaxoideae, Sequoioideae, Taxodioidae в центре дистальной лептомы располагается папилла, у Cunninghamioideae – пора (Мейер, 1977; Квавадзе, 1988; Xi, Wang, 1989; Kurmann, 1994). Пыльцевые зерна Cupressoideae имеют дистальную пору, а область вокруг поры не отличается от внеапертурных участков или отличается не так значительно как лептома таксодиевых. У всех представителей Cupressoideae в эктэксине присутствует тектум из слитых гранул и инфратектум из более рыхлых гранул меньшего диаметра; у представителей таксодиевых инфратектум может и отсутствовать. У Cupressoideae имеется 4–6 (чаще 5) ламелл эндэксины (Kurmann, 1994); хотя наименьшее число ламелл, известное для пыльцевых зерен таксодиевых, – пять, как правило, они более многочисленные (до 16). Таким образом, весьма вероятно, что

дифференциация между пыльцевыми зернами Cupresssoideae и группы таксодиевых – решаемая задача.

Рассмотрим, насколько палиноморфологические признаки могут быть использованы для дифференциации между таксонами в пределах группы таксодиевых. Пыльцевые зерна таксодиевых варьируют в диаметре от 12 до 60  $\mu\text{m}$ , но чаще всего 22–32  $\mu\text{m}$ . С одной стороны, диапазоны размеров, приводимые для разных родов, в значительной мере перекрываются или даже полностью совпадают; с другой стороны, часто не совпадают диапазоны размеров, полученные в ходе разных исследований одного и того же рода. Очевидно, размеры пыльцевых зерен едва ли можно использовать для разграничения между родами. Но, например, у *Sequoia* Endlicher по данным ряда исследований пыльцевые зерна немного крупнее (Buchholz, Kaeiser, 1940; Yamazaki, Takeoka, 1956; Xi, Wang, 1989; Serbet, Stockey, 1991; и др.), чем у *Metasequoia* Miki (Yamazaki, Takeoka, 1956; Квавадзе, 1988; и др.), и диапазоны размеров почти не перекрываются.

Присутствие/отсутствие папиллы на лептоте – постоянный признак для родов группы таксодиевых. Среди них наличием поры вместо папиллы характеризуются пыльцевые зерна *Cunninghamia* R. Brown (e.g., Мейер, 1977) и *Elatides* Heer (Kurmman, 1990, 1991). Пыльцевые зерна *Taxodium* Richard отличаются очень короткой (Yamazaki, Takeoka, 1956; Roscher, 1975; Kedves, 1985; Квавадзе, 1988; Serbet, Stockey, 1991; Xi, Wang, 1989; и др.), а *Sequoiadendron* – длинной папиллой (Buchholz, Kaeiser, 1940; Квавадзе, 1988). Длина папиллы может немного варьировать в пределах таксона, и более удобным признаком представляется отношение длины папиллы к диаметру пыльцевого зерна. Это отношение отражает общий облик пыльцевого зерна – признак, который применяют для идентификации ископаемых пыльцевых зерен таксодиевого облика (Yamazaki, Takeoka, 1956; Grímsson, Zetter, 2011).

Разные авторы значительное внимание уделяли характеру папиллы: прямая, с загнутым кончиком, наклоненная (Квавадзе, 1988), но для одних и тех таксонов приводятся противоречивые сведения. Однако все авторы сходятся на том, что у пыльцевых зерен *Cryptomeria* D. Don папилла, как правило, наклоненная, а у *Taxodium* всегда прямая. Для ископаемых пыльцевых зерен, которые почти всегда сильно смяты, этот признак трудно использовать.

Размер лептоты (в сравнении с размером пыльцевого зерна) относится к таксономическим характеристикам, и пыльцевые зерна родов таксодиевых определенно отличаются по размеру лептоты, но его можно уверенно оценить только на современных пыльцевых зернах и на ископаемых пыльцевых зернах трехмерной сохранности.

Поверхность экзины сложно использовать в таксономических целях не столько потому, что она довольно часто спрятана под орбикулами, а потому, что пыльцевые зерна всех таксодиевых все-таки очень сходны и все имеют тектум, формирующий бугорчатую поверхность.

Информация об орбикулах может быть полезна при таксономической дифференциации между таксодиевыми (Roscher, 1975). Если размеры орбикул значительно варьируют у одних и тех же таксонов и перекрываются у разных таксонов, то скульптура, покрывающая орбикулы, постоянна для каждого вида. Хотя чаще всего орбикулы таксодиевых описываются в литературе как шипиковатые, при значительных увеличениях СЭМ выявляются несколько вариантов скульптуры. В пределах одного вида тип скульптуры орбикул не варьирует, но орбикулы со сходной скульптурой встречаются у представителей разных подсемейств семейства Cupressaceae, а роды в пределах одного подсемейства могут иметь разные орбикулы. К сожалению, пока недостаточно информации, чтобы ответить на вопрос, характерен ли один и тот же тип орбикул для видов одного рода, хотя, например, орбикулы сходного типа сняты под достаточно большим увеличением у нескольких видов *Taxodium* (Kedves, 1985). Поэтому не исключена возможность, что скульптура орбикул – признак родового уровня. Орбикулы одинакового типа известны у представителей разных подсемейств.

Эктэкина ряда родов группы таксодиевых состоит из трех слоев: тектума из крупных слитых гранул, тонкого инфратектума из мелких и довольно рыхло расположенных гранул и подстилающего слоя; у некоторых родов инфратектум отсутствует. В пределах видов и родов изменчивости по наличию/отсутствию инфратектума не наблюдается. Неплохими характеристиками оказываются и относительная толщина слоев эктэзины и их общий облик, особенности подстилающего слоя (присутствие в области лептомы и папиллы или поры, одинарный или двойной подстилающий слой). Для таксономических целей описывать ультраструктуру эктэзины следует в полностью зрелых пыльцевых зернах, так как у не совсем зрелых пыльцевых зерен на свободно-споровой стадии тектум и инфратектум могут выглядеть более электронноплотными, чем подстилающий слой и эндэкина, и не удастся определить ни наличие, ни особенности подстилающего слоя. Под давлением увеличивающегося протопласта тектум и инфратектум могут иначе выглядеть и иметь другую толщину, чем у не вполне зрелых пыльцевых зерен. Эктэкина может формировать складки, менее выраженные у зрелых пыльцевых зерен.

Количество ламелл эндэзины имеет таксономическое значение. Расхождения для одного и того же таксона по данным разных иссле-

дований могут объясняться тем, что не всегда материалом для изучения служили полностью зрелые пыльцевые зерна. Последние ламеллы эндэкины продолжают откладываться уже на свободноспоровой стадии (Мейер, 1977).

Таким образом, признаки морфологии и ультраструктуры пыльцевых зерен в большинстве случаев позволят отличить пыльцевые зерна группы таксодиевых от Cupressoideae. В пределах таксодиевых значимыми признаками являются тип апертуры, общий облик пыльцевого зерна, более или менее выражающийся отношением длины папиллы к диаметру пыльцевого зерна, скульптура орбикул, особенности эктэкины, количество ламелл эндэкины. Тип апертуры отличает подсемейство Cunninghamioideae от остальных подсемейств таксодиевых. Особенности эктэкины и количество ламелл эндэкины характеризуют разные роды. О скульптуре орбикул информации пока недостаточно.

### Литература

*Квавадзе Э. В.* Пыльца таксодиевых и ее особенности. Тбилиси: Мецниереба, 1988. 80 с.

*Мейер Н. П.* Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных. Дис. ... д-ра биол. наук. 1977. Л.: Ботан. ин-т АН СССР. 360 с.

*Buchholz J.T., Kaeiser M.* A statistical study of two variables in the sequoias – pollen size and cotyledon number // Amer. Nat. 1940. Vol. 74. P. 279–283.

*Grimsson F., Zetter R.* Combined LM and SEM study of the Middle Miocene (Sarmatian) palynoflora from the Lavanttal Basin, Austria: Part II, Pinophyta (Cupressaceae, Pinaceae and Sciadopityaceae) // Grana. 2011. Vol. 50. P. 262–310.

*Kedves M.J.* LM, TEM and SEM investigations on recent inaperturate Gymnospermatophyta pollen grains // Acta Biol. Szeged. 1985. Vol. 31. P. 129–146.

*Kurmann M.H.* Exine formation in *Cunninghamia lanceolata* (Taxodiaceae) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. Vol. 64. P. 175–179.

*Kurmann M.H.* Pollen ultrastructure in *Elatides willamsonii* (Taxodiaceae) from the Jurassic of North Yorkshire // Rev. Palaeobot. Palynol. 1991. Vol. 69. P. 291–298.

*Kurmann M.H.* Pollen morphology and ultrastructure in the Cupressaceae // Acta bot. Gal. 1994. Vol. 141. P. 141–147.

*Roscher J.A.* Exine micromorphology of some nonsaccate gymnosperm pollen. PhD Thesis. 1975. Washington St. Univ. 220 p.

*Serbet R., Stockey R.A.* Taxodiaceous pollen cones from the Upper Cretaceous (Horseshoe Canyon Formation) of Drumheller, Alberta, Canada // Rev. Palaeobot. Palynol. 1991. Vol. 70. P. 67–76.

*Xi Y.Z., Wang F.H.* Pollen exine ultrastructure of extant Chinese gymnosperms // Cathaya. 1989. Vol. 1. P. 119–142.

*Yamazaki T., Takeoka M.* On the identification of the pollen of Taxodiaceae // Sci Rep. Saikyo Univ. 1956. Vol. 8. P. 10–16.

**Анатомия семян для системы  
*Minuartia* s. l. (Caryophyllaceae)**

С.Г. Зайченко<sup>1</sup>, А.С. Зернов<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

*zaychenko\_so@mail.ru, zernov72@yandex.ru*

<sup>2</sup> *Московский государственный областной университет, Мытищи*

**Seed anatomy and taxonomy  
of *Minuartia* s. l. (Caryophyllaceae)**

S.G. Zaichenko, A.S. Zernov

Род *Minuartia* L. к настоящему моменту насчитывает около 175 видов. Первую классификацию данного таксона предложил J. Matfeld (1922). Позднее более детальную систему рода разработал J. McNeill (1962, 1963). В качестве таксономических признаков наибольшее внимание уделялось морфологическим особенностям изучаемых видов. Кардинальный переворот в системе рода произошел с выходом статьи немецких исследователей (Dillenberger, Kadereit, 2014). По данным, полученным при помощи молекулярно-генетических методов, род *Minuartia* оказался полифилетичным, а таксономические признаки, на которые ранее опирались исследователи для создания классификаций, плезиоморфными. Сразу же встал вопрос о поиске новых признаков, которые будут согласованно с молекулярными данными характеризовать таксоны ранга выше, чем видовой.

В семействе гвоздичных многие исследователи используют признаки строения плодов и семян в качестве таксономически значимых (Crow, 1979). К настоящему моменту семена представителей рода *Minuartia* были изучены лишь для нескольких видов; преимущественно эндемиков Ирано-Турецкого региона (Yildiz, 2002; Mostafavi et al., 2014). Актуальность данной работы напрямую связана с уточнением корреляции между молекулярно-генетическими данными о систематике рода *Minuartia* и анатомо-морфологическими особенностями строения семенной кожуры, а также с установлением возможности использования признака строения спермодермы как видоспецифичного. В данном исследовании при помощи сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) и световой микроскопии были изучены семена 18 кавказских представителей рода *Minuartia*. Особое внимание уделялось анатомическим особенностям спермодермы. Подробно рассматривалась структура тесты и тегмена. Помимо этого, был изучен рельеф наружного слоя спермодермы семян, была охарактеризована первич-

ная и вторичная структура клеток экзотесты. Полученные результаты представлены в табл. 1 и 2.

Таблица 1

**Характеристика морфологического строения семян**

Название вида	Форма семени	Форма клеток	Форма клеточных границ	Микрорельеф
<i>M. biebersteinii</i>	почковидная	продолговатая	зубчатая	бородавчатый
<i>M. lineata</i>	почковидная	продолговатая	зубчатая	бородавчатый
<i>M. acuminata</i>	эллиптическая	многоугольная	зубчатая	бородавчатый
<i>M. akinfiewii</i>	почковидная	продолговатая	зубчатая	бородавчатый
<i>M. glomerata</i>	эллиптическая	многоугольная	зубчатая	бородавчатый
<i>M. meyeri</i>	почковидная	удлиненно-многоугольная	зубчатая	бородавчатый
<i>M. setaceae</i>	почковидная	продолговатая	зубчатая	бородавчатый
<i>M. sclerantha</i>	почковидная	удлиненно-многоугольная	зубчатая	гладкий
<i>M. wiesneri</i>	почковидная	многоугольная	зубчатая	бородавчатый
<i>M. oreina</i>	почковидная	продолговатая	зубчатая	бородавчато-сетчатый
<i>M. hybrida</i>	почковидная	продолговатая	зубчатая	бородавчатый
<i>M. aizoides</i>	почковидная	удлиненно-многоугольная	зубчатая	бородавчато-сетчатый
<i>M. circassica</i>	почковидная	удлиненно-многоугольная	прямая	бородавчато-сетчатый
<i>M. rhodocalyx</i>	почковидная	неправильная	зубчатая	морщинистый
<i>M. imbricata</i>	почковидная	неправильная	зубчатая	морщинистый
<i>M. inamoena</i>	почковидная	неправильная	зубчатая	морщинистый
<i>M. brotheriana</i>	почковидная	неправильная	зубчатая	морщинистый
<i>M. verna</i>	почковидная	многоугольная	зубчатая	бородавчатый

Таблица 2

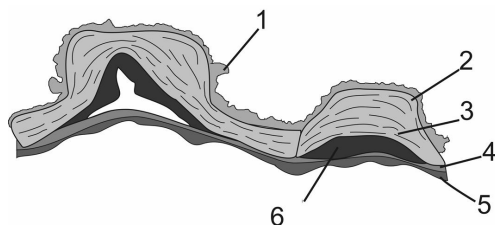
**Характеристика анатомического строения спермодермы**

Название вида	Форма наружной периклиальной стенки клеток на спинки семени	Форма наружной периклиальной стенки клеток на боковой поверхности семени	Микрорельеф	Структура кутикулы
<i>M. biebersteinii</i>	трапециевидная	трапециевидная	бородавчатый	микропапиллы
<i>M. lineata</i>	трапециевидная	трапециевидная	бородавчатый	микропапиллы
<i>M. acuminata</i>	коническая	коническая	бородавчатый	микропапиллы
<i>M. akinfiewii</i>	коническая	коническая	бородавчатый	бородавчатые микропапиллы

Название вида	Форма наружной периклиальной стенки клеток на спинки семени	Форма наружной периклиальной стенки клеток на боковой поверхности семени	Микро-рельеф	Структура кутикулы
<i>M. glomerata</i>	трапециевидная	куполовидная	бородавчатый	микропапиллы
<i>M. meyeri</i>	коническая	коническая	бородавчатый	микропапиллы
<i>M. setaceae</i>	цилиндрическая	цилиндрическая	бородавчатый	микропапиллы
<i>M. sclerantha</i>	трапециевидная	трапециевидная	гладкий	тонкий кутикулярный слой
<i>M. wiesneri</i>	трапециевидная	плоская	бородавчатый	кутикулярный слой с бесформенными гломератами
<i>M. oreina</i>	коническая	коническая	бородавчато-сетчатый	трихомоподобные микропапиллы
<i>M. hybrida</i>	сосочковидная	сосочковидная	бородавчатый	микропапиллы
<i>M. aizoides</i>	плоские	плоская	бородавчато-сетчатый	трихомоподобные микропапиллы
<i>M. circassica</i>	коническая	плоская	бородавчато-сетчатый	трихомоподобные микропапиллы
<i>M. rhodocalyx</i>	крыловидная	мятая куполовидная	морщинистый	тонкий кутикулярный слой
<i>M. imbricata</i>	крыловидная	мятая куполовидная	морщинистый	тонкий кутикулярный слой
<i>M. inamoena</i>	крыловидная	мятая куполовидная	морщинистый	тонкий кутикулярный слой
<i>M. brotheriana</i>	крыловидная	мятая куполовидная	морщинистый	тонкий кутикулярный слой
<i>M. verna</i>	сосочковидная	сосочковидная	бородавчатый	микропапиллы

По полученным данным, два вида (*M. hybrida* и *M. verna*), ранее относившихся к разным секциям секц. *Minuartia* и секц. *Tryphane* соответственно, обладают совершенно одинаковым характером строения семенной кожуры. Молекулярные данные свидетельствуют о сестринском положении этих видов (Dillenberger, Kadereit, 2014). Еще два вида *M. biebersteinii* и *M. lineata*, относящиеся к секции *Acutiflorae*, имеют схожие морфологические и анатомические особенности строения спермодермы. Наиболее отличную от прочих представителей структу-

ру семенной кожуры имеет *M. circassica*, которая по старой системе рода (Шишкин, 1936; Лазьков, 2012) принадлежала к sect. *Spectabilis* ser. *Caucasicae*. По молекулярным данным *M. circassica* занимает обособленное положение, что еще раз указывает на таксономическую надежность признака. В род *Minuartia* s. str по молекулярно-генетическим данным (Dillenberger, Kadereit, 2014) вошли *M. akinfiewii*, *M. meyeri*, *M. wiesneri*, *M. setacea*, ранее относившиеся к подсекции *Minuartia*, туда же попала и *M. oreina*, принадлежавшая ранее к секции *Plurinerviae*. В настоящий момент, для *Minuartia* s. str. не существует четких диагностических признаков (морфологических или кариотипических), явно отграничивающих представителей этого таксона. По результатам нашей работы, можно наблюдать определенные закономерности в плане строения спермодермы. Для всех изученных видов характерно наличие массивной, сильно утолщенной наружной периклинальной стенки экзотесты, формирующей различную скульптуру. Кутикула представлена достаточно толстым слоем. План строения для *Minuartia* s. str. на рис. 1.



**Рис. 1. План строения спермодермы *Minuartia* s. str. на поперечном срезе:**

- 1 – кутикула; 2 – утолщенная клеточная стенка; 3 – клетка экзотесты; 4 – эндотеста; 5 – тегмен; 6 – полость клетки, заполненная танинами

Из всего вышеперечисленного можно сделать вывод, что характер строения семенной кожуры является видоспецифичным признаком, а также существует корреляция между молекулярно-генетическими признаками и особенностями строения спермодермы. Семенная кожура может быть использована в качестве таксономически значимого признака для ряда групп надвидового ранга.

Работа выполнена в рамках госзадания МГУ имени М.В. Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

#### Литература

Лазьков Г.А. *Minuartia* L. // Конспект флоры Кавказа. Т. 3, ч. 2. СПб.–М.: Т-во науч. изданий КМК, 2012. С. 164–171.



Шушкин Б.К. Род Минурция – *Minuartia* L. // Флора СССР. Т. 6. М.–Л.: Изд. АН СССР, 1936. С. 482-516.

Dillenberger M., Kadereit J. Maximum polyphyly: Multiple origins and delimitation with plesiomorphic characters require a new circumscription of *Minuartia* (Caryophyllaceae). // Taxon. 2014. Vol. 63, N 1. P. 64–88.

Mattfeld J. Geographisch-genetische Untersuchungen über die Gattung *Minuartia* (L.) Hiern. // Feddes Repert. Beih. 1922. № 15. 228 p.

McNeill J. Taxonomic studies in the Alsinoideae I: Genetic and infrageneric groups // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1962. Vol. 23. P. 79–155.

McNeill J. Taxonomic studies in the Alsinoideae II: A revision of the species in the Orient. // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1963. Vol. 24. P. 241–404.

Mostafavi G., Assadi M., Nejadstari T., Sharifnia F., Mehregan I. Seed micromorphological survey of the *Minuartia* species (Caryophyllaceae) in Iran. // Turk. J. Bot. 2013. Vol. 37. P. 446–454.

Crow G.E. The systematic significance of seed morphology in *Sagina* (Caryophyllaceae) under scanning electron microscopy. // Brittonia. 1979. Vol. 31. P. 52–63.

Yildiz K. Seed morphology of Caryophyllaceae species from Turkey (North Anatolia) // Pakistan J. Bot. 2002. Vol. 34. P. 161–171.

**Корреляция между гаплоидным содержанием ДНК,  
систематическим положением, жизненной формой,  
экологией, ростом и делением клеток  
в корнях проростков**

В.Б. Иванов, Н.В. Жуковская, Е.И. Быстрова  
*Институт физиологии растений имени К.А. Тимирязева РАН,  
Москва  
ivanov\_vb@mail.ru*

**Correlation between haploid DNA content,  
taxonomic position, life form, ecology, growth and division  
of cells in roots of seedlings**

V.B. Ivanov, N.V. Zhukovskaya, E.I. Bystrova

Гаплоидное содержание ДНК ( $C_{val}$ ) у разных видов растений варьирует в широких пределах от 0,06 (*Genlisea aurea* A.St.-Hil.) до 152.6 пг (*Paris japonica* Franchet) (Greilhuber, Leitch, 2012). Имеется большое число работ, в которых проанализированы корреляции между  $C_{val}$  и систематическим положением (Шереметьев и др., 2011), а также их экологией, жизненной формой, ростом и делением клеток в корнях проростков. Эта литература велика, и дать ее полный обзор в рамках доклада невозможно.

Мы остановимся на наших данных, полученных при анализе зависимостей между  $C_{val}$ , жизненной формой и скоростью развития у разных видов, базируясь на данных о  $C_{val}$ , приведенных на сайте Ботанического сада Кью (<http://data.kew.org/cvalues>) и нашими экспериментальными исследованиями, в которых были определены продолжительности митотических циклов (T), длины меристематических и закончивших рост клеток, размеры меристем и зон растяжения в корнях, а также скорости роста корней у 120 видов однодольных и двудольных.

Средние величины  $C_{val}$  у однодольных больше, чем у двудольных. Во многих случаях величины  $C_{val}$  больше у растений средних и высоких широт, чем у растений субтропиков и тропиков. Беннетт (Bennett, 1972) обратил внимание на то, что у многолетних растений  $C_{val}$  выше, чем у однолетних. Однако эта зависимость наблюдается далеко не всегда, на что указано в работе (Иванов, 1978). У однодольных многолетников  $C_{val}$  заметно выше, чем у однолетних, тогда как у двудольных эти различия недостоверны. У эфемеров величины  $C_{val}$  меньше, чем у однолетних и многолетних. Однако интересно отметить, что у деревьев и кустарников величины  $C_{val}$  ниже, чем у травянистых расте-

ний, включая однолетники и даже некоторые эфемеры. Наши подсчеты показали, что у многолетников, зацветающих в первый год, величины  $C_{val}$  ниже, чем у многолетников, впервые зацветающих на второй год и позже.

Нами был предложен простой метод определения  $T$ , основанный на измерении длин меристематических и закончивших рост клеток, числа клеток в меристеме на протяжении продольного ряда и скорости роста корней (Иванов, 1974; Ivanov, Dubrovsky, 1997). С помощью этого метода мы определили продолжительности митотических циклов в корнях 96 видов проростков травянистых растений и в адвентивных корнях, полученных при проращивании луковиц и корневищ 22 видов растений из порядка Liliales. Кроме того, мы подробно анализировали собранные нами литературные данные о продолжительности митотических циклов (Grif et al., 2002). Результаты, полученные с помощью нашего метода, совпадали с опубликованными данными, полученными тимидиновым методом, за исключением нескольких видов. Опубликованные ранее работы о зависимости  $T$  от  $C_{val}$  были получены на основании анализа данных для небольшого числа видов (Van't Hof, 1965; Evans, Rees, 1971; Evans et al., 1972). В этих работах был сделан вывод о линейной зависимости  $T$  от  $C_{val}$ . Однако при сопоставлении результатов для большего числа корней, очевидно, что зависимость нелинейная. Она очень слабая для растений с  $C_{val}$  меньше 6–8 пг и резко возрастает при  $C_{val}$  больше 20 пг, что отмечалось в статье (Francis et al., 2008) на небольшом числе видов. Анализ данных, приведенных на сайте Ботанического сада Кью (<http://data.kew.org/cvalues>), показывает, что большая часть видов имеет  $C_{val}$  ниже 8 пг, а значения  $C_{val}$  20 и более пг за несколькими исключениями обнаружены только у видов из порядка Liliales. У однолетних однодольных из 260 изученных видов 75% имеет  $C_{val}$  ниже 8 пг, а у двудольных из 681 изученного вида 95%. У многолетних однодольных из 2373 изученных видов 52% имеют  $C_{val}$  ниже 8 пг, а у двудольных из 2079 изученных видов 91%. При значениях  $C_{val}$  ниже 8 пг длительности митотических циклов практически одинаковы у всех растений. При больших значениях они заметно вырастают, причем у однодольных в большей степени, чем у двудольных и у многолетников несколько больше, чем у однолетников. При усреднении всех данных для однолетников и многолетников можно сделать неверное заключение о зависимости между длительностью жизни и  $T$ . Хотя в среднем  $T$  выше у однодольных, чем у двудольных, это определяется в большей степени тем, что среди видов с высоким  $C_{val}$  почти все однодольные, а  $T$  у двудольных с высокими значениями  $C_{val}$  (*Viscum*) не определены. Корреляции между  $T$  и скоростью роста кор-

ней не велики. Это значит, что заметные различия в скоростях роста корней разных видов определяются в основном не различиями в частоте деления клеток, а зависят от числа клеток в меристеме.

Были измерены длины меристематических ( $l_m$ ) и закончивших рост ( $l_e$ ) клеток в корнях большого числа травянистых однодольных и двудольных видов из разных семейств. Разброс средних длин клеток в корнях разных видов колебался в относительно узких пределах. Коэффициенты вариации не превышали 30–40%. Наши расчеты по данным (Beaulieu et al., 2008) показали, что размеры замыкающих клеток устьиц и основных клеток эпидермы у травянистых растений имеют близкие коэффициенты вариации. Стоит отметить, что длина корней у разных растений может довольно сильно различаться по сравнению с длиной клеток. Проведенный же нами анализ зависимости между  $l_m$ ,  $l_e$  и  $C_{val}$  показал, что длина клеток коррелирует с  $C_{val}$ . Эта корреляция особенно четко проявлялась для меристематических клеток, а у клеток закончивших рост, только для однодольных видов, причем корреляция не отличалась у диплоидных и полиплоидных видов. Увеличение размеров клеток обусловлено в большинстве случаев увеличением  $C_{val}$  (за исключением  $l_e$  у двудольных). Средние  $l_m$  больше у однодольных, чем у двудольных, но у однодольных и больший диапазон значений  $C_{val}$ . В определенных пределах значений  $C_{val}$ , наблюдающихся у однодольных и двудольных,  $l_m$  тех и других одинаковы. Однако  $l_e$  в среднем больше у однодольных, чем у двудольных (180 и 129 мкм соответственно). Эти различия сохраняются и при одинаковых значениях  $C_{val}$  ( $l_e$  составляет 162 и 129 мкм для однодольных и двудольных, соответственно).

Молекулярные механизмы зависимости разных процессов от  $C_{val}$  еще мало выяснены и в докладе будут перечислены имеющиеся гипотезы. Интересно отметить, что сходные зависимости выявлены не только у растений, но и у амфибий и бактерий.

### Литература

- Иванов В.Б. Клеточные основы роста растений. М., 1974. 222 с.
- Иванов В.Б. Содержание ДНК в ядре и скорость развития растений // Онтогенез. 1978. Т. 9. С. 39–53.
- Шереметьев С. Н., Гамалей Ю. В., Слемнев Н.Н. Направления эволюции генома покрытосеменных // Цитология. 2011. Т. 53. С. 295–312.
- Beaulieu J.M., Leitch I.J., Patel S. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms // New Phytol. 2008. Vol. 179. P. 975–986.
- Bennet M. Nuclear DNA content and minimum generation time // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. 1972. Vol. 181. P. 109–135.

*Evans G.M., Rees H.* Mitotic cycles in dicotyledons and monocotyledons // *Nature*. 1971. Vol. 233. P. 350–351.

*Evans G.M., Rees H., Snell C.L., Sun S.* The relation between nuclear DNA amount and the duration of the mitotic cycle // *Chromosomes Today*. 1972. Vol. 3. P. 24–31.

*Francis D., Davies M.S., Barlow P.W.* A strong nucleotypic effect on the cell cycle regardless of ploidy level // *Ann. Bot.* 2008. Vol. 101. P. 747–757.

*Greilhuber J., Leitch I.J.* Physical structure, behaviour and evolution of plant genomes // *Plant Genome Diversity*. 2012. Vol. 2. P. 356.

*Grif V. G., Ivanov V.B., Machs E.M.* Cell cycle and its parameters in flowering plants // *Tsitologiya*. 2002. Vol. 44. P. 936-980.

*Ivanov V.B., Dubrovsky J.G.* Estimation of the cell-cycle duration in the root meristem: a model of linkage between cell-cycle duration, rate of cell production, and rate of root growth // *Intern. J. Plant Sci.* 1997. Vol. 158. P. 757–763.

*Van't Hof J.* Relationship between mitotic cell cycle duration and S period duration and the average rate of DNA synthesis in the root meristem cells of several plants // *Exp. Cell Res.* 1965. Vol. 39. P. 48–54.

## Can symplesiomorphy be meaningful?

M.S. Ignatov<sup>1,2</sup>, B.T. Pyatkovsky<sup>3,4</sup>

<sup>1</sup> *Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow,  
misha\_ignatov@mail.ru*

<sup>2</sup> *Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences, Moscow*

<sup>3</sup> *K. Renzaglia Laboratory, Department of Plant Biology,  
Southern Illinois University, Carbondale, Illinois*

<sup>4</sup> *A.J. Shaw Laboratory, Department of Biology, Duke University, Durham,  
North Carolina (present address)*

## Всегда ли симплезиоморфия не интересна?

М.С. ИГНАТОВ, Б.Т. ПЯТКОВСКИЙ

Systematic studies of living beings are all based on the studies of similarities between individuals and their groups. Prevailing now cladistic approach divides all similarities into two categories: (1) synapomorphies, or similarities in advanced character states, and (2) symplesiomorphies, or similarities in ancestral character states. The former provide phylogenetic signal and therefore are used in the phylogenetic reconstructions, whereas the latter remain useless and are largely omitted from consideration. However, the following example may call more attention to the symplesiomorphic character states.

The genus *Andreaeobryum*, the last of discovered 'living fossils', was originally described as a member of separate family Andreaobryaceae (Steere, Murray, 1976). The overall plant habit as well as the capsule opening by mean of longitudinal splits indicates the closest relationship to *Andreaea* rather than to any other bryophytes, thus the family has been referred to the class Andreaeopsida. At the same time, further exhaustive studies of Murray (1984) revealed that the mucilage hairs, or axillary hairs, in *Andreaeobryum* are very different from those of *Andreaea*. The latter genus is characterized by axillary hairs similar to other mosses, while in *Andreaeobryum* axillary hairs are beaked and discharge mucilage through the apical pore. The latter case was unknown in any other mosses, but possessed a drastic similarity to *Takakia*, that time classified in Hepaticae. Therefore, Murray suggested a close relationship between *Andreaeobryum* and *Takakia*. The subsequent molecular phylogenetic studies in general confirmed her idea: *Takakia* was found to be a moss, not liverwort, and moreover one of the most closely related groups to *Andreaeobryum*, albeit the latter still usually appears in a clade with *Andreaea* (Newton et al., 2000; Shaw, Renzaglia, 2004).

Recent additional studies revealed that axillary hairs in *Sphagnum* also have an apical pore, despite it is difficult to observe (Ignatov et al., 2016).

The common occurrence of an apical pore so far is known in these three basal groups in moss phylogeny.

All other mosses have closed apical cells in axillary hairs, at least as it can be seen by using ordinary light microscopy. The most detailed data on their mucilage release were recently obtained for *Physcomitrella patens* (Pyatkovsky, 2015). A brief overview of some results is following.

The Golgi vesicles migrate and secrete their content by fusing with the plasmalemma. Mucilage accumulates outside the plasmalemma and then diffuses through the cell wall. This diffusion causes the wall fibrils to separate from one another. One or more groups of fibrils break from the wall and allow the mucilage out of the cell. Numerous areas where the cell wall has broken and mucilage has been secreted are noticeable when the hair surface is viewed in SEM. After the distal cell has undergone secretion, protoplasmic contents degenerate and vacuoles increase in number, but the cells remain alive.

TEM and antibody labeling indicated changes in wall layers of axillary hairs during development in both ultrastructure and width. Before secretion the distal cell wall does not show a prominent inner electron-lucent wall layer, but material is consistently added throughout development eventually becoming larger in width than the outer electron-dense fibrillar layer. The fibrillar layer probably contains pectins and arabinogalactan proteins. The presence of callose in axillary hair walls and its absence in other vegetative tissue walls suggests a possible defense role of callose in preventing exposure to the environment following hair secretion. The homogalacturonan pectins seem to play a role in keeping the wall intact during secretion. Presumably, the methyl-esterified homogalacturonan is de-esterified upon integration into the wall. Wall modification in *Physcomitrella* hairs during secretion probably involves specialized proteins, such as pectin methylesterases. In *Physcomitrella*, the pectins are involved in maintaining wall integrity during mucilage secretion. Following secretion, callose is deposited in the distal cell walls thereby preventing inoculation by foreign bacteria or fungi.

A pattern of mucilage release similar in general with *Physcomitrella* was found in previous studies on mosses (Héban, Bonnot 1974; Ligrone, 1986), as well as in hepatics (Galatis, Apostolakos, 1977; Duckett et al., 1990). This situation poses a problem. The discharge of mucilage through the apical pore is difficult to attribute to the apomorphic characters, as it is shared by groups of well-proved basal position in moss phylogeny. Moreover, the apical pore structure is different in these three taxa: *Sphagnum* (very inconspicuous, and likely poorly functioning), *Takakia* (at the delicate attenuate tip) and *Andreaeobryum* (having complicated beak

structure, apparently regulating mucilage exudation). Considering the more efficient continuous mucilage spreading through the partly reparable cell wall breaks, the mechanism of *Physcomitrella* and other mosses looks more advanced, but in this case, one may expect the apical pore in the mucilage papillae of hepatics, as most phylogenetic reconstructions indicate the liverworts in position sister to the rest of embryophytes, with mosses being the next branch in the basal paraphyletic grade. However, mucilage is discharging from slime, or mucilage papillae in a way more similar to *Physcomitrella*, not to basal moss groups. Thus, either we shall admit repeated origin of mucilage discharge by small portions throughout numerous breaks in cell wall, or put a serious question on the whole modern reconstruction of phylogeny of the basal land plants. However, any answers at the moment would be premature, as axillary hairs remain the least studied organ of bryophytes. They definitely require more extensive studies, covering all main bryophyte groups.

### References

- Duckett J.G., Renzaglia K.S., Pell K. Desiccation causes the proliferation of multicellular hairs, but not mucilage papillae in *Cryptothallus mirabilis* (Hepatophyta): a correlated light and electron microscope study // Can. J. Bot. 1990. Vol. 68. P. 697–706.
- Galatis B., Apostolakos P. On the fine structure of differentiation mucilage papillae of *Marchantia* // Can. J. Bot. 1977. Vol. 55. P. 772–795.
- Hébert C., Bonnot E.J. Histochemical studies on the mucilage-secreting hairs of the apex of the leafy gametophyte of some polytrichaceous mosses. // Zeit. Pflanzenphysiol. 1974. Bd. 72. S. 213–219.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanov O.V., Ivanova E.I., Kolesnikova M.A., Polevova S.V., Spirina U.N., Voronkova T.V. *Andreaeobryum macrosporum* (Andreaeobryopsida) in Russia, with additional data on its morphology // Arctoa. 2016. Vol. 25, P. 1–51.
- Ligrone R. Structure, development and cytochemistry of mucilage-secreting hairs in the moss *Timiella barbuloides* (Brid.) Moenk. // Ann. Bot. 1986. Vol. 58. P. 859–868.
- Newton A.E., Cox C.J., Duckett J.G., Wheeler J.A., Goffinet B., Hedderson T.A.J., Mishler B.D. Evolution of the major moss lineages: phylogenetic analyses based on multiple gene sequences and morphology // Bryologist. 2000. Vol. 103. P. 187–211.
- Pyatkovsky B.T. Axillary hair developmental ultrastructure and mucilage composition in the moss *Physcomitrella patens*: microscopic and bioinformatic studies // Master of Science Thesis, Department of Plant Biology, Southern Illinois University, Carbondale, USA. 2015. 88 pp.
- Shaw A.J., Renzaglia K. Phylogeny and diversification of bryophytes // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91, P. 1557–1581.
- Steere W.C., Murray B.M. *Andreaeobryum macrosporum*, a new genus and species of Musci from northern Alaska and Canada // Phytologia. 1976. Vol. 33. P. 407–410.



## **Бывают ли гаплолепидные мхи диплолепидными?**

М.С. Игнатов<sup>1,2</sup>, У.Н. Спирина<sup>2,3</sup>, В.Э. Федосов<sup>1</sup>, Е.А. Игнатова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва*

*arctoa@list.ru*

<sup>2</sup> *Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва*

<sup>3</sup> *Тверской государственный университет, Тверь*

## **Can haplolepidous mosses be diplolepidous?**

M.S. Ignatov, U.N. Spirina, V.E. Fedosov, E.A. Ignatova

Значение строения перистома для систематики мхов не менее важно, чем строение цветков для систематики покрытосеменных. С первых систем мхов признаки перистома лежали в основе выделения основных их групп. Вместе с тем, так же как и в системе Линнея, первые подразделения основывались в известной степени на формальном подходе, и мхи подразделяли на бесперистомные, с простым перистомом и с двойным перистомом.

Классические исследования строения зубцов перистома мхов, проведенные Филибером в конце XIX века, подчеркнули еще одно отличие в их структуре: некоторые из них имеют на своей дорсальной поверхности (обращенной кнаружи перистома) срединную линию, а другие нет. Первые получили название диплолепидные («двухчешуйковые»), вторые – гаплолепидные («одночешуйковые»), поскольку у первых наружная сторона сложена двумя столбцами клеток (точнее, их остатками), а у вторых – одним столбцом.

Различие это оказалось исключительно важным, поскольку указывает на то, что зубцы этих типов не гомологичны друг другу: у гаплолепидных перистомов зубцы формируются из слоев, из которых у диплолепидных развиваются не зубцы экзостома (столь же мощные и гигроскопичные, как и зубцы гаплолепидных перистомов), а тонкие, пленчатые структуры эндостома.

Молекулярно-филогенетические исследования в целом отконтрастировали значимость этого признака. Одна из наиболее крупных терминальных клад современных мхов представляет мхи с гаплолепидным перистомом (об исключениях ниже), вторая – мхи с диплолепидным перистомом с очередным расположением элементов экзостома и эндостома. Последнее уточнение о расположении существенно, поскольку мхи с диплолепидным перистомом с супротивным расположением элементов экзостома и эндостома оказываются филогенетически отдаленной и, возможно, не единой группой.

Столь четкое соответствие морфологических и молекулярно-филогенетических данных закрепило за этими двумя основными линиями эволюции названия «гаплOLEПИДНЫЕ» и «ДИПЛОЛЕПИДНЫЕ ОЧЕРЕДНЫЕ» мхи (формальные названия, подкласс Dicranidae и подкласс Bryidae, употребляются значительно реже).

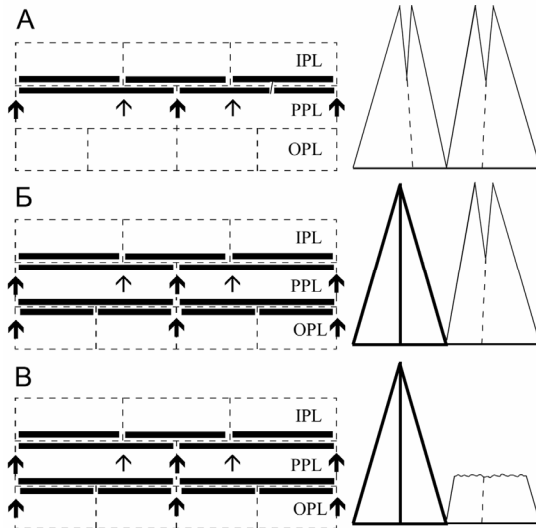
Тот факт, что в некоторых группах гаплOLEПИДНЫХ мхов материал экзостомы сохраняется в виде низких рудиментов, прирастающих к зубцам в их основании (и на них остается срединная линия), был известен, и был выделен даже отдельный тип перистомы (*Seligeria*-тип). Эти рудиментарные структуры были названы «простомом» (Edwards, 1979), однако это не разрушало в целом стройной картины деления мхов на гаплOLEПИДНЫЕ и ДИПЛОЛЕПИДНЫЕ.

Дальнейшие молекулярные исследования, однако, усложнили картину. Выяснилось, что у одного из представителей гаплOLEПИДНОЙ клады, *Pseudoditrichum*, наряду с эндостомом полностью развит экзостом (Fedosov et al., 2016), а у другого, *Catoscopium*, экзостом б. м. развит, а эндостом сильно редуцирован (Ignatov et al., 2015). Эти два рода являются представителями монотипных порядков, систематическое положение которых оставалось дискуссионным до самого последнего времени.

Получается парадокс: у растений этих двух порядков, несомненно относящихся к гаплOLEПИДНОЙ линии эволюции, имеются длинные зубцы экзостомы со срединной линией, то есть морфологически они типично ДИПЛОЛЕПИДНЫЕ. Во избежание терминологической путаницы и умножения числа типов строения перистомов Федосов и др. (Fedosov et al., 2016) предложили считать основным структурным признаком подкласса Dicranidae (за которым закрепилось название «гаплOLEПИДНЫЕ») не отсутствие срединной линии на зубцах перистомы, а соответствие формуле перистомы 4:2:3 и разделение зубцов на две неравные доли с чередованием «2:1/1:2» (рис. 1).

В данном случае приходится признать, что исключения подтверждают правило: из примерно 5000 видов подкласса Dicranidae (за которым закрепилось название «гаплOLEПИДНЫЕ») в современной флоре ДИПЛОЛЕПИДНОЕ строение имеют лишь 2 вида. Почему? Ответ, как нам представляется, связан с функционированием перистомы. В случае очередного расположения зубцов и сегментов зубцы с легкостью зачерпывают споры из урночки и путем гигроскопических движений постепенно и строго дозированно распространяют их. Супротивное расположение блокирует работу такого механизма, в связи с чем в группе «ДИПЛОЛЕПИДНЫХ СУПРотивных» экзостом и эндостом обычно или сросшиеся, или редуцированные. В тех немногих случаях, когда

такой перистом функционирует как двойной, его элементы осуществляют б.ч. спиральные движения (*Funaria*, *Encalypta*). Радиальные движения в группе «диплолепидных супротивных» освоила только *Timmia*, у которой для осуществления этой функции эндостом получил уникальное строение: базальная мембрана по верхнему краю несет 64 тонких ресничкообразных выроста.



**Рис. 1. Схемы строения перистомов представителей Dicranidae, или «гаплолепидных мхов», представляющие развертку их 1/8 части (соответствующую двум зубцам экзостомы из 16)**

Три concentрических слоя, образующих перистом, обозначены как OPL (outer peristomial layer, наружный перистомный слой), PPL (primary peristomial layer, первичный перистомный слой) и IPL (inner peristomial layer, внутренний перистомный слой). Жирными линиями на схемах слева показаны части клеточных стенок, формирующие перистом, а пунктиром – стенки, полностью разрушающиеся к моменту его полного развития.

Типичный вариант строения гаплолепидного перистоста показан на рис. А: периклиналильные клеточные стенки между OPL и PPL не сохраняются.

Рис. Б представляет строение *Pseudoditrichum*, у которого экзостом полностью сохраняется. Рис. В иллюстрирует *Catoscopium*, у которого сохраняется экзостом, а эндостом сильно редуцирован. Вместе с тем, общей чертой строения

всех этих групп является соотношение клеток в OPL:PPL:IPL в 1/8 части перистоста (называемое перистостомной формулой) как 4:2:3. Эта формула отличается Dicranidae от всех прочих групп мхов, имеющих развитые зубцы перистоста.

В случае *Catoscopium* перистом редуцирован настолько, что практически не осуществляет функцию регуляции рассеивания спор и не представляет интереса для обсуждения. Полно развитый двойной «гаплолепидный» перистом, таким образом, известен только у *Pseudoditrichum mirabile*. Зубцы экзостомы у него гигроскопичны, как

и у большинства мхов. При этом они оказываются супротивными элементами эндостома, который в целом состоит из высоких, гиалиновых, но в то же время достаточно упругих и прямых сегментов, длина которых примерно равна длине зубцов экзостома. Несомненно, это наиболее «неудобный» для рассеивания спор тип строения. Возникает вопрос: как вид с таким перистомом вообще смог выжить. Дать исчерпывающий ответ, по-видимому, невозможно, однако следующие факты, возможно, отчасти проливают свет на ситуацию. *Pseudoditrichum mirabile* известен всего из двух местонахождений в Субарктике: одном на Таймыре и одном на севере Канады. В обоих местах он растет на известняках, в местах с разреженным растительным покровом. Такие биотопы, как из общих соображений, так и согласно наличию в них многочисленных редких видов мхов, можно считать наиболее благоприятными для мхов, поскольку здесь они меньше всего подвергаются конкуренции со стороны сосудистых растений. Открытые местообитания здесь всегда имеются в наличии и существуют неопределенно долго, позволяя выживать даже таким представителям «неудачных» эволюционных экспериментов.

#### Литература

*Edwards S.R.* Taxonomic implication of cell patterns in haplolepidous moss peristomes // *Clarke G.C.S., Duckett J.G. (eds.). Bryophyte systematics. London: Academic Press. 1979. P. 317–346.*

*Fedosov V.E., Fedorova A.V., Fedosov A.E., Ignatov M.S.* Phylogenetic inference and peristome evolution in haplolepidous mosses, focusing on Pseudoditrichaceae and Ditrichaceae s.l. // *Bot. J. Linn. Soc. 2016. Vol. 181. P. 139–155.*

*Ignatov M.S., Spirina U.N., Ignatova E.A., Krug M., Quandt D.* On the systematic position of the moss genus *Catoscopium*, with a new approach to the peristome reduction study // *Arctoa. 2015. Vol. 24. P. 389–415.*

## **О комплексном подходе к изучению *Iris aphylla* L. на Русской равнине**

М.В. Казакова, А.С. Кугушева

Рязанский государственный университет имени С.А. Есенина,  
a.kugusheva@rsu.edu.ru

## **A complex approach in studies of *Iris aphylla* L. on the Russian plain**

М.В. Kazakova, A.S. Kugusheva

Один из 300 видов рода *Iris* L., лесостепной восточноевропейский *I. aphylla* L., включен в перечень таксонов европейского уровня охраны. Согласно Резолюции № 6 Постоянного комитета Бернской конвенции (1998), в охране нуждаются места его обитания. В этот перечень включен только *I. aphylla* ssp. *hungarica*. Существующая в литературе и базах данных (World Checklist., 2010) разногласия мнений относительно внутривидовой систематики линнеевского вида и его высокий уровень охраны в России (Красная книга РФ, 2008; 21 региональная Красная книга) стали основанием для проведения всестороннего изучения этого вида. В культуре известен давно, может дичать, гибридизировать с другими видами. Известны три кариотипа:  $2n = 24, 40, 48$ , из которых в Западной и Центральной Европе обычна тетраплоидная раса (Wróblewska et al., 2010). Н.Н. Цвелев (1979) же отметил, что наиболее распространена диплоидная раса *I. aphylla* ssp. *hungarica*.

В базе данных (World Checklist, 2010) для *I. aphylla* приведено более 30 синонимов, в том числе 23 видовых комбинации, описанных в XVIII в.: *I. bohémica* F.W. Schmidt, *I. nudicaulis* Lam., XIX в.: *I. hungarica* Waldst. et Kit., *I. extrafoliacea* J.C. Mikan ex Pohl, *I. falcata* Tausch, *I. breviscapa* Opiz, *I. fieberi* Seidl, *I. bisflorens* Host, *I. clusiana* Tausch, *I. furcata* M. Bieb., *I. reflexa* Berg, *I. duerinckii* Buckley, *I. diantha* K. Koch, *I. tenorei* Parl., *I. rigida* Sieber ex Klatt, *I. subtriflora* Fieber ex Klatt, *I. bifurca* Steven ex Baker, *I. schmidtii* Baker, *I. sabina* N. Terracc., XX в.: *I. melzeri* Prodán, *I. dacica* Beldie, *I. babadagica* Rzazade et Golneva, *I. perrieri* Simonet ex N. Service; 4 подвидовых комбинации *I. aphylla*: ssp. *nudicaulis* (Lam.) O. Schwarz, ssp. *dacica* (Beldie) Soó, ssp. *fieberi* (Seidl) Dostál, ssp. *polonica* (Blocki ex Asch. et Graebn.) Soó des. inval.; *I. nudicaulis* ssp. *fieberi* (Seidl) Nyman и *I. hungarica* ssp. *dacica* (Beldie) Prodán (1966), а также 4 формы: *I. hungarica* var. *subtriflora* (Fieber ex Klatt) Nyman, *I. nudicaulis* var. *clusiana* (Tausch) Nyman, *I. nudicaulis* subvar. *falcata* (Tausch) Nyman, *I. aphylla* var. *polonica* Blocki ex Asch. et Graebn., *I. furcata* var. *diandra* (K. Koch) Grossh., *I. aphylla* f. *major* (Zapal.) Soó, *I. hungarica* f. *minor* Simonk.

В результате изучения внутривидовой морфологической и генетической изменчивости растений, взятых из разных участков в основном центральноевропейского (карпатского) фрагмента ареала, А. Вроблевска с соавторами (Wróblewska et al., 2010) пришла к выводу о необходимости дальнейшей таксономической ревизии линнеевского вида, поскольку не выявлено убедительных морфологических и генетических обоснований для выделения каких-либо подвидов. Польские ботаники отмечают, что очень слабо изучены растения в восточноевропейском (российском) секторе ареала.

Согласно представлениям европейских авторов (Meusel et al., 1965; Webb, Chater, 1980), ареал *I. aphylla* состоит из основной восточноевропейской части и ряда мелких, но масштабных и точечных фрагментов, показанных на территории Албании, Чехии, Франции, Германии, Болгарии, Венгрии, Италии, России, Румынии, Азербайджане, Армении, Грузии, Турции, Украины. В базе данных (World Checklist., 2010) ареал показан чрезвычайно неточно и формально.

Сбор материала (гербарные образцы отдельных рамет, листовые фрагменты из 27 локальных популяций для генетического анализа, геоботанические описания, промеры морфологических параметров) осуществлен в 2014–2016 гг. Изучено около 500 гербарных образцов из 8 фондов: LE, MW, МНА, GMU, PKM, RSU, VU, VGU. Основной материал собран в 23 локальных популяциях 8 регионов России.

Курская обл.: 1) Октябрьский р-н, окр. д. Александровка, Анохинская балка, 22.05.2014; 2) Курский р-н, ЦЧЗ, Стрелецкий участок, плакор, 23.05.2014;

Липецкая обл.: 3) Задонский р-н, Заповедник «Галичья гора», урочище Галичья гора, 19.05.2014; 4) Елецкий р-н, 2 км к ЮВ от с. Воронец, балка Воронец, 21.05.2014;

Московская обл.: 5) Серебряно-Прудский р-н, окр. д. Александровка, 23.08.2015;

Орловская обл.: 6) Ливенский р-н, на границе с Липецкой обл., низовье балки в Ур. Кузилинка, 21.05.2014; 7) Орловский р-н, между с. Знаменка и д. Гать, Урочище «Городище Гать», 24.05.2014; 8) Кромский р-н, близ пос. Шаховский, правый берег р. Оки, опушка Шаховской дубравы, 24.05.2014;

Пензенская обл.: 9) Каменский р-н, 5 км СЗ с. Скворечное, Паников овраг, 18.05.2015; 10) Спасский р-н, 2 км к северу от с. Новозубово, 18.05.2015;

Рязанская обл.: 11) Милославский р-н, заказник «Милославская лесостепь», Ур. Синие камни, 18.05.2014; 12) 2,5 км ниже по течению р. Паника, окр. д. Дивилки, 18.05.2014; 13) 3 км ниже по течению

р. Паника, южнее д. Прямоглядово, 22.08.2015; 14) Кораблинский р-н, окраина с. Кипчаково, балка Ковыльня, 20.05.2015; 15) Михайловский р-н, Завидовский долинный комплекс по левому берегу р. Проня, 23.05.2015; 16) Михайловский р-н, у пос. Красная Звезда, левый берег. Склон р. Проня, 23.05.2015; 17) Михайловский р-н, Поярковская балка, 25.05.2014 и 23.05.2015; 18) Лубянское городище, 30.06.2015; 19) Сараевский р-н, Новобокинская дубрава, 20.05.2015;

Тамбовская обл.: 20) Тамбовский р-н, Осиновый овраг, 15.05.2015; 21) Кирсановский р-н, Воронинский заповедник, Ур. Пески, 16.05.2015;

Республика Мордовия: 22) Торбеевский р-н, 1,5 СВ д. Кажлодка, 19.05.2015; 23) Торбеевский р-н, 2 км СЗ с. Никольское, р. Парца, 19.05.2016.

Обобщение и анализ всех собранных материалов позволяют уточнить диапазон изменчивости морфологических признаков *I. aphylla*, включенных в базовые флористические сводки (Федченко, 1935; Цвелев, 1979; Webb, Chater, 1980). Корневище короткое, ползучее, 10–25 мм в диаметре, годичный прирост составляет 10–15 (20) мм в длину. Стебли прямые, крепкие, их высота варьирует от 10 до 30, редко до 40 см, соответственно наименьшие показатели выявлены у растений, занимающих сухие степные каменистые склоны, тогда как более высокие цветоносные побеги формируются у растений мезофитных условий: опушечных биотопов, лесных полян. Более крупные размеры побегов – до 70 см с цветком (Webb, Chater, 1980) по изученным гербарным образцам и живым растениям из природных популяций не подтверждены. Образование столь высоких цветоносных побегов наблюдается у культивируемых растений. Высота стебля может превышать длину листьев раметы на 5–10 см, но часто листья ближайшего вегетативного побега превосходят цветоносный побег.

Побеги не разветвленные или немного выше основания ветвистые, цветки сидячие или на короткой цветоножке. Общее число цветков на одном генеративном побеге варьирует от 1 до 5, чаще 2–3. Листья собраны в прикорневые пучки, развитых листьев 5–7, наиболее развитые достигают в среднем 20–35 см, область варьирования 15–75 см длины; в урочище Коровинская дубрава в Тамбовской области (наблюдение 9.06.2016) мы отметили крупные растения с листьями до 90 см длины. Ширина листьев варьирует от 10 до 40 мм. Примечательно, что во «Flora Europaea» (Webb, Chater, 1980) указаны более узкие размеры листьев – 6–22 мм. В наших наблюдениях не отмечены растения с листьями уже 12–15 мм, основной массив образцов находится в диапазоне 20–30 мм. Форма листьев весьма изменчива в разных условиях и регионах, она варьирует от линейных, мечевидных до широких серповидных. В описаниях *I. aphylla* указывается, что листья равны по дли-

не стеблю с цветками или немного превышают его. Это справедливо, если учитывать листья ближайших вегетативных побегов. Розеточные листья генеративного побега почти всегда более короткие. Листочки покрывала 30–60 мм длины, яйцевидные или продолговатые, вздутые, травянистые, зеленые, нередко с пурпурными жилками; Н.Н. Цвелев (1979) отметил, что они по краю или почти целиком перепончатые. Нами выявлено, что характер листочков покрывала меняется от травянистых в мае до перепончатых в конце июня.

Окраска околоцветника варьирует в разных популяциях от светло-до темно-фиолетового, лилового, фиолетово-синего, голубого. Трубка 14–22 мм длины, обычно в 2 раза длиннее завязи; наружные доли околоцветника 40–65×20–25 мм, с (узко-) обратнойяйцевидной пластинкой, постепенно суженной в ноготок; внутренние доли окрашены одинаково с наружными, иногда несколько бледнее наружных, 40–65×22–30 мм, пластинка их резко сужена в ноготок; лопасти столбика коротколанцетные, острые, зубчатые. Коробочка продолговатая, трехгранная, 30–50 мм длины и 15–20 мм в диаметре. Семена шаровидные или грушевидные, морщинистые, темные (красновато-) коричневые, 4,5–7,5×3,0–5,0 мм.

Проведенная оценка диапазона морфологических параметров растений *I. aphylla* из восточноевропейского крыла его ареала показывает широкий разброс макроморфологических признаков, которые больше связаны с экологическими условиями произрастания, а не с географической привязкой образцов. Размеры и соотношение длины листьев и побегов не могут служить достаточным основанием для выделения подвидов и форм. В западной части ареала изредка встречаются растения (среди гербарных образцов) с более узкими и длинными листьями, необходимо дополнительное изучение изменчивости признаков в этой части ареала.

### Литература

- Красная книга Московской области. 2-е изд. М.: КМК. 2008. С. 538.
- Цвелев Н.Н. Iridaceae Juss. – Касатиковые // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979. С. 292–311.
- Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentral-europäischen Flora. Jena, 1965. 258 S.
- Webb D.A., Chater A.O. *Iris* L. // Flora Europaea. V. 5. Cambridge, Cambridge University Press. 1980. P. 87–92.
- Wróblewska A., Brzosko E., Chudzińska E., Bordács S., Prokopiv A.I. Cytotype distribution and colonization history of the steppe plant *Iris aphylla* // Ann. Bot. Fennici. 2010. Vol. 47. P. 23–33.
- World Checklist of Selected Plant Families. Kew: Royal Botanic Gardens, 2010.



**О филогении примитивных хвойных  
на палеоботаническом материале из пермских отложений  
Европейской части России**

Е.В. Карасев

*Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН,  
Москва*

*karasev@paleo.ru*

**Phylogeny of primitive conifers: evidence from paleobotanical  
material from Permian deposits of European Russia**

E.V. Karasev

Хвойные – важная группа голосеменных растений для понимания эволюции высших растений в целом. Основной ароморфоз этой группы происходил в конце палеозоя и завершился в начале мезозоя (Красилов, 1971). В основе систематики ископаемых хвойных высокого ранга лежит строение женских фруктификаций. В начале XX века в Европе и Северной Америке были обнаружены новые и лучшей сохранности образцы позднепалеозойских хвойных, которые существенно расширили наше понимание о разнообразии и путях эволюции примитивных хвойных (Mapes, Rothwell, 1984; Clement-Westerhof, 1987; Rothwell et al., 1997; Hernandez-Castillo et al., 2003; Rothwell et al., 2005 и др.). Большой вклад в разработку филогении хвойных на позднепалеозойском материале из Европейской части России (Субангариды) внесли работы С.В. Мейена (Meulen, 1978, 1982). Позднее эту работу продолжили другие исследователи (Наугольных, 1998, 2007; Гоманьков, 2010; Гоманьков, 2013). Позднепермские хвойные Субангариды к настоящему времени представлены несколькими видами женских фруктификаций рода *Sashinia*, одним видом рода *Pseudovoltzia* и микростробилами *Dvinostrobus* в ассоциации с облиственными побегами типа *Quadrocladus* и *Geinitzia* (Гоманьков, Мейен, 1986; Гоманьков, 2010). А.В. Гоманьков и С.В. Мейен (1986) из-за относительно примитивной морфологии *Sashinia* сближали эти фруктификации и ассоциирующие с ними *Quadrocladus* и *Dvinostrobus* с лебахиевыми. В 2010 году А.В. Гоманьков выделил фруктификации *Sashinia* в отдельное семейство Sashiniaceae (Гоманьков, 2010).

В течение нескольких полевых сезонов (2009–2016) сотрудниками лаборатории палеоботаники совместно с лабораторией артропод выполнены новые сборы генеративных структур ископаемых хвойных на территории Европейской части России. Наибольший интерес среди них представляют находки женских стробиллов примитивных хвойных.

В отложениях местонахождения Исады (Вологодская область, северодвинский ярус) были собраны вегетативные побеги *Quadrocladus shweitzeri* и женские стробилы, принадлежащие новому роду. Обнаруженные в Исадах стробилы имеют более продвинутые морфологические признаки по сравнению с родом *Sashina*, широко распространенному в одновозрастных отложениях. У новых стробилов простая брактя, которая отличается от вегетативных листьев размерами и очертанием, пазушный комплекс сильно уплощен, имеется примитивная семенная чешуя. Семенные рубцы располагаются в средней части или в основании чешуи, лопасти изменены и отогнуты абаксиально, как у *Pseudovoltzia*, *Aetophyllum* и некоторых других триасовых родов хвойных. Стерильные чешуи в пазушном комплексе полностью редуцированы. К примитивным признакам стоит отнести свободные брактей, разный размер ассоциирующих листьев на побегах разного порядка. Новые находки подтверждают связь микростробилов *Dvinostrobis* и побегов типа *Quadrocladus* с женскими фруктификациями другого, более продвинутого, вольциевого типа. А.В. Гоманьков и С.В. Мейен (1986) справедливо отмечали сходство *Dvinostrobis* с микростробилами вольциевых *Darneya* и *Sertostrobis* из Западной Европы.

Другие интересные находки происходят из местонахождения Большой Китяк (Кировская область, белебеевская свита, верхи казанского яруса). Здесь собраны новые образцы вегетативных побегов и женских стробилов *Pseudovoltzia? cornuta* Meyen, 1982, которые первоначально описал отсюда С.В. Мейен (Meyen, 1982). Новые образцы *Pseudovoltzia? cornuta* демонстрируют пазушное положение стробилов на побеге и наличие у них специализированной ножки. С.В. Мейен (1982) расположение стробилов на продолжении ветвей расценивал как несомненный примитивный признак и считал это новообразованием ранних хвойных. Новые находки показывают, что уже в ранней перми существовали хвойные, которые имели уже достаточно продвинутые признаки характерные для мезозойских и современных хвойных.

### Литература

Гоманьков А.В. *Steirophyllum gomankovii* (S. Meyen et Smoller) comb. nov. (Pinopsida incertae sedis) из уржумских отложений бассейна р. Сухона // Lethaea Rossica. Российский палеобот. журн. 2013. Т. 8. С. 1–8.

Гоманьков А.В. Хвойные из пермских отложений Каргалинских рудников (Южное Приуралье) // Палеоботаника. СПб.: Марафон. 2010. Т. 1. С. 5–21.

Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татариновья флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с.

Красилов В.А. Эволюция и систематика хвойных // Палеонтол. журн. 1971. № 1. С. 7–20.

Наугольных С.В. Пермские флоры Урала. М.: ГЕОС, 2007. 322 с.

Наугольных С.В. Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. М.: ГЕОС, 1998. 201 с.

Clement-Westerhof J.A. Aspects of Permian palaeobotany and palynology, VII. The Majonicaceae, a new family of Late Permian conifers // Rev. Palaeobot. Palynol., 1987. Vol. 52, № 4. P. 375–402.

Hernandez-Castillo G.R., Rothwell G.W., Stockey R., Mapes G. Growth Architecture of *Thucydia mahoningensis*, a model for primitive walchian conifer plants // Int. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164, № 3. P. 443–452.

Meyen S.V. The carboniferous and Permian floras of Angaraland: (a synthesis) // Biol. Memoirs. 1982. Vol. 7, № 1. P. 1–109.

Rothwell G.W., Mapes G., Hernandez-Castillo G.R. *Hanskerpia* gen. nov. and phylogenetic relationships among the most ancient conifers (Voltziales) // Taxon. 2005. Vol. 54. P. 733–750.

Mapes G., Rothwell G.W. Permineralized ovulate cones of *Lebachia* from late Palaeozoic limestones of Kansas // Palaeontology. 1984. Vol. 27. № 1. P. 69–94.

Meyen S.V. Permian conifers of the West Angaraland and new puzzles in the coniferalean phylogeny // Palaeobotanist. 1978. Vol. 25. P. 298–313.

Rothwell G.W., Mapes G., Mapes R.H. Late Paleozoic conifers of North America: Structure, diversity and occurrences // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 95, № 1–4. P. 95–113.

**Полиморфизм видов *Chondrilla* (Asteraceae)  
Европейской части России**

А.С. Кашин, Т.А. Крицкая, А.С. Пархоменко, А.О. Кондратьева,  
Н.А. Петрова

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского,*  
*Саратов*

*kashinas2@yandex.ru*

**Polymorphism of species of *Chondrilla* (Asteraceae)  
of European Russia**

*A.S. Kashin, T.A. Kritskaya, A.S. Parkhomenko, A.O. Kondratyeva,*  
*N.A. Petrova*

В роде *Chondrilla* выделяют около 30 видов (Леонова, 1989). Из них 9 произрастает в Европейской части России: 7 принадлежат к секции *Chondrilla* подрода *Chondrilla* (*C. acantholepis* Boiss., *C. brevirostris* Fisch. et Mey., *C. canescens* Kat. et Kir., *C. graminea* Vieb., *C. juncea* L., *C. latifolia* Vieb., *C. laticoronata* Leonova) и 2 (*C. ambigua* Fisch., *C. pauciflora* Ledeb.) – к подроду *Brachyrynchus*.

В настоящее время нет однозначного представления о таксономической структуре рода. Например, *C. juncea*, *C. graminea* и *C. canescens* одни авторы рассматривают как самостоятельные виды (Леонова, 1989; Маевский, 2014), а другие – объединяют в один вид *C. juncea* (Еленевский и др., 2008).

Исследования изменчивости морфологических признаков проводили в 2015 г. в 26 популяциях 7 видов из Астраханской, Волгоградской и Саратовской обл., Краснодарского края, республик Калмыкия и Крым, в 21 из которых собран материал для молекулярно-генетических исследований. Так как в Саратовской обл. *C. juncea* и *C. graminea* произрастают повсеместно в одних и тех же местообитаниях и особи в них по большинству признаков образуют непрерывные переходы от одной крайней формы до другой, в большинстве местообитаний исследовали случайную выборку растений, понимая её как выборку из симпатрических популяций *C. juncea* / *graminea*. Только в местообитаниях из Б.-Карабулакского и Хвалынского р-нов для анализа взяты крайние формы растений.

В нумерическом анализе использовано по 30 образцов из популяции. Виды рассматривались как операциональные таксономические единицы (ОТЕ). Измеряли 35 признаков. Факторный анализ методом главных координат (PCO) выполнен в программе PAST 3.0. (Hammer et al., 2001). В качестве меры сходства использовали дистанцию Гове-

ра и индекс сходства RHO. Кластерный анализ проведен в программе PAST 3.0 методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA) с использованием дистанции Говера.

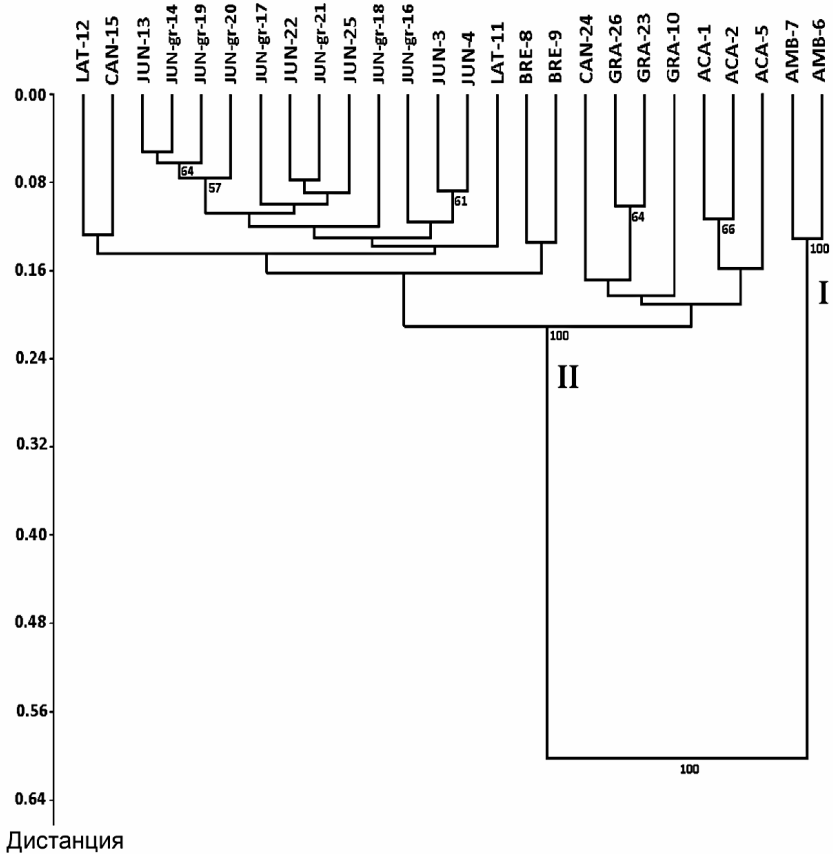
Тотальную ДНК выделяли из лепестков, высушенных в силикагеле, с использованием наборов NucleoSpin® Plant II (MACHEREY-NAGEL, Германия). ПЦР проводили в амплификаторе Mastercycler gradient (Eppendorf, Германия) с 25 ISSR-праймерами (ЗАО Синтол, Россия). Выбор праймеров производили с учётом литературных данных (Dogan et al., 2007; Escaravage et al., 2011; Ryu, Bae, 2012). Из них отобрали 15. Для ПЦР были использованы реактивы Ready-To-Load Master-mix5X Mas<sup>DD</sup>TaqMIX-2025 (Диалат, Россия). Разделение продуктов амплификации проводили в 1.5%-ном агарозном геле. Фрагменты ДНК визуализировали с помощью трансиллюминатора (Vilber Lourmat, Франция). В анализ включали только полиморфные бэнды. Итоговая матрица включала 127 маркеров и 69 образцов. Анализ полученной матрицы проводили в программе PAST ver. 3.0. кластеризацией методом невзвешенного попарно-группового среднего (UPGMA) и главных координат с использованием коэффициента Дайса (Nei, Li, 1979) и в программе SplitsTree 4 v. 4.14.2 методом Neighbour Joining (NJ). Оценку зависимости потока генов от географических расстояний между популяциями проводили с помощью теста Мантеля в программе Arlequin ver. 3.1.

UPGMA анализ выявил 2 основных кластера с уровнем связи 0.6. Первый из них (I) с высокой бутстреп поддержкой (индекс бутстрепа 99%) подразделяется на 2 подкластера, 1 из которых включает образцы обеих популяций *C. brevisrostris*, обеих популяций *C. latifolia*, всех четырех популяций *C. juncea*, всех шести популяций *C. juncea / graminea* и одной из двух популяций *C. canescens*. Второй подкластер включает образцы всех 3-х популяций *C. graminea*, 1 популяции *C. canescens* и всех 3-х популяций *C. acantholepis*. Второй кластер (II) включает образцы двух популяций *C. ambigua* с высокой бутстреп-поддержкой (индекс бутстрепа 100%) (рис. 1).

Факторный анализ выявил те же две группы. В первую группу входят только образцы из популяций *C. ambigua*. Вторая группа объединяет в себе представителей 6 видов секции *Chondrilla*. Несмотря на большой разброс, представители *C. brevisrostris*, *C. acantholepis*, *C. graminea*, *C. canescens* тяготеют к периферии факторного пространства, центр которого занят представителями *C. juncea*, *C. latifolia* и *C. juncea / graminea*.

ISSR анализ выявил 143 бэнды, из них 127 – полиморфных (89%). Размер ампликонов варьировал в диапазоне 300–4000 п.н. Количество

бэндов, воспроизводимых одним праймером, составило от 5 до 15, в среднем 8.7. У *C. ambigua* выявлено 14 уникальных фрагментов, не встречающихся больше ни у одного вида, 9 – являлись общими только для *C. ambigua* и *C. breviostris*.



**Рис. 1. Фенограмма изученных популяций видов *Chondrilla*, полученная при обработке матрицы морфологических признаков методом невзвешенного попарного среднего**

Способ объединения – дистанция Говера. Показаны значения бутстреп больше 50%

Кластерный анализ (UPGMA) показал, что 7 видов составляют два основных кластера. Соответственно, первый кластер, включающий *C. ambigua* и *C. breviostris*, сходные между собой на уровне около 0,9, имеет поддержку 99%. Второй кластер, включающий все остальные образцы, сходные на уровне около 0,42, имеет поддержку 51%. Во втором основном кластере выделено пять кластеров второго порядка: первый кластер на уровне сходства около 0,85 объединил с высокой

бутстреп поддержкой (85%) 1 образец *C. graminea* популяции № 1 и образец *C. juncea* популяции № 5; второй кластер объединил на уровне сходства около 0.9 один образец *C. graminea* популяции № 1, образец из симпатрической популяции *C. juncea / graminea* № 6 и все образцы *C. juncea* популяции № 4; третий кластер сходства на уровне около 0.85 объединил образцы популяций *C. acantholepis* № 1 и № 2, *C. latifolia* № 2 (бутстреп 58%) и с крайне низкой бутстреп поддержкой – образцы популяции *C. juncea* № 5 и симпатрической популяции *C. juncea / graminea* № 6. В четвертый кластер вошло часть образцов популяций *C. juncea* № 1, 2, *C. canescens* № 1–3 и все образцы симпатрических популяций *C. juncea / graminea* № 1–8, кроме популяции № 6, из которой в этот кластер попал только один образец. Пятый кластер на уровне сходства около 0.86 объединил по одному образцу из популяций *C. graminea* № 1 и *C. canescens* № 1, все образцы *C. graminea* № 2, *C. juncea* № 3, *C. latifolia* № 1 и № 3, большинство образцов *C. juncea* № 1 и 2 и все образцы симпатрической популяции *C. juncea / graminea* № 9. Некоторые особи или группы особей получали бóльшую бутстреп поддержку в пределах одной популяции, чем популяции между собой.

Неукорененное дерево, построенное методом NJ, в целом, имеет сходную топологию с результатами кластерного анализа (рис. 2). Наиболее удален от остальных кластер, образованный популяциями *C. ambigua* (кластер I). Образцы *C. breviostris* образовали самостоятельный кластер (кластер II), расположенный между *C. ambigua* и большим кластером, включающим образцы всех остальных видов (кластер III). Однако в отличие от UPGMA-дендрограммы, *C. ambigua* и *C. breviostris* получаются не такими близкими друг другу; кроме того, между отдельными образцами из их популяций есть различия, хоть и небольшие по сравнению с прочими образцами, которые не проявились при кластерном анализе.

Тест Мантеля позволил выявить достоверную положительную корреляцию между матрицей попарных значений  $F_{ST}$  (индекс фиксации между популяциями в группе) и матрицей попарных географических расстояний между популяциями ( $r = 0,319$ ;  $p < 0,001$ ).

Факт обнаружения 9 уникальных фрагментов, общих для *C. ambigua* и *C. breviostris* при почти полном отсутствии таковых для *C. ambigua* и других представителей секции *Chondrilla* может указывать на то, что из всех исследованных видов секции именно *C. breviostris* имеет большую таксономическую и эволюционную близость с *C. ambigua*. Однако, учитывая, что популяции именно *C. ambigua* и *C. breviostris* контактируют друг с другом, между ними может иметь место и поток генов, связанный с гибридизацией. Резуль-





Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-04-04087).

### Литература

Еленевский А.Г., Буланый Ю.И., Радыгина В.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов: ИЦ «Наука», 2008. 248 с.

Леонова Т.Г. Хондрилла – *Chondrilla* L. // Флора Европейской части СССР. Т. 8. Л.: Наука, 1989. С. 57–61.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2014. 635 с.

Dogan B., Duran A., Hakki E.E. Phylogenetic analysis of *Jurinea* (Asteraceae) species from Turkey based on ISSR amplification // Ann. Bot. Fennici. 2007. Vol. 44. P. 353–358.

Escaravage N., Cambecèdes J., Largier G., Pornon A. Conservation genetics of the rare Pyreneo-Cantabrian endemic *Aster pyrenaicus* (Asteraceae) // AoB PLANTS. 2011. doi:10.1093/aobpla/plr029.

Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. N. 1. 9 p.

Nei M., Li W. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Natl. Acad. Sci. (USA). 1979. Vol. 76. P. 5269–5273.

Ryu J., Bae C.-H. Genetic diversity and relationship analysis of genus *Taraxacum* accessions collected in Korea // Korean J. Plant Res. 2012. Vol. 25. N. 3. P. 329–338.

**Предварительные результаты  
популяционно-генетического исследования  
(изоэнзимный анализ) видов и рас**

***Astragalus* sect. *Helmia* (Fabaceae) на Урале**

М.С. Князев<sup>1</sup>, Е.Г. Филиппов<sup>1</sup>, О.С. Дымшакова<sup>2</sup>, А.Ю. Беляев<sup>2</sup>,  
Н.А. Кутлунина<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Ботанический сад Уральского отделения РАН,  
Екатеринбург  
knyasev\_botgard@mail.ru

<sup>2</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

<sup>3</sup> Уральский федеральный университет имени первого Президента России  
Б.Н. Ельцина, Екатеринбург

**Preliminary results of population genetic studies  
(isozyme analysis) of species and races**

**of *Astragalus* sect. *Helmia* (Fabaceae) in the Urals**

M.S. Knyazev, E.G. Filippov, O.S. Dymshakova, A.Yu. Belyaev,  
N.A. Kutlunina

Проведены исследования уральских популяций *Astragalus* секции *Helmia* с использованием изоэнзимного анализа. Изучены *Astragalus permiansis* С.А.Мей. ex Rupr. (4 популяции), *A. helmii* Fisch. ex DC. (5 популяций), *A. depauperatus* Ledeb. (3 популяции) и 1 популяция *Astragalus* affin. *permiansis* на горе-шихане Тра-тау на Южном Урале (близ города Стерлитамак).

По результатам наших собственных исследований (Князев и др., 2006; Филиппов и др., 2008), а также по данным других авторов (Горчаковский, Зуева, 1982), показано, что *A. helmii* – диплоид ( $2n=16$ ), *A. depauperatus* – тетраплоид ( $2n=32$  – уральские популяции). Для *A. permiansis* (по образцам из четырех популяций) установлен октоплоидный цитотип ( $2n=64$ ). Уровень пloidности для *Astragalus* affin. *permiansis* с Тра-тау ещё не определен. Но растения в этой популяции по изоэнзимным спектрам (по «бэндингу» для ряда ферментных систем, см. ниже) сходны с таковыми в популяциях *A. permiansis*. Это косвенно свидетельствует о том, что астрагал с Тра-тау является октоплоидом.

Предполагалось, что предварительные исследования перечисленных видов с использованием изоэнзимного анализа позволят подтвердить или опровергнуть следующие гипотезы: 1) имеются видоспецифичные электроморфы (аллели) и их сочетания в изоэнзимных спектрах; 2) происхождение *A. permiansis* в результате полиплоидизации *A. depauperatus* из уральских популяций, 3) *Astragalus* affin.

*permiensis* с Тра-тау и в целом *A. permiensis* сформировались в результате гибридизации *A. helmii* × *A. depauperatus*.

Были апробированы 10 ферментных систем: ADH – алкогольдегидрогеназа, IDH – изоцитратдегидрогеназа, PGI – фосфоглюкоизомераза, LAP – лейцинаминопептидаза, 6-PGD – 6-фосфоглюконатдегидрогеназа, FDH – форматдегидрогеназа, GOT – глутамат-оксалоацетат-трансаминаза, SkDH – шикиматдегидрогеназа, NADHdh – НАДН-дегидрогеназа, ACO – аконитаза. Системы SkDH и ACO оказались не интерпретируемыми, NADHdh – слабополиморфной, остальные 7 систем – полиморфными. Предполагается их дальнейшее использование для оценки генетического (аллозимного) полиморфизма у исследуемых видов.

В связи с полиплоидностью растений большей части исследованных видов и популяций, интерпретация электрофореграмм по многим ферментным системам в терминах «локус-аллель» затруднена или невозможна. Поэтому при анализе распределения окрашенных полос на гелях в зонах ферментативной активности и обсуждении предварительных результатов мы использовали термины «электроморфы» или «бенды».

В результате наших исследований по ряду ферментных систем выявлены некоторые качественные отличия исследуемых видов по присутствию или отсутствию определенных бендов на электрофореграммах. Это позволяет с достаточной уверенностью обсуждать и верифицировать выдвинутые гипотезы. В этом сообщении приведены предварительные данные по трём ферментным системам (LAP, PGI, 6-PGD), по которым у исследуемых видов наблюдается достаточно надежно интерпретируемый полиморфизм.

В системе LAP выявлена одна хорошо интерпретируемая зона активности, которую можно рассматривать как один локус. В нем быстрые электроморфы 1 и 2 отмечены у большинства растений *Astragalus permiensis* и *A. affin. permiensis* с Тра-тау, у большей части особей *A. depauperatus* и не обнаружены у растений *A. helmii*. В этом же локусе Lap более медленная электроморфа 3 выявлена у большинства растений *A. helmii*; не отмечена у *A. depauperatus*; но в то же время выявлена более чем у половины растений в популяциях *Astragalus permiensis* и у *A. affin. permiensis*. Имеется общая для всех рассматриваемых видов электроморфа 4. Более медленные бенды (5 и 6) не встречаются у *A. depauperatus*, но имеются у *A. helmii*, *A. permiensis* и у *A. affin. permiensis*.

В системе PGI также хорошо выражена одна зона активности. Медленные электроморфы 3, 4, 5 отмечены у большинства растений

*Astragalus permiansis* и у *A. affin. permiansis* с Тра-тау, нередко они в популяциях *A. depauperatus*, но заметно реже встречаются в популяциях *A. helmii*.

В системе 6-PGD выявлены две зоны активности (два локуса). Отчётливая дифференциация между видами астрагала выявлена по медленному локусу 6-Pgd-2. Быстрая электроморфа 1 отмечена у большинства растений *A. permiansis* и *A. affin. permiansis* с Тра-тау, часто встречается (до трети особей) в популяциях *A. helmii*, но редка у *A. depauperatus*.

Медленная электроморфа 3 преобладает у растений *A. permiansis* и *A. affin. permiansis* с Тра-тау, часто встречается у *A. depauperatus*, а у *A. helmii* – не найдена.

Большинство растений в популяциях *A. permiansis* и *A. affin. permiansis* с Тра-тау являются гетерозиготными (это связано с высоким уровнем пloidности) и большей частью сочетают видоспецифичные бенды *A. helmii* и *A. depauperatus*.

Выводы. 1) Показана видоспецифичность ряда электроморф в локусах Lar и 6-Pgd-2 для двух видов *Astragalus* секции *Helmia*: *A. helmii* и *A. depauperatus*. 2) Южноуральская популяция *A. affin. permiansis* с Тра-тау по «бендингу» на электрофореграммах близка к популяциям *A. permiansis*. При этом большинство особей в этих популяциях сочетает специфичные для *A. depauperatus* и *A. helmii* электроморфы. С учётом морфологического сходства растений из местонахождения Тра-тау с *A. permiansis* они должны быть отнесены к одному виду – *A. permiansis*. 3) По всей видимости, следует отвергнуть гипотезу о возникновении *A. permiansis* в результате автополиплоидизации *A. depauperatus* (из южноуральских популяций) (Князев и др., 2006) и признать гибридогенную природу астрагала пермского (*A. helmii* × *A. depauperatus*).

Интересны последствия отождествления *A. affin. permiansis* с Тра-тау с типичным *A. permiansis* для реконструкции филогенеза этого вида и истории всей группы *Astragalus* sect. *Helmia* на Урале. Границы современного и реконструируемого исходного ареала *A. permiansis* существенно расширяются, что предполагает сложную и заметно более длительную историю его развития – достаточно длительный период освоения им обширной территории Южного, Среднего, Северного Урала и, возможно, столь же длительный период вымирания. Нахождение *A. permiansis* на Южном Урале, практически в центре современного ареала *A. helmii*, в окружении популяций последнего, наиболее естественно объясняются как следствие вытеснения *A. permiansis* более активным *A. helmii*. Таким образом, хотя бы на части территории Южного Урала *A. permiansis* представляет более древний элемент

флоры, чем *A. helmii*. Можно также предположить, что *A. permiensis*, хотя и гибридогенный вид, но происходит не от современных популяций *A. helmii* и *A. depauperatus*: для *A. permiensis* отмечены уникальные электроморфы, не найденные у предполагаемых родительских видов.

Работа поддержана грантом РФФИ № 16-04-00895-а

### Литература

Горчаковский П.Л., Зуева В.Н. Внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость уральских эндемичных астрагалов // Экология. 1982. № 4. С. 20–27.

Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Секция *Helmia* рода *Astragalus* (Fabaceae) во флоре Урала // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 2. С. 278-290.

Филиппов Е.Г., Куликов П.В., Князев М.С. Числа хромосом *Astragalus* и *Hedysarum* (Fabaceae) флоры России // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 10. С. 1614–1619.

**Особенности строения перикарпия  
и секреторной системы плодов ряда видов  
*Pittosporum* и *Auranticarpa* (Pittosporaceae)**

А.И. Константинова, М.В. Нилова, И.О. Филатова,  
Е.С. Романова, М.Р. Леонтьева

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва  
al-konst@mail.ru

**Features of pericarp structure and secretory system  
of fruits in some species of *Pittosporum* and *Auranticarpa*  
(Pittosporaceae)**

A.I. Konstantinova, M.V. Nilova, I.O. Filatova,  
E.S. Romanova, M.R. Leontyeva

Положение семейства Pittosporaceae в порядке Apiales, куда его не так давно включили на основе данных геносистематики (Plunkett et al., 2004), не совсем ясно. Наше исследование посвящено изучению анатомического строения перикарпия, особенностей распределения секреторных канальцев и способов секреции у 8 видов рода *Pittosporum*, а также *Auranticarpa rhombifolia* (A. Cunn. ex W.J. Hook.) L.W. Cayser et al. и проведено с целью выявления новых важных для таксономии и систематики порядка Apiales репродуктивных признаков.

Род *Pittosporum* (около 140 видов) – крупнейший род семейства Pittosporaceae, представленный кустарниками или деревцами подлеска умеренно-теплых, субтропических и тропических регионов Старого Света. Близкий *Pittosporum* род *Auranticarpa* (6 видов) – эндемик Австралии, был выделен в самостоятельный род из состава *Pittosporum* (Cayser et al., 2000b) на основании различий в морфологических признаках. Молекулярные данные подтверждают самостоятельность клады *Auranticarpa*, которая, как это не парадоксально, оказывается ближе к *Bursaria-Rhytidosporum* и *Billardiera*-кладам, чем к кладе *Pittosporum* (Chandler et al., 2007).

Плоды *Pittosporum* – сочные локулицидные коробочки, образованные 2–3 (очень редко 5) плодолистиками на базе верхней завязи и парикарпного (у *P. angustifolium* Lodd. синкарпного или вторичносинкарпного) гинецея и при созревании вскрывающиеся продольными бороздами, хорошо заметными снаружи. Мощные плаценты (по числу плодолистиков) глубоко вдаются в единственное гнездо (у *P. angustifolium* два гнезда), прикрепляя крупные семена. Проводящие пучки расположены, как правило, в один круг, а в области плацент погруже-

ны наиболее глубоко (*P. undulatum* Vent.). Поскольку, в отличие от всех других Apiales, плоды представителей Pittosporaceae в целом и *Pittosporum* в частности в большинстве случаев локулицидно вскрываются, семенная кожура у изученных видов развита намного лучше: она многослойная, у разных видов в разной степени дифференцированная. Сами семена погружены в клейкое смолообразное содержимое, свободно вытекающее из разрезанного плода и, очевидно, предохраняющее их от заражения бактериями и грибами. Эта смола, с нашей точки зрения, выполняет также функцию закрепления семян на уже вскрывшемся плоде, что особенно важно с учетом указываемой растений этого рода орнитохории. К тому же, ко времени созревания плода мелкий и незрелый зародыш ещё не способен к прорастанию и, таким образом, получает возможность ещё некоторое время доразвиваться в неопавшем, прикрепленном к материнскому растению семени, как это было показано, к примеру, для *P. bicolor* Hook. (Cayser et al., 2000a).

Хотя для Apiales в целом не характерны очаги склерид в перикарпии (за исключением плодов рода *Delarbreia* (Myodocarpaceae)), у *Pittosporum* только они обеспечивают механическую прочность и встречаются массово в срединной части плода. Составленная волокнами и окружающая семенную полость косточка, в той или иной степени развитая у большинства других Apiales, у *Pittosporum*, напротив, отсутствует. Внутренняя часть перикарпия не содержит пучков и канальцев, сложена обычно слоями неодревесневающей паренхимы. Секреторные канальцы у большинства исследованных видов *Pittosporum* встречаются и в отрыве от пучков, и вместе с ними. Хорошо заметны пучки и канальцы в центральной (комиссуральной) части плода у *P. angustifolium*, а также в области плацент у всех остальных паракарпных видов (кроме *P. multiflorum* (A. Cunn. ex Loudon) L.W. Cayser et al.).

По данным анатомии плода *P. angustifolium* и *P. multiflorum* наиболее уклоняются в своем строении от стандартного типа паракарпного плода, представленного у большинства исследованных видов. *P. angustifolium* характеризуется димерным плодом, развивающимся на базе синкарпного или вторичносинкарпного гинецея; сходство с другими видами *Pittosporum* проявляется в характере расположения склерид, полном отсутствии склерификации во внутренних слоях перикарпия и др. *P. multiflorum* ранее относили к роду *Citriobatus* и не так давно включили в *Pittosporum*. Авторы этой ревизии отметили, что по совокупности карпологических признаков *P. multiflorum* отличается от других видов *Pittosporum* невскрывающимся плодом с одним малозаметным изнутри плацентарным выступом (Cayser et al., 2000a). Нами было показано, что тонкий перикарпий этого вида характеризуется к

тому же иным типом склерейд, их расположением, особенностями клеток мезокарпия, эндокарпия и др. признаками.

Плоды *Auranticarpa rhombifolia* – сочные синкарпные или вторично-носинкарпные коробочки с 2 неравными гнездами и крупными, одиночно расположенными в гнездах семенами. Общий план гистологического строения перикарпия сходен с таковым у *Pittosporum*, однако канальца в мезокарпии *Auranticarpa* более крупные, в большем числе и, к тому же, теснее связанные с пучками, чем это отмечено для исследованных видов *Pittosporum*. Зрелые плоды *A. rhombifolia* с немногочисленными семенами отличают также признаки отсутствия опушения и выделяемой в полость гнезд клейкой смолообразной субстанции.

Итак, наше исследование продемонстрировало общее сходство в анатомическом строении плодов различных видов рода *Pittosporum*, за исключением стоящих несколько особняком *P. angustifolium* и *P. multiflorum*. Плоды *Auranticarpa rhombifolia* также имеют много морфолого-анатомических отличий от большинства изученных видов *Pittosporum*. Для *Pittosporum* указаны по меньшей мере два способа секреции метаболитов – эпителиальными клетками обильно ветвящихся в срединной части мезокарпия секреторных канальцев в полость этих канальцев и клетками плацентарных выступов непосредственно во внутреннюю полость плода; для *Auranticarpa* – только один (секреторные канальцы).

Авторы выражают благодарность Dr. Val Stajsic (Royal Botanic Gardens Victoria (MEL), Australia), предоставившему материал для этого исследования.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 15-04-06392.

### Литература

Cayzer L.W., Crisp M.D., Telford I.R.H. Revision of *Pittosporum* (Pittosporaceae) in Australia // Austral. Syst. Bot. 2000a. Vol. 13. P. 845–902.

Cayzer L.W., Crisp M.D., Telford I.R.H. *Auranticarpa* – a new genus of Pittosporaceae from northern Australia // Austral. Syst. Bot. 2000b. Vol. 13. P. 903–917.

Chandler G.T., Plunkett G.M., Pinney S.M., Cayzer L.W., Gemmill Ch.E.C. Molecular and morphological agreement in Pittosporaceae: phylogenetic analysis with nuclear ITS and plastid *trnL-trnF* sequence data // Austral. Syst. Bot. 2007. Vol. 20. P. 390–401.

Plunkett G.M., Chandler G.T., Lowry II P.P., Pinney S.M., Sprengle T.S. Recent advances in understanding Apiales and a revised classification // South African J. Bot. 2004. Vol. 70. P. 371–381.



**Цветорасположение в роде *Tamarix* L. (Tamaricaceae)  
в свете проблем эволюционной морфологии соцветий**

М.В. Костина<sup>1</sup>, И.В. Павлова<sup>2</sup>, О.Е. Воронина<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Московский педагогический государственный университет,  
Москва*

*mkostina@list.ru*

<sup>2</sup> *Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН, Москва,  
irpavlova@lenta.ru, olgvoron@mail.ru*

**Flower arrangement in the genus *Tamarix* L. (Tamaricaceae)  
in the light of problems of evolutionary morphology  
of inflorescences**

M. V. Kostina, I. V. Pavlova, O. E. Voronina

Тамариксы – кустарники или невысокие деревья, приспособленные к произрастанию в жарких и сухих условиях на засоленных почвах по берегам рек. Тамариксы интересны тем, что на одном растении могут формироваться соцветия, описываемые как пучки, кисти, метелки (Русанов, 1949). Изучение строения и динамики развития соцветий тамариксов с позиций типологического и ритмологических подходов позволит построить сравнительно-морфологические ряды, сравнить простые структуры с более сложными и высказать предположения о возможных механизмах их преобразования.

Исследование проводили в Главном ботаническом саду имени Н.В. Цицина Российской академии наук на экспозиции растений Средней Азии (отдел флоры). Наблюдение за характером отрастания, обмерзания, сроками цветения и плодоношения тамариксов осуществляли более 30 лет. В течение вегетационного сезона 2016 г. изучали строение, динамику формирования и отмирания соцветий, фотографировали объекты и зарисовывали схемы генеративных побегов. Под генеративным побегом мы понимаем побеговый комплекс, формирующийся из почек возобновления за один цикл видимого роста в результате силлептического ветвления, и помимо стеблей, листьев и почек, включающий еще и цветки. Объекты исследования – *Tamarix hohenackeri* Bunge, *T. meyeri* Boiss., *T. ramosissima* Ledeb.

Многолетние наблюдения показали, что *T. meyeri* цветет в конце весны – начале лета. Для *T. ramosissima* характерно еще и летнее цветение. *T. hohenackeri* каждый год обмерзает до уровня снежного покрова, но быстро отрастает и зацветает в середине лета. В 2016 г. некоторые из прошлогодних побегов *T. hohenackeri* сохранились живыми до высоты 70 см, и цветение этого вида наблюдали еще и в

начале лета. В суровые зимы до уровня снежного покрова обмерзают и *T. meyeri* и *T. ramosissima*, причем последний вид зацветает летом того же года, а *T. meyeri* – только на следующий год.

Для тамариксов характерны чешуевидные листья и силлептическое ветвление. Силлептические побеги, образующиеся в пазухе каждого 3–10 листа, в свою очередь, ветвятся до третьего порядка. Развивающиеся в результате этого процесса небольшие вегетативные веточки длиной до 30 см в конце вегетационного сезона обычно полностью опадают.

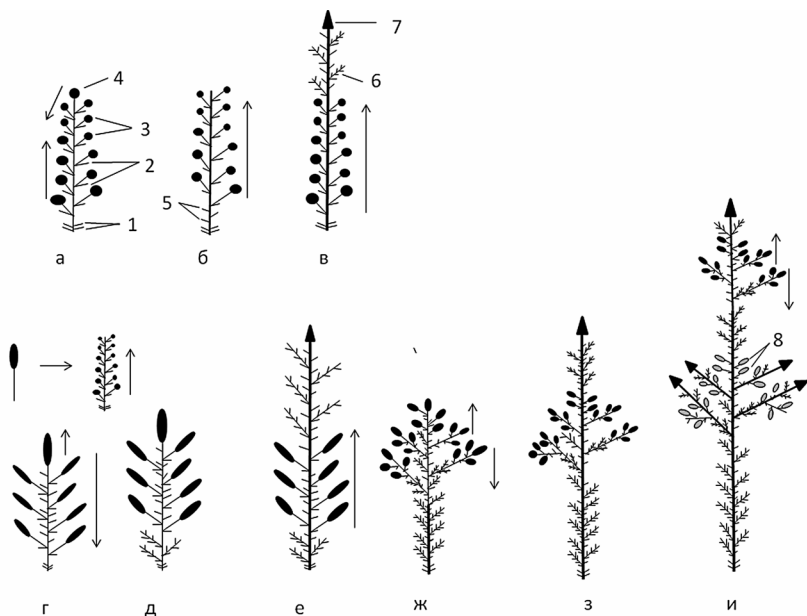
Характерной особенностью тамариксов является внутриветочное ветвление: в пазухе листа развивается не одна, а целый комплекс почек, причем в состав такого комплекса могут входить как генеративные, так и вегетативные почки в разных сочетаниях. Весной из групповых почек практически одновременно развиваются побеги. Визуально такие структуры выглядят как «пучки». Групповые почки формируются в пазухах тех чешуевидных листьев, где не образуются силлептические побеги.

У *T. hohenackeri* и *T. ramosissima* генеративные побеги достигают в длину до 180 см, на их основе формируются скелетные оси куста. У *T. meyeri* генеративные побеги длиной до 60 см после цветения и плодоношения обычно полностью отмирают, и скелетные оси формируются на основе вегетативных побегов.

У *T. meyeri* можно выделить следующие основные типы генеративных побегов.

Генеративные побеги **I типа** длиной 10–16 см в основании имеют почечные чешуи, чешуевидные листья и завершаются кистью. Иногда можно наблюдать образование закрытой кисти. В этом случае первым распускается терминальный цветок (рис. 1,а). Для открытых кистей характерна акропетальная последовательность распускания цветков (рис. 1,б). К цветению такие генеративные побеги переходят в конце весны – в начале лета и после плодоношения полностью засыхают. Генеративные побеги данного типа участвуют в формировании «пучков».

Генеративные побеги **II типа** длиной от 20 до 60 см в основании имеют почечные чешуи и чешуевидные листья. Выше по оси генеративного побега располагаются флоральная зона, представляющая собой кисть длиной до 16 см, и вегетативная зона с силлептическими побегами (рис. 1,в). Цветут генеративные побеги второго типа примерно в то же время, что и генеративные побеги первого типа, но ось генеративного побега с вегетативной зоной нередко сохраняется до конца лета.



**Рис. 1. Генеративные побеги изученных видов тамариксов:**

1 – почечные чешуи, 2 – прицветные листья, 3 – цветки, 4 – терминальный цветок, 5 – чешуевидные листья; 6 – веточка, образовавшаяся в результате силлептического ветвления, 7 – продолжение нарастания, 8 – плодоносящие кисти. Тонкими стрелками показан порядок перехода осей к цветению

*Tamarix ramosissima* и *T. hohenackeri*.

У этих видов формируются побеги **I типа** длиной 6–10 см, завершающиеся открытой кистью (рис. 1,б). Они переходят к цветению в конце весны – в начале лета и, как и у *T. meyeri*, участвуют в формировании «пучков». Кроме того, для *T. ramosissima* и *T. hohenackeri* характерны и другие варианты цветорасположения.

Генеративные побеги **III типа** длиной до 12 см имеют почечные чешуи и завершаются терминальной открытой кистью, ниже которой располагаются боковые кисти. Первой переходит к цветению терминальная кисть, а затем в базипетальной последовательности боковые кисти (рис. 1,г). В основании более мощных побегов длиной до 20 см хорошо выражена вегетативная зона с силлептическими побегами (рис. 1,д). К концу июня генеративные побеги I и III типов обычно полностью отмирают.

Генеративные побеги **IV типа** длиной до 30 см отличаются от побегов III типа тем, что после образования терминальной кисти ось соцветия продолжает нарастать с образованием силлептически ветвящейся вегетативной зоны.

Генеративные побеги **V типа** длиной до 70 см имеют нижнюю хорошо выраженную силлептически ветвящуюся вегетативную зону длиной до 10 см, флоральную зону длиной до 10 см, состоящую из пазушных кистей, и верхнюю вегетативную зону, размеры которой сильно варьируют. Кисти переходят к цветению в акропетальной последовательности (рис. 1,е). Генеративные побеги данного типа цветут одновременно или немного позже генеративных побегов, описанных выше. В конце июня отмирают только пазушные кисти, а верхняя вегетативная зона продолжает функционировать до конца сезона

Генеративные побеги **VI типа** длиной от 60 до 160 см имеют хорошо выраженную вегетативную зону длиной до 1 м и верхушечное соцветие – метелку из кистей. Дистальная часть метелки завершается открытой кистью или двойной открытой кистью, ниже по оси соцветия располагаются более разветвленные цветоносные оси. Порядок распускания цветков метелки – дивергентный. Первыми переходят к цветению в акропетальной последовательности боковые слабоолиственные разветвленные оси, а затем в базипетальной последовательности – олиственные и более разветвленные (рис. 1,ж). Образование таких генеративных побегов происходит в середине июля у *T. hohenackeri* и в начале августа у *T. ramosissima*.

Развитие генеративных побегов **VII типа** длиной до 160 см связано с тем, что нередко главная и боковые оси описанного выше соцветия метелки сохраняют способность к дальнейшему нарастанию с образованием вегетативной зоны (рис. 1,з). При этом главная ось генеративного побега после формирования вегетативной зоны может опять перейти в репродуктивное состояние с образованием верхушечного метелковидного соцветия (рис. 1,и). Ось соцветия обычно сохраняет способность к дальнейшему нарастанию. Такие варианты цветорасположения мы наблюдали у *T. hohenackeri* в середине августа.

С позиций типологического и ритмологического подходов, рассмотренных в работе Т.В. Кузнецовой (1992), все наблюдаемые варианты цветорасположения у изученных нами видов тамариксов можно разбить на три группы. К первой относятся образующиеся в результате ветвления пазушных почек структуры «пучок».

Вторую группу составляют генеративные побеги I и III типов, цветоносные системы которых можно отнести к синфлоресценциям: они полностью опадают после цветения и плодоношения, имеют флоральную единицу (терминальный цветок или открытую кисть), переходящую к цветению раньше паракладиев. Системы цветоносных осей у генеративных побегов VI типа по ряду признаков похожи на типичные синфлоресценции: они практически полностью отмирают после цвете-

ния и плодоношения, флоральная единица (ФЕ) – метелка из кистей – зацветает раньше паракладиев. Однако строение и динамика развития таких цветоносных систем имеют определенное сходство с организацией вегетативной сферы: осевая цветоносная система формируется в акропетальной последовательности, цветоносные оси чередуются с силлептическими веточками и пазушными почками.

Цветорасположение у генеративных побегов II, IV, VII типов мы относим к третьей группе и оцениваем как интеркалярное: образуются флоральные зоны разной степени сложности, главная ось соцветия нередко становится многолетней и входит в состав скелетной системы растения.

Структурно-ритмологические ряды, приводящие к усложнению ФЕ или флоральных зон, нередко трактуются в эволюционном плане. Специфика побеговых систем тамариксов состоит в том, что в течение одного сезона на одном растении формируются структуры, имеющие ФЕ или флоральные зоны разной степени сложности.

Мы рассматриваем три возможных модуса перестроек цветоносных систем:

- ветвление пазушных почек;
- пролификацию главной оси соцветия, завершающейся простой или двойной кистью. На возможность такого модуса перестройки указывал W. Troll (1968);
- переход от интеркалярного цветорасположения к псевдотерминальному (Кузнецова, 1992).

Возможно, что такое разнообразие цветоносных систем в пределах одного растения у тамариксов обусловлено спецификой вегетативной сферы растения – силлептическим ветвлением, компенсирующим незначительную фотосинтезирующую поверхность чешуевидных листьев. Силлептическое ветвление сближает вегетативную сферу с системой цветоносных осей и создает возможность совмещения программ их развития.

### Литература

*Кузнецова Т.В.* О комплементарных подходах в морфологии соцветий // Бот. журн. 1992. Т. 77, № 2. С. 7–24.

*Русанов Ф.Н.* Среднеазиатские тамариксы. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1949. 158 с.

*Troll W.* Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1969. Bd. 2. 630 S.

## Молекулярный полиморфизм вида

### *Milium effusum* L. (Poaceae)

В.В. Коцербуа<sup>1,3</sup>, Э.М. Мачс<sup>1</sup>, Н.С. Пробатова<sup>2</sup>,  
А. Хубен<sup>3</sup>, Ф. Блаттнер<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН,  
Санкт-Петербург

*viola.kotseruba@gmail.com*

<sup>2</sup> Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

<sup>3</sup> Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (IPK), Gatersleben,  
Germany

## Molecular polymorphism

### of the species *Milium effusum* L. (Poaceae)

V.V. Kotseruba, E.M. Machs, N.S. Probatova, A. Houben, F. Blattner

*Milium effusum* L. относится к трибе Poeae (s. ampl.). Род *Milium* L. был установлен в 1753 г. Линнеем в Species Plantarum, где были приведены два вида, в их числе – *M. effusum* L. С этого времени род пополнился видами: *M. vernal* Bieb., *M. scabrum* Rich., *M. montianum* Parl., *M. verticilatum* Boiss. et Bal., *M. schmidtianum* Tzvel., *M. transcaucasicum* Tzvel. и др. Около 6–7 видов этого рода распространены в умеренных и субтропических странах северного полушария. Это небольшой, но чрезвычайно интересный род, в котором выделяются две секции: типовая секция *Milium*, к которой принадлежат многолетние виды лесов и лугов, и древнесредиземноморская секция *Miliellum* Tzvel., содержащая однолетние виды-эфемеры (Цвелёв, 1976; Tzvelev, 1989).

*Milium effusum* распространен во внетропических областях Евразии, в Северной Африке и на западе Северной Америки. Среди видов рода *M. effusum* обладает наиболее широким ареалом, он же – единственный представитель рода на Тихоокеанском побережье Азии и в Северной Америке; единственный вид этого рода во флоре Дальнего Востока России, где спорадично встречается в большинстве районов: к северу до левобережья р. Амгунь (приток Амура) и на большей части п-ова Камчатка, но при этом он отсутствует на северных Курильских и на Командорских островах (Пробатова, 1985).

*Milium effusum* поднимается в горы лишь до среднего горного пояса; это преимущественно неморальный вид, заходящий частично и в таежную зону. Экологический ареал у *M. effusum* крайне ограниченный, гармоничный и почти полностью реализованный (Селедец, Пробатова, 2003). Это означает, что вид может существовать в очень узких рамках экологических факторов – увлажнения, богатства – засоленно-

сти почвы, он высоко специализирован. Поэтому важно исследование полиморфизма столь широко распространенного вида. Вопрос этот был очень мало разработан; не способствовало этому и константное тетраплоидное число хромосом  $2n = 4x = 28$ .

Возможно, что в пределах этого вида имела место внутривидовая дифференциация, еще не нашедшая достаточно весомого морфологического и таксономического выражения. Так, например, мы предполагали, что у *M. effusum* имеются хеморасы: образец происхождения с Украины (окраина г. Киева, Пуща-Водица) имел резкий кумариновый запах (чего не наблюдалось у других исследованных образцов). Не исключено, что найдутся основания считать целесообразным выделение в качестве особого таксона кавказско-алтайско-казахстанской горной расы *M. effusum* (с очень крупными продолговатыми метелками и необычно широкими пластинками листьев), которая встречается в горных лесах на высотах от 2100 м и выше над уровнем моря (Пробатова и др., 2000). В литературе встречаются упоминания о некоторых разновидностях *M. effusum* (например, var. *coloratum* – из Прибайкалья, var. *cisatlanticum* – из Канады).

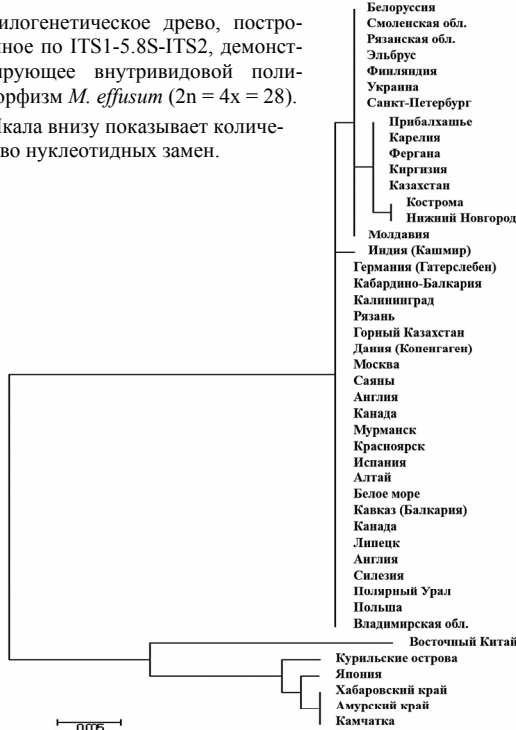
В связи с предположением о полиморфизме *M. effusum* мы впервые провели молекулярно-филогенетический анализ максимально географически удаленных образцов. Ранее молекулярный анализ широко использовался и хорошо зарекомендовал себя в решении вопросов филогении злаков (Baldwin, 1992; Blattner, 2004; Hsiao et al., 1995, 1999).

Изученный материал имел следующее происхождение: Россия – европейская часть (Карелия, Мурманская, Калининградская, Ленинградская, Рязанская, Московская, Смоленская, Владимирская, Костромская, Липецкая, Нижегородская области), Кавказ (Кабардино-Балкария), Полярный Урал, Сибирь (Алтайский и Красноярский края), Дальний Восток (Хабаровский край – бассейн Амура, Камчатка, южные Курильские острова); Украина, Молдавия, Казахстан, Киргизия, Таджикистан; Испания, Англия, Дания, Германия, Финляндия, Польша; Индия, Китай, Япония; Канада. Всего было изучено 45 образцов, любезно предоставленных нам из гербариев Владивостока (VLA), Москвы (МНА, MW), Санкт-Петербурга (LE) и Гатерслебена, Германия (GAT).

Аmplификация участка ITS1-5.8S-ITS2 проводилась по стандартному протоколу с использованием универсальных праймеров ITS4 и ITS5 (White et al., 1990). Полученные фрагменты длиной порядка 650 нуклеотидов клонировали, и 12 клонов каждого образца секвенировали в обоих направлениях. Полученные данные анализировали с использованием программы PAUP\* 4.0b10 (Swofford, 2002). Для амплификации спейсера *trnL* использовали универсальные праймеры

TabC и TabD (Taberlet et al, 1991). Для секвенирования спейсера ITS1 методом 454 был использован праймер ITS1p (Ridgway et al, 2003). Секвенирование было выполнено на секвенаторе GS Junior (454 Life Sciences) в ЦКП ВНИИСХМ. Для обработки данных была использована программа MEGA6 (Kumar et al., 2016).

Филогенетическое древо, построенное по ITS1-5.8S-ITS2, демонстрирующее внутривидовой полиморфизм *M. effusum* (2n = 4x = 28). Шкала внизу показывает количество нуклеотидных замен.



Полиморфизм ITS1  
Преобладающие последовательности (14-18%)

Владивосток	A G C G C C - A C C C C C C G G T C G G T C G - A - C C - G T G - I - A C C C C C C C C - G A - G C G T T C C G C A - A T - T - G C
Кунашир	A G C G C C - A C C C C C C G G T C G G T C G - A - C C - G T G - I - A C C C C C C C C - G A - G C G T T C C G C A - A T - T - G C
Байкал	A G C G C C - A C C C C C C G G T C G G T C G - A - C C - G T G - I - A C C C C C C C A T - G A - G C G T T T T G C A - A C T - G C
Киргизия	A G C G C C - A C C C C C C G G T C G G T C G - A - C C - G T G - I - A C C C C C C A T - G A - G C G T T T T G C A - A C T - G C

Минорные последовательности (0.3-2%)

Владивосток	A G C G Y Y A R C C Y C C C G G T C G G T C G - A - C Y Y G K K A A R C C C C C C G G A A G C G Y T C C G C A A A T T - T G C
Кунашир	A G C G C A A C C C C C T C K T C G G T C R G A - M C Y - G K K - A V C C C C C G G A G C G Y T C C G C A A A Y Y - C G Y
Байкал	A G C R C M A A Y Y C Y Y Y G G C Y R Y K Y S R - A - C Y Y G K K A A V C C C M M Y - G W R M R T T Y Y R Y R A A Y T - G C
Киргизия	R R S G C C - A Y C C C C Y T Y R C C T S T G C C A - R A C T T - R K K - A R M Y Y Y C A T - R A G G M G T Y Y T G C A A W Y T A C R C

Полиморфизм спейсера trnL

	191	222	251	265	306	377	382	383	422	423	501	579	604
Амурская область (M1)	T	C	A	A	T	G	G	A	G	T	C	T	A
Курильские о-ва (M2)	T	C	A	A	T	G	G	A	G	T	C	T	A
Хабаровск (M7)	T	C	A	A	T	G	G	A	G	T	C	T	A
Приморский кр. (M5)	T	C	A	A	T	G	G	A	G	T	C	T	A
Байкал (M3)	C	T	C	G	C	T	T	C	T	G	C	T	A
Киргизия (M4)	C	T	C	G	C	T	T	C	T	G	C	T	A
Германия (M9)	C	T	C	G	C	T	T	C	T	G	C	T	A
Европа (M6)	C	T	C	G	C	T	T	C	T	G	C	T	A

Сравнение переменных сайтов ITS1 образцов различного географического происхождения по результатам секвенирования методом 454. Полиморфные сайты: R(A/G), Y(C/T), M(A/C), R(G/T), S(C/G), W(A/T), V(A/C/G).

Сравнение переменных сайтов интрона trnL различного географического происхождения по результатам секвенирования методом Сенгера.

Рис. 1



Анализ внутривидового полиморфизма маркерных участков ядерного и хлоропластного геномов указывает на разделение морфологически однородных образцов на две группы, названные нами условно «европейская» и «восточноазиатская». Анализ внутригеномного полиморфизма по участку ITS1 показывает, что уровень полиморфизма образцов «восточноазиатской» группы ниже (см. рис. 1). Это может быть результатом того, что вид, имея полиплоидный геном, может быть древним гибридом и, в силу этого, в разных популяциях нести гены (ядерные и хлоропластные) от разных родителей. Либо «восточноазиатская» группа является криптическим («скрытым») видом, фенотипически идентичным, но генетически имеющим самостоятельное происхождение.

В спейсере ITS1 имеется 24% переменных позиций. Сравнение преобладающих последовательностей показывает, что гаплотипы «европейских» и «восточноазиатских» образцов имеют значительные различия. Сравнение минорных последовательностей показывает, что у восточноазиатских образцов число и разнообразие полиморфных нуклеотидов ниже примерно на 30%, что может указывать на европейский центр происхождения этого вида.

Меньший полиморфизм восточноазиатских образцов может быть следствием географической изоляции в ледниковый период, поскольку *M. effusum* – древний полиплоид, распространившийся уже к моменту разъединения Евразии и Северной Америки.

Кроме того, среди минорных копий «европейских» образцов были обнаружены единичные последовательности, имеющие высокую степень гомологии с «восточноазиатскими», и наоборот, что также может указывать на древнюю общность происхождения этих групп.

Продолжение исследований в этом направлении связано с изучением филогенетических взаимоотношений внутри рода, положения монотипного рода *Zingeriopsis* и эволюции основного числа хромосом и таксономического статуса подвидов, входящих в *M. vernale* s. l.

Работа выполнялась при поддержке РФФИ № 15-04-05372, 15-04-06438, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и немецких научно-исследовательских фондов DFG и DAAD.

### Литература

Пробатова Н.С. Семейство мятликовые, или злаки – Poaceae Barnh. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 89–382.

Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Громик С.Л. Кариосистематика рода *Milium* L. и близких родов злаков (Poaceae) // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2000. Вып. 46. С. 105–146.

Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологические шкалы как источник информации об экологии биоразнообразия (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 49. С. 172–212.

Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 787 с.

Baldwin B.G. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the Compositae // Mol. Phyl. Evol. 1992. Vol. 1. P. 3–16.

Blattner F.R. Phylogenetic analysis of *Hordeum* (Poaceae) as inferred by nuclear rDNA ITS sequences // Mol. Phyl. Evol. 2004. Vol. 33. P. 289–299.

Hsiao C., Chatterton N.J., Asay K.H., Jensen K.B. Phylogenetic relationships of the monogenic species of the wheat tribe, Triticeae (Poaceae), inferred from nuclear rDNA (internal transcribed spacer) sequences // Genome. 1995. Vol. 38. P. 211–223.

Hsiao C., Jacobs S.W.L., Chatterton N.J., Asay K.H. A molecular phylogeny of the grass family (Poaceae) based on the sequences of the nuclear ribosomal DNA (ITS) // Austral. Syst. Bot. 1999. Vol. 11. P. 667–688.

Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // Mol. Biol. Evol. 2016. msw054.

Ridgway K.P., Duck J.M., Young J.P.W. Identification of roots from grass swards using PCR-RFLP and FFLP of the plastid *trnL* (UAA) intron // BMC Ecology. 2003. Vol. 3. 8.

Swofford D.L. 2002. PAUP\*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\* and Other Methods), version 4. Sunderland: Sinauer Associates.

Tzvelev N.N. The system of grasses (Poaceae) and their evolution // Bot. Rev. 1989. Vol. 55. P. 141–204.

Taberlett P., Gielly L., Pautou G. Bouvet J. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA // Plant Mol. Biol. 1991. Vol. 17. P. 1105–1109.

White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J.W. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // Innis M.A., Gelfand D.H., Sninsky J.J., White T.J. (eds.). PCR Protocols: A guide to methods and applications. New York: Academic Press, 1990. P. 315–322.

## **Цитомиксис в популяции микроспороцитов может выполнять функцию примитивного полового процесса**

Е.А. Кравец

*Институт пищевой биотехнологии и геномики НАН Украины,  
Киев*

*kravetshelen@gmail.com*

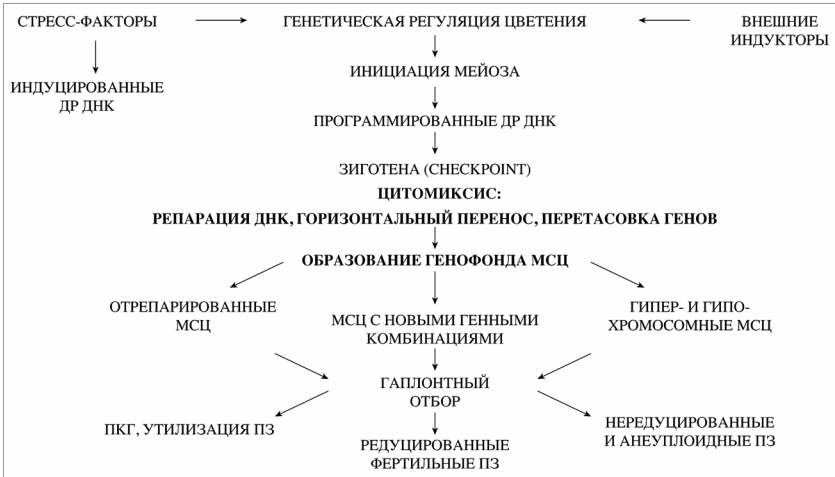
## **Cytomixis in a population of microsporocytes can perform a function of primitive sexual process**

Е.А. Kravets

Цитомиксис как тип межклеточного взаимодействия посредством обмена ядерным и цитоплазматическим материалом является широко распространенным феноменом как в растительных, так и животных тканях. Наиболее многочисленные исследования цитомиксиса относятся к микроспорогенезу покрытосеменных (сводки Pierre, Sousa, 2011; Mursalimov et al., 2013; и др.). Обращает на себя внимание факт приуроченности цитомиксиса к ранней профазе мейоза, в которой, как известно, происходят ключевые события мейоза. Эти каскадные события инициируются двунитевыми разрывами ДНК, включая те из них, которые индуцируются самой программой мейоза (рис. 1). Если предположить, что цитомиксис подпадает под генетическую регуляцию мейоза, то мигрирующий хроматин, при условии его интактности (Mursalimov et al., 2015a, b), может встраиваться в геном и функциональный аппарат клеток–реципиентов и участвовать в перестройке генома микроспороцитов. Это косвенно подтверждается хромосомным полиморфизмом микроспороцитов и рядами природных полиплоидных цитотипов у многих цитомиксических видов (Reis et al., 2015; и др.). Широкая распространенность цитомиксиса среди наземных растений также свидетельствует в пользу его участия в важных процессах геномной реорганизации, поддерживаемых естественным отбором. Однако функциональное значение цитомиксиса все еще остается не вполне ясным.

Материалом для исследования служили несколько видов однодольных (*Lilium croceum* Chaix, *Allium fistulosum* L., *A. cepa* L., *Hordeum distichum* L.), которым свойственен спонтанный цитомиксис, охватывающий преимущественно предмейотическую интерфазу и профазу первого деления мейоза. По цитологической картине и в функциональном отношении мы дифференцировали цитомиксис на несколько типов структурно-функциональных взаимодействий: парно-

петельные, донорно-реципиентные и цепочечные. Эти разновидности могут встречаться в пределах одной популяции микроспороцитов, последовательно или синхронно. Парно-петельное взаимодействие сопровождается поляризацией микроспороцитов, частичным «расплетением» клубка хромосом и выбрасыванием (выпетлеванием) участков хромосом навстречу друг другу через цитомиктические каналы. Этот тип контакта является обратимым: после его завершения в зиготене поляризованные ядра расходятся на свои прежние позиции, где продолжают мейотическое деление. Обычно с активизацией цитомиксиса парно-петельный замещается донорно-реципиентным и цепочечным типами взаимодействиями. Донорно-реципиентные и цепочечные разновидности цитомиксиса сопровождаются появлением транзиторных микроядер и охватывают по несколько, иногда значительное число клеток. В цепочечных взаимодействиях создается впечатление, что объем убывающего транзиторного хроматина ядер компенсируется входящим.



**Рис. 1. Схема предполагаемой регуляции цитомиксиса в микроспорогенезе и его функционального значения**

На наш взгляд, в донорно-реципиентной разновидности цитомиксиса морфологически уподобляется примитивным формам полового процесса у прокариот – конъюгации и трансформации. Действительно, цитомиксис в популяции микроспороцитов может выполнять функцию эволюционно первичной формы полового процесса. Парно-петельный тип взаимодействий, как мы полагаем, связан с мониторингом и гомологической репарацией ДНК, донорно-реципиентный – горизонтальным переносом генов, заменой неотрепарированных фраг-

ментов ДНК и встраиванием новых генов, цепочечный – перетасовкой генов с образованием обновленного генофонда микроспороцитов. Донорно-реципиентный цитомиксис, в таком случае, является продолжением парно-петельных взаимодействий, если репарации ДНК оказалась не полной. Следовательно, функция цитомиксиса сравнима с эволюционно первичной и примитивной формой полового процесса, в ходе которого осуществляется репарация ДНК, элиминируются вредные мутации, переносятся и перемешиваются гены, создается общий генофонд популяции микроспороцитов (рис. 1). Гипо- и гиперхромосомные микроспороциты, новые генетические варианты тестируются отбором, который подхватывает и закрепляет адаптивные варианты, в том числе, с измененной ploidy. Аномалии мейоза, связанные с цитомиксисом, по-видимому, являются своего рода «черновиком» этих событий. Экструзии хроматина и синцитии, вероятно, используются в дальнейшем в качестве предшественников для синтеза ДНК ядер многочисленных микроспор и пыльцевых зерен пыльника. Главной причиной цитомиксиса, по-видимому, является нарушение тканевого и генетического гомеостаза микроспороцитов. Через цитомиксис микроспороциты могут восстанавливать свой генетический гомеостаз – избавляться от избытка мутаций, поддерживать гетерозиготность, а также создавать эволюционный резерв на будущее.

### Литература

*Mursalimov S.R., Sidorchuk Y.V., Deineko E.V.* New insights into cytomicis: specific cellular features and prevalence in higher plants // *Planta*. 2013. Vol. 38, N 3. P. 415–423.

*Mursalimov S.R., Sidorchuk Y.V., Baiborodin S.I., Deineko E.V.* Distribution of telomeres in the tobacco meiotic nuclei during cytomicis // *Cell Biol. Int.* 2015a. Vol. 39, N 4. P. 491–495.

*Mursalimov S., Permyakova N., Deineko E., Houben A., Demidov D.* Cytomicis doesn't induce obvious changes in chromatin modifications and programmed cell death in tobacco male meiocytes // *Front. Plant Sci.* 2015b. Vol. 6, N 846. P. 1–13.

*Pierre P.M.O., de Sousa S.M.* Citomixia em plantas: causas, mecanismos e consequências // *R. bras. Bioci.*, Porto Alegre. 2011. Vol. 9, N 2. P. 231–240.

*Reis A.C., Sousa S.M., Viccini L.F.* High frequency of cytomicis observed at zygotene in tetraploid *Lippia alba* // *Plant Syst. Evol.* 2015. Vol. 302, N 1. P. 121–127.

# **Молекулярные маркеры и методы в изучении видовых комплексов и широкоареальных видов**

Т.Е. Крамина

*Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова,  
Москва*

*tkramina@yandex.ru*

## **Molecular markers and methods in studies of species complexes and widely distributed species**

Т.Е. Kramina

В последние несколько десятилетий наблюдается неуклонный рост использования молекулярных маркеров и методов в изучении сложных видовых комплексов. Молекулярно-генетический анализ позволяет непосредственно изучить генетическую изменчивость, оперируя большими наборами данных, позволяя изучать признаки, возможно, не находящиеся под действием отбора. На основе анализа публикаций в ведущих журналах за последние годы и докладов Международной конференции по полиплоидии и гибридизации (2016) представлен небольшой обзор по использованию различных молекулярных маркеров и методов. Проведено сравнение маркеров, их достоинств и недостатков, областей применения. Учтен личный опыт автора в использовании различных маркеров и методов.

**Фрагментный анализ, доминантные маркеры (ISSR, AFLP и др.).** Признаки: наличие/отсутствие фрагмента определенной длины. Достоинства: высокий полиморфизм (десятки-сотни полиморфных маркеров), позволяющий различить очень близкие виды и даже отдельные популяции; часто – неспецифичность, поэтому не требуются предварительные знания о последовательностях ДНК (AFLP обладает большей специфичностью, но и требует большей подготовки). Недостатки: анонимность и возможная неидентичность фрагментов, неполнота данных, не позволяющая точно анализировать генотипы. Методы анализа: анализ сходства: построение дистантных деревьев (NJ, UPGMA), сетей (NeighborNet), ординация: многомерное шкалирование (метод главных координат); популяционно-генетический анализ (неточный из-за доминантности маркеров): количественный анализ молекулярной изменчивости (AMOVA) и F-статистики, различные параметры разнообразия, вероятностный анализ: байесовский подход (программы Structure, BAPS и др.). Примеры: Meindl et al. (2016), Ives et al. (2016), Betzin et al. (2016), Zozomová-Lihová et al. (2014), Gögler et al. (2016), Koch et al. (2016), Kramina et al. (2012, 2013).

**Фрагментный анализ, кодоминантные маркеры (микросателлиты – SSR).** Признаки: набор аллелей в локусе. Достоинства: высокая вариабельность, часто специфичность, широкая представленность в геноме, доминантность, позволяющая изучать генотипы, возможно, нейтральная эволюция. Недостатки: сложный характер эволюции (Ellegren, 2004), часто невозможность определить точное число копий аллелей у полиплоидов, нуль-аллели (отсутствие фрагмента из-за мутации в сайте связывания праймера), технические проблемы (статтеры, двойные пики и др.); обычно используют не более двух-трех десятков полиморфных локусов, поэтому разделяющая способность, как правило, ниже, чем у предыдущих методов. Методы анализа: Анализ сходства: построение дистантных деревьев (NJ, UPGMA), сетей (NeighborNet), ординация: многомерное шкалирование (метод главных координат); популяционно-генетический анализ – те же методы, что и для предыдущей группы маркеров, но анализ более точный, поскольку возможно установление генетических классов. Примеры: Silva et al. (2016), György et al. (2016), Крамина и др. (2015), Münzbergová et al. (2013).

**Секвенирование отдельных последовательностей ДНК.** Признаки: отдельные нуклеотиды. Достоинства: точное знание последовательностей. Недостатки: иногда – недостаточный полиморфизм, необходимость поиска вариабельных участков, использования большого числа последовательностей. Наиболее широкий спектр методов анализа: филогенетический анализ: деревья (MP, ML, MrBayes); сети (NeighborNet, TCS, Network и др.); анализ сходства: построение дистантных деревьев (NJ, UPGMA), ординация: многомерное шкалирование (метод главных координат); популяционно-генетический анализ. Примеры: Peterson et al. (2016), Volkova et al. (2016), Meindl et al. (2016), Simeone et al. (2016), French et al. (2016), Wang et al. (2016), Ito et al. (2015), Róis et al. (2016), Kramina et al. (2016), Крамина и др. (2015), Zozomová-Lihová et al. (2014).

**Филогенетические сети** обобщают филогенетические деревья, поскольку позволяют представить конфликтующий сигнал или альтернативные филогенетические истории. Использование сетей (вместо деревьев) необходимо, когда эволюционная история группы не носит дивергентного характера, например, когда присутствуют рекомбинация, гибридизация, геновая конверсия, горизонтальный перенос генов. Сети позволяют сохранить предковые узлы, мультифуркации и сетчатые участки; оценивают взаимоотношения внутри видов; представляют большее количество филогенетической информации от одного и того же набора данных (Posada, Standall, 2001). Большинство сетевых методов – дистантные методы с общей идеей минимизации расстоя-

ний (числа мутаций) между гаплотипами или максимизации функции правдоподобия. Сети применяются в анализе фрагментных маркеров, чаще всего NeighborNet (Koch et al., 2016; Meindl et al., 2016; Betzin et al., 2016 и др.). При изучении последовательностей (обычно хп и мт ДНК) используют медианные сети (Network) (Róis et al., 2016; Simeone et al., 2016; Wang et al., 2016), парсимонные сети (TCS) (Meindl et al., 2016; Peterson et al., 2016; Volkova et al., 2016; Крамина и др., 2015; Zozomová-Lihová et al., 2014 и др.), сети, основанные на обобщении деревьев (Haplviewer) (French et al., 2016). При изучении таксонов низкого ранга (например, вида или группы близких видов) сети успешно дополняют деревья и часто оказываются даже предпочтительнее их, но менее применимы к таксонам более крупного ранга.

Работа выполнена в рамках Госзадания МГУ имени М.В. Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

### Литература

Крамина Т.Е., Мецкерский И.Г., Белоконь М.М., Шанцер И.А. Генетическая изменчивость видов секции *Lotus* рода *Lotus* (Leguminosae) в азиатской части России и на сопредельных территориях по данным ядерных микросателлитных маркеров и последовательностей *trnL-trnF* хп ДНК // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2014. С. 341–347.

Betzin A., Thiv M., Koch M.A. Diversity hotspots of the laurel forest on Tenerife, Canary Islands: a phylogeographic study of *Laurus* and *Ixanthus* // Ann. Bot. 2016 Vol. 18, N 3. P. 495–510.

Ellegren H. Microsatellites: simple sequences with complex evolution // Nat. Rev. Genet. 2004. Vol. 5. P. 435–445.

French P.A., Brown G.K., Bayly M.J. Incongruent patterns of nuclear and chloroplast variation in *Correa* (Rutaceae): introgression and biogeography in south-eastern Australia // Plant Syst. Evol. 2016. Vol. 302, N 4. P. 447–468.

Gögler J., Zitari A., Paulus H., Cozzolino S., Ayasse M. Species boundaries in the *Ophrys iricolor* group in Tunisia: do local endemics always matter? // Plant Syst. Evol. 2016. Vol. 302, N 4. P. 481–489.

György Z., Vouillamoz J.F., Höhn M. Microsatellite markers reveal common East Alpine–Carpathian gene pool for the arctic–alpine *Rhodiola rosea* (Crassulaceae) // Plant Syst. Evol. 2016. Vol. 302, N 6. P. 721–730.

Ilves A., Metsare M., Seliškar A., García M.B., Vassiliou L., Tatarenko I., Tali K., Kull T. Genetic diversity patterns of the orchid *Anacamptis pyramidalis* at the edges of its distribution range // Plant Syst. Evol. 2016. Vol. 302. P. 1227–1238.

International Conference on Polyploidy, Hybridization and Biodiversity: Program and Abstracts, May, 11–14, 2016, Rovinj, Croatia. Zagreb: Croatian Biological Society, 2016. – 156 pp.

Ito Y., Viljoen J.-A., Tanaka N., Yano O., Muasya A.M. Phylogeny of *Isolepis* (Cyperaceae) revisited: non-monophyletic nature of *I. fluitans* sensu lato and resurrection of *I. lenticularis* // Plant Syst Evol. 2016. Vol. 302. P. 231–238.



Koch M.A., Meyer N., Engelhardt M., Thiv M., Bernhardt K.-G., Michling F. Morphological and genetic variation of highly endangered *Bromus* species and the status of these Neolithic weeds in Central Europe // Plant Syst. Evol. 2016. Vol. 302, №. 5. P. 515–525.

Kramina T.E. Genetic variation and hybridization between *Lotus corniculatus* L. and *L. stepposus* Kramina (Leguminosae) in Russia and Ukraine: evidence from ISSR marker patterns and morphology // Wulfenia. 2013. Vol. 20. P. 81–100.

Kramina T.E., Degtjareva G.V., Meschersky I.G. Analysis of hybridization between tetraploid *Lotus corniculatus* and diploid *Lotus stepposus* (Fabaceae-Loteae): morphological and molecular aspects // Plant Syst. Evol. 2012. Vol. 298. P. 629–644.

Kramina T.E., Degtjareva G.V., Samigullin T.H., Valiejo-Roman C.M., Kirkbride J.H., Jr, Volis S., Deng T., Sokoloff D.D. Phylogeny of *Lotus* (Leguminosae: Loteae): partial incongruence between nrITS, nrETS and plastid markers and biogeographic implications // Taxon. 2016. Vol. 65, N 5. P. 997–1018.

Meindl C., Brune V., List D., Poschlod P., Reisch C. Survival and postglacial immigration of the steppe plant *Scorzonera purpurea* to Central Europe // Plant Syst. Evol. 2016. Vol. 302, N 8. P. 971–984.

Münzbergová Z., Šurinova M., Castro S. Absence of gene flow between diploids and hexaploids of *Aster amellus* at multiple spatial scales // Heredity. 2013. Vol. 110. P. 123–130.

Peterson A., Harpke D., Levichev I.G., Beisenova S., Schnittler M., Peterson J. Morphological and molecular investigations of *Gagea* (Liliaceae) in southeastern Kazakhstan with special reference to putative altitudinal hybrid zones // Plant Syst. Evol. 2016. Vol. 302, N 8. P. 985–1007.

Posada D., Crandall K. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks // Trends Ecol. Evol. 2001. Vol. 16. P. 37–45.

Róis A.S., Sádio F., Paulo O.S., Teixeira G., Paes A.P., Espírito-Santo D., Sharbe T.F., Caperta A.D. Phylogeography and modes of reproduction in diploid and tetraploid halophytes of *Limonium* species (Plumbaginaceae): evidence for a pattern of geographical parthenogenesis // Ann. Bot. 2016. Vol. 117, N 1. P. 37–50.

Silva L.B., Sardos J., de Sequeira M.M., Silva L., Crawford D., Moura M. Understanding intra and inter-archipelago population genetic patterns within a recently evolved insular endemic lineage // Plant Syst. Evol. 2016. Vol. 302, N 4. P. 367–384.

Simeone M.C., Grimm G.W., Papini A., Vessella F., Cardoni S., Tordoni E., Piredda R., Franc A., Denk T. Plastome data reveal multiple geographic origins of *Quercus* Group Ilex // PeerJ. 2016. Vol. 4. e1897.

Volkova P.A., Schanzer I.A., Soubani E., Meschersky I.G., Widén B. Phylogeography of the European rock rose *Helianthemum nummularium* s. l. (Cistaceae): western richness and eastern poverty // Plant Syst. Evol. 2016. Vol. 302, N 7. P. 781–794.

Wang X., Lu J., Yue W., Li L., Zou J., Li X., He X., Duan B., Liu J. Determining the extent and direction of introgression between three spruce species based on molecular markers from three genomes with different rates of gene flow // Plant Syst. Evol. 2016. Vol. 302, N 6. P. 691–701.

Zozomová-Lihová J., Marhold K., Španiel S. Taxonomy and evolutionary history of *Alyssum montanum* (Brassicaceae) and related taxa in southwestern Europe and Morocco: diversification driven by polyploidy, geographic and ecological isolation // Taxon. 2014. Vol. 63, N 3. P. 562–591.

## **Возможна ли интеграция ископаемых диатомовых таксонов в современную систему, основанную на молекулярных подходах?**

М.С. Куликовский, И.В. Кузнецова

*Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН, Борок,  
max-kulikovsky@yandex.ru*

## **Can fossil diatoms be integrated into the current system based on molecular approaches?**

M.S. Kulikovskiy, I.V. Kuznetsova

Диатомовые водоросли – группа одноклеточных организмов, уникальная наличием кремнеземного панциря, который является основным объектом для таксономических исследований и анализа родства организмов на морфологическом уровне. Именно панцирь, состоящий из двух створок, позволяет сохраняться диатомеям в ископаемых осадках, что и делает их важным объектом для стратиграфических изысканий, изучения палеобстановок и т.п. Наиболее ранние находки диатомей датируются ранним мелом (Николаев и др., 2001). Согласно ископаемой летописи, первыми появились центрические диатомовые водоросли, тогда как пеннатные известны с эоцена. Первым известным пеннатным родом является *Lyrella* Karayeva – морфологически сложно организованный и продвинутый таксон, что ставит много вопросов о полноте имеющихся у нас данных из ископаемых отложений (Strelnikova, Kulikovskiy, 2011). Не столь многочисленные, к сожалению, молекулярные данные с использованием «молекулярных часов», также свидетельствуют о том, что большинство групп диатомей появились значительно раньше, чем было принято считать ранее (Mann, 2011). Еще более поразительным является находка эоценовых пресноводных диатомей в Северной Америке (Siver et al., 2010). Лавинообразное описание новых родов и видов диатомей за последние двадцать лет и широкое использование молекулярных методов за последние десять лет в диатомологии ставят много вопросов о необходимости создания новой системы диатомовых и включения в нее ископаемых таксонов. Система Round et al. (1990), которая используется в наше время, была создана без анализа большей части ископаемых таксонов. Для решения этой задачи необходимо включение большего числа современных таксонов в молекулярный анализ, понимание роли отдельных морфологических признаков в систематике, весе отдельных признаков для целей систематики и экстраполирование полученных данных на ископаемые таксоны. Ископаемые диатомовые, особенно

пеннатные, нуждаются в широкомасштабных исследованиях, так как количество ученых систематиков и морфологов по этой группе в мире ничтожно мало. Все эти вопросы будут обсуждаться нами в докладе. В докладе обосновывается, что создание новой классификации диатомей невозможно без учета всех находок ископаемых таксонов и необходимости сочетания морфологических и молекулярных данных.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 14-14-00555.

## **Объективные и субъективные подходы в определении ранга вида (на примере семейства Poaceae)**

Е.И. Курченко

*Московский педагогический государственный университет,  
Москва*

*kurchenko@inbox.ru*

## **Objective and subjective approaches in determination of species rank (in terms of Poaceae family)**

E.I. Kurchenko

Современное состояние систематики растений можно оценить как в значительной степени молекулярно-генетическое; мои же исследования рода полевица (*Agrostis* L.) выполнялись без использования этих методов и, можно сказать, на уровне систематики прошлого века. Однако в этом отношении я получила поддержку из работ А.А. Уранова (1979), И.Я. Павлинова (1996), А.К. Скворцова (2005).

А.А.Уранов (1979, с. 130) писал: «Большие перспективы сулят ультраструктурные, хромосомальные и биохимические, особенно ДНК-исследования, могущие перевести систематику на существенно новые рельсы. Но никогда, вероятно, систематика не откажется от морфологии, экологии и географии, т.к. в классификации организмов нельзя отказаться от использования того, что дает нам зрение, и от того, что растение – живое, неотрывное от условий жизни, – а это нагляднее и проще всего проявляется в характере распространения и коррелятивных связях со средой».

И.Я. Павлинов (1999, с. 3, 13) отметил, что «советская систематика в нашей стране долгие годы находилась в изоляции от мировой науки, развиваясь как «вещь в себе», но, с другой стороны, это обстоятельство позволило отечественной систематике сохранить некую самобытность – ее склонность к естественно-научному, биологическому осмыслению фактов, а не к ее «технологиям». И еще – «эпитет «систематика прошлого» вовсе не предполагает чего-то уничтожительного. На каждом этапе развития общества систематика была современной, поскольку функционировала в соответствующем социо-культурном контексте. Она принадлежит прошлому лишь в той мере, в какой прошлому принадлежит определенный этап развития общества. А это значит, что «систематика прошлого» одновременно является и частью современной систематики в той мере, в какой «пережитки прошлого» включены в сегодняшнее мировоззрение».

А.К. Скворцов (2005, с. 274) писал: «Отличие классической систематики от кладистической выражается в том, что в классической систематике система строится на основании изучения организмов, а «кладистика», наоборот, сначала устанавливает отношение предков-потомков, делая акцент на отдельных признаках, а не на общей оценке организмов, и затем пытается предложить замену для старой систематики». Кладистика приобретает черты формализма и поверхностности. Она также недооценивает возможности повторного возникновения признаков. Новые методы привнесли множество новых данных и идей, но они не принижают значимость морфологии. Многие систематики по-прежнему используют классические методы построения систем». На сегодняшний день, по словам А.К. Скворцова (2005, с. 231), «среди подходов к пониманию естественности и объективности вида выступают «морфолого-географические и эколого-генетико-популяционные методы исследования. Они нацелены на определение места вида в биосфере и познание его жизни в конкретных природных условиях».

Существует много определений вида, которые отражают взгляды авторов в той или иной области. Большинство биологов понимает вид, как одну из основных форм организации живого, как основную единицу систематики и именно вид – основа молекулярно-генетических исследований, поэтому важно «правильно» его определить. Неправильное определение вида, как объекта исследования, ведет к полному искажению результатов исследования.

Благодаря счастливым возможностям общения с крупными систематиками XX века П.А. Смирновым и Н.Н. Цвелёвым, я поняла их крайне противоположные позиции в отношении познания и описания новых видов – объективного (научно-естественного) у П.А. и субъективного (научно-интуитивного) – у Н.Н. Ниже привожу примеры этих подходов, коснувшихся моих объектов – полевиц (*Agrostis*).

Объективный, с моей точки зрения, подход к пониманию вида был разработан на кафедре геоботаники МГУ известным систематиком, специалистом мирового уровня в области морфологии и систематики злаков П.А. Смирновым. Он был представителем и основателем московской ботанической школы (Еленевский, 1978; Алексеев, 1996; Курченко, 2010 и др.), которая тесно переплетается с биоморфологической школой И.Г. и Т.И. Серебряковых (Серебрякова, 1971; Жмылев, 2004; Сытин, 2009 и др.). П.А. Смирнов придавал большое значение всестороннему исследованию предполагаемого нового вида, нахождению достоверных отличительных морфологических, анатомических признаков, экологии и ареала, чтобы оценить его как стабилизировавшийся «хороший» вид, сохраняющий свои основные признаки на протя-

жении ареала и понятный для определения другими ботаниками. Новые виды он описывал тщательно и осторожно. Например, при описании видов *Stipa* (1926, 1934), *Festuca* (1945), *Hierochloë* (1958) и др. для их разграничения, кроме признаков колосков, анализировались корни, вегетативные побеги, влагалища и влагалищно-пластиночные сочленения листьев, пластинки листьев и их анатомические особенности, стебли, соцветия. Кроме морфологических признаков, оценивались также приуроченность растений к определенному типу субстрата, типу растительности, географическое распространение, родственные связи с другими видами, проводился тщательный анализ синонимии. Морфологическое изучение П.А. дополнял наблюдениями в природной обстановке за ростом и ритмом развития растений, особенностями цветения и их изменчивостью. Например, новый вид *Agrostis syreistschikowii* P. Smirn., который ранее систематики не отличали от *A. canina* L., П.А. выделил по признаку способа возобновления побегов. В общей сложности он описал более 50 новых видов из разных семейств, в том числе 36 видов злаков. Большинство таксонов видового уровня, описанные П.А., систематики признают до настоящего времени, что свидетельствует о реальности видов. В настоящее время среди подходов к пониманию объема вида большой вклад в систематику внес онтогенетически-популяционный метод, благодаря которому выделены таксономически значимые видовые признаки на организменном и популяционном уровнях.

Субъективное восприятие вида основано на врожденной способности ученого видеть особенности внешнего облика (габитуса) растения и хорошо представлять его признаки. По словам И.Я. Павлинова, встретив новое растение в природе или при просмотре гербария, интуитивный систематик психологически чувствует «дискомфорт и желание поскорее описать новый вид», иначе говоря – чувствует целесообразность или даже – необходимость выделения самостоятельного таксона, при этом, конечно же, улучшая характеристики и восприятие «первоначального» таксона. Выдающейся феноменальной памятью и чутьем обладал Н.Н. Цвелёв. Он предложил и описал в целом более 2400 новых таксонов, и прежде всего – злаков.

В 2017 г. исполнится 2 года, как не стало крупнейшего систематика мирового уровня Н.Н. Цвелёва. Я глубоко благодарна Н.Н. за внимательное отношение к моим работам по злакам, за доброжелательные рецензии и рекомендации в печать в Ботаническом журнале (даже – с критическими замечаниями в его адрес), за совет обратить внимание на миниатюрный злак *Coleanthus subtilis* (Курченко, 2006). Н.Н. оппонировал мою докторскую диссертацию, что, несомненно, было боль-

шой честью для меня. С дарственной надписью он подарил мне свою книгу избранных трудов, которой я очень дорожу.

В работах «Вид как один из таксонов» (1995), «О внутривидовых таксонах у высших растений» (2003) Н.Н. дает определение таксону, анализирует понятия вид, подвид, род, подрод и др., затруднения с решением вопроса о ранге вида у гибридов и апомиктов, о «крупных» видах и «микровидах». В работе 1995 г. (с. 59) Н.Н. писал: «Противопоставление некоторыми авторами реально существующего «биологического» вида искусственной категории «таксономического вида» представляется нам совершенно неприемлемым. Встречающееся в литературе мнение о том, что «таксономические» виды описываются без учета их биологических особенностей, несомненно, ошибочно, хотя случаи, когда изучить «биологию» видов по разным причинам невозможно, не так уж редки».

Научно-интуитивный подход в вопросах выделения новых видов довольно широко применяет и ученица Н.Н. Цвелёва – Н.С. Пробатова, крупнейший агростолог, внесшая большой вклад в систематику дальневосточных злаков. В настоящее время она завершает подготовку к печати фундаментального труда Н.Н. по злакам России, к участию в котором ее учитель привлек и Н.С. Ею описаны 2 новых рода и 135 новых видов злаков и предложены номенклатурные комбинации. Н.С. давно использует, в частности, такой важный признак вида, как число хромосом, и во многих случаях это дает полезные результаты. Виды, описанные Н.Н. и Н.С., служат объектами для дальнейшего изучения.

Субъективный подход, по сравнению с объективным, иногда приводит к большим разногласиям в понимании видов. Например, в 70-х гг. XX в. Н.Н. Цвелёв предложил включить вид П.А. Смирнова *Agrostis syreistschikowii* – типичный для подзоны луговых степей европейской части России – в состав *A. vinealis* Schreb. Надо сказать, что *A. syreistschikowii* П.А. Смирнов описал из естественных ценозов Курских степей, а *A. vinealis* – Дж.Шребер описал из виноградников Саксонии. Считаю, что не следовало включать *A. syreistschikowii* в *A. vinealis*, по ряду причин (Курченко, 1979). У Шребера был в 1771 г. весьма краткий диагноз, не дающий полного представления о виде; на 4 гербарных листах Шребера, определенных как *A. vinealis*, на которые ссылается Н.Н., как оказалось, были смонтированы особи *A. canina*, *A. tenuis*, соцветие *A. gigantea*; кроме того, полевица виноградниковая описана по материалу не из естественного ценоза, а из условий окультуренной почвы.

Виду *A. syreistschikowii* вообще «не повезло». В монографии «Злаки СССР» (Цвелёв, 1976) *A. syreistschikowii* Smirn. и *A. marschalliana* Sereb. были отнесены в синонимы к *A. vinealis* subsp. *vinealis*. Это снова привело к потере хороших видов *A. syreistschikowii* и *A. marschalliana*. К этому же виду *A. vinealis* в ранге подвидов попали такие виды, как кавказско-малоазиатский *A. planifolia* C. Koch, восточносибирско-дальневосточно-североамериканский *A. kudoii* Honda, сибирско-дальневосточный *A. trinii* Turcz., центральноазиатский *A. turkestanica* Drob., что привело к утрате понятия вид как объективной целостности, сопряженной с географическими и эколого-фитоценологическими условиями. Много позже Н.Н. Цвелёв (2011) вернул видовой ранг *A. syreistschikowii*, *A. marschalliana*, *A. planifolia*, *A. kudoii*, *A. trinii*, *A. turkestanica*.

В последние годы Н.Н. Цвелёв (2011) принял недостаточно обоснованное К. Виденом (Widen, 1971) приоритетное для *A. tenuis* Sibth. 1794 наименование *A. capillaris* L. 1753 – п. волосовидная. Наименование *A. tenuis* – п. тонкая ранее было принято отечественными систематиками и использовано во всех Флорах и Определителях (Смирнов, 1958; Цвелев, 1964, 1974, 1976, Пешкова, 1990 и др.).

Н.Н. признавал возможность существования разных мнений, и, несомненно, объективный и субъективный подходы имеют равное право на существование, дополняя и взаимодействуя друг с другом, наполняя таксономические характеристики видов биологическим содержанием. При этом научно-интуитивный подход в арсенале крупных систематиков открывает перспективы к нахождению и описанию большого числа новых видов. Еще Б. Спиноза (XVII в.) различал познания: чувственное, рассудочное и интуитивное, которое он считал самым совершенным. В последнее время Р.В. Камелин (2004), принимая во внимание реальную неравноценность видов, также полагал, что интуитивное восприятие должно лежать в основе исследований систематика.

Выражаю благодарность Н.И. Шориной и Н.С. Пробатовой за замечания при обсуждении тезисов.



**Оценка генетического разнообразия триплоидных  
и тетраплоидных популяций *Gladiolus tenuis* (Iridaceae)  
методом ISSR-маркирования**

Н.А. Кутлунина

Уральский федеральный университет имени первого Президента России

Б.Н. Ельцина, Екатеринбург

natakutlunina@mail.ru

**Evaluation of the genetic diversity of triploid and tetraploid  
populations of *Gladiolus tenuis* (Iridaceae) by ISSR-marking**

N.A. Kutlunina

У большинства многолетних травянистых растений и некоторых древесных растений существует способность к вегетативному размножению. Вегетативное размножение позволяет растениям быстро захватывать территории, не зависеть от наличия опылителей и условий для вызревания и прорастания семян и спор. В связи с тем, что у большинства клональных растений сохраняется и семенное размножение, они поддерживают достаточно высокий уровень генетической изменчивости (Ellstrand, Roose, 1987; Hamrick, Godt, 1989). В то же время, известны случаи полной утраты семенного размножения и формирования клонов разной протяженности. Формированию клонов способствует нечетная полиплоидия, анеуплоидия, гибридизация и другие причины, приводящие к стерильности. Полная стерилизация клонов, связанная с уровнем плоидности, обнаружена у королевского остролиста *Lomatia tasmanica* W.M. Curtis – локального эндемика Тасмании (Lynch et al., 1998), гусяного лука покрывальцевого *Gagea spathacea* (Hayne) Salisb. в Центральной Европе (Pfeiffer et al., 2012), *Sedum bulbiferum* Makino в Японии (Tsujimura, Ishida, 2008).

Одним из родов, имеющих разные уровни плоидности и нередко способность к вегетативному размножению, является род *Gladiolus*. В западной части России произрастают два близких вида этого рода: *Gladiolus tenuis* Bieb. и *Gladiolus imbricatus* L. Основная часть ареала *Gladiolus tenuis* приходится на Крым, Кавказ, южные области Европейской части России. Южный Урал и Оренбургская область, фактически, являются краевой частью ареала. В связи с наличием вегетативного размножения – путем образования дочерних клубнелуковиц, мы предположили, что семенное размножение на краю ареала может нарушаться, в результате чего формируются клоны. С помощью аллозимного анализа нами были исследованы несколько популяций в Оренбургской области и Южной Башкирии и все они оказались отно-

сящимися к одному клону (Кутлунина и др., 2011). Проведенный нами подсчет хромосом показал, что растения клона имеют триплоидное число хромосом ( $2n=3x=45$ ). Фертильные растения из основной части ареала являются тетраплоидами ( $2n=4x=60$ ). Для выявления границ клона *Gladiolus tenuis* и причин его формирования, мы исследовали популяции в разных частях ареала с использованием изоферментного и AFLP-анализа (Kutlunina et al., 2016). Было установлено, что тетраплоидные популяции к западу от Волги (Волгоградская и Самарская обл.) размножаются вегетативно и семенным путем и имеют высокое генетическое разнообразие. Триплоидные популяции к востоку от Волги (Оренбургская обл., Респ. Татарстан) оказались стерильными и представленными одним широко расселившимся клоном (Kutlunina et al., 2016). К ранее исследованным популяциям мы добавили материал из популяций с горы Аю-Даг (Крым) и Мугоджары (Казахстан), а в качестве метода исследования использовали ISSR-маркирование. При проведении ISSR-маркирования в качестве внешней группы использовали *Gladiolus imbricatus* из Белоруссии.

Параметры внутривидовой изменчивости: несмещенная ожидаемая гетерозиготность ( $U_{He}$ ) и генетические расстояния Неи ( $D$ ), вычисленные на основе частот ISSR-локусов, оценивались в программе GenAlEx (версия 6) с учетом равновесия Харди-Вайнберга. Ординацию (от лат. *ordinatio* – упорядочение, распределение) или распределение изученных выборок в многомерном пространстве проводили в программе GenAlEx методом главных координат на основе генетических дистанций.

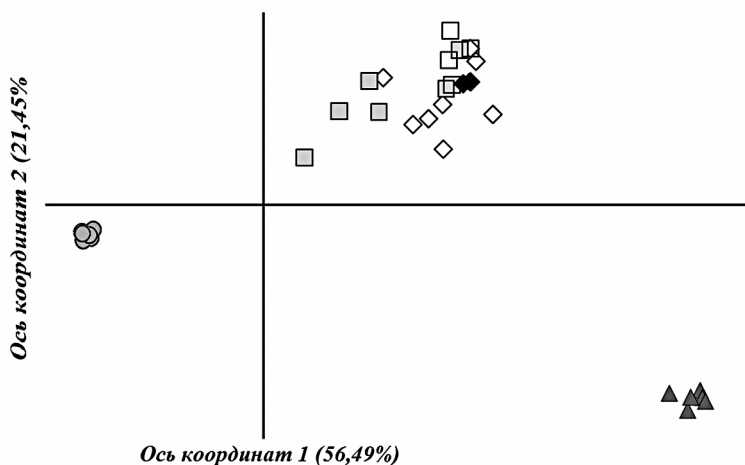
Нами исследованы 11 популяций *G. tenuis*, одна популяция *G. imbricatus*, 62 образца, по 9 праймерам ISSR, выявлены 123 локуса ISSR.

Процент полиморфных локусов ( $P$ ) оказался самым высоким в Волгоградских популяциях (44,72% и 35,77%), в два раза ниже на Аю-Даге – 18,70%. Если по локусам AFLP самой изменчивой являлась популяция *G. imbricatus* (38,40%), то полиморфизм по маркерам ISSR составил здесь 13,82%. В триплоидных популяциях показатели равны нулю или близки к нему.

Значение несмещенной ожидаемой гетерозиготности ( $U_{He}$ ) в тетраплоидных популяциях варьирует от 0,084 (Аю-Даг) до 0,150 (Тормосин, Волгогр. обл.), в триплоидных популяциях этот показатель варьирует от 0 до 0,011 (Мугоджары).

По результатам AMOVA, доля изменчивости, приходящейся на межпопуляционную изменчивость, составляет 75%, и только 25% составляет внутривидовая дисперсия.

Результаты анализа выборки по 123 локусам методом главных координат представлен на рис. 1. На первые три главные координаты приходится 56,49, 21,45 и 3,57% общей дисперсии признаков. Анализ показывает четкое обособление трех групп популяций. Одну группу составляют образцы *G. imbricatus*, вторая группа – четыре тетраплоидных популяции *G. tenuis* и третья – семь триплоидных популяций образующих очень тесную группу, хорошо обособленную от других популяций.



*Gladiolus tenuis* ( $2n=4x$ ): ◇Тормосин, □Морское, ◆Уса, □Крым (Аю-Даг); *Gladiolus tenuis* ( $2n=3x$ ): ● Дубиновка, Рысаево, Губерля, Срафимовское болото, Кандрыкуль, Ясачка, Мугоджары; *Gladiolus imbricatus* ( $2n=4x$ ): ▲ Белоруссия (Жуковка).

**Рис. 1. Ординация изученных популяций гладиолуса с помощью анализа главных координат**

Наибольшие дистанции Неи (D) отмечены между триплоидными популяциями *G. tenuis* и *G. imbricatus* (0,619–0,634). Дистанции между тетраплоидными и триплоидными популяциями *G. tenuis* составляют от 0,204 до 0,376. Между триплоидными популяциями *G. tenuis* D составляет от 0,000 до 0,006.

Таким образом, к востоку от Волги все исследованные образцы из семи популяций *G. tenuis* относятся к одному генотипу (клону) и имеют триплоидный набор хромосом ( $2n=3x=45$ ). В данных популяциях наблюдается стерилизация как женской, так и мужской репродуктивной сферы. Уровень фертильности пыльцы у триплоидов значительно ниже, чем в тетраплоидных популяциях. Семязачатки дегенерируют на разных стадиях развития. Все эти нарушения приводят к полному отсутствию семенного размножения в уральских популяциях. Размно-

жение клона происходит только вегетативно – дочерними клубнелуковичками. Причиной стерильности клона *G. tenuis*, вероятно, является самонесовместимость, о чем свидетельствуют незначительное прорастание пыльцы на рыльце и прекращение роста пыльцевых трубок на рыльце и в столбике пестика (Kutlunina et al., 2016).

Стерильный клон гладиолуса встречается на протяжении более 1000 км от окрестностей города Болгар Спасского р-на Татарстана до популяции в Мугоджарах (пос. Берчогур). Можно предположить два взаимодополняющих механизма расселения вегетативных пропагул *G. tenuis*. Один из них гидрохорный и связан с переносом пропагул потоками воды во время сильных дождей или паводков. Второй способ связан с деятельностью и миграциями животных. Мелкие млекопитающие, такие как полевки, цокоры, заготавливают луковички *Tulipa*, *Gagea* и *Crocus* (Mammals of Kazakhstan, 1978) и способствуют их локальному расселению. На шерсти крупных млекопитающих пропагулы могут распространяться на большие расстояния, как, например, луковички *Gagea spathacea* (Pfeiffer et al., 2011). Большое значение в расселении гладиолуса могли иметь кабаны, образ жизни которых способствует попаданию дочерних луковичек на шерсть. Роль кабанов также отмечена и в расселении *Gagea spathacea* (Pfeiffer et al., 2011). В позднем плейстоцене – начале голоцена в расселении клона гладиолуса могли участвовать и другие крупные млекопитающие, например, мамонты, ископаемые остатки которых находят в позднем плейстоцене между Волгой и Уралом, а также в верхнем и нижнем течении р. Урал (East European forests ..., 2004).

Таким образом, у *G. tenuis* нами выявлен достаточно редкий феномен – переход вида на триплоидный уровень, стерилизация, полная утрата семенного размножения и формирование обширного (около 1000 км) клона. Можно предположить, что крупная мутация, обусловившая переход с тетраплоидного уровня на триплоидный, произошла однократно. Далее стерильный генотип с данной мутацией широко расселился, благодаря вегетативному размножению. Генетические различия между фертильными тетраплоидными и триплоидными клональными популяциями *G. tenuis* довольно значительны и сопоставимы с различиями между двумя близкими видами (*G. tenuis* и *G. imbricatus*). Причиной значительных генетических различий может быть реорганизация генома, произошедшая при переходе с тетраплоидного на триплоидный уровень.

## Литература

Кутлунина Н.А., Беляев А.Ю., Князев М.С. Генотипическая структура популяций клональных видов растений в связи с переходом к полиплоидии // Фактори експериментальної еволюції організмів (Матеріали VII Міжнародної конференції «Фактори експериментальної еволюції організмів», Алушта). Київ: Логос, 2011. Т. 10. С. 252–257.

East European forests: history in the Holocene and the present: in two books / Center for Forest Ecology and Productivity. Vol. 1 / Ed. O.V. Smirnova. 2004. Nauka. Moscow. 479 p.

Ellstrand N.C., Roose M.L. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species // Amer. J. Bot. 1987. Vol.74. P. 123–131.

Hamrick J.L., Godt M.J. Allozyme diversity in plant species // Plant population genetics, breeding and genetic variation in plants / Edd. Brown A.H., Clegg M.T., Kahler A.L., Weir B.S. Massachusetts: Sinauer Associates, Sunderland, 1989. P. 43–63.

Kutlunina N.A., Permyakova M.V., Belyaev A.Yu. Genetic diversity and reproductive traits in triploid and tetraploid populations of *Gladiolus tenuis* (Iridaceae) // Plant Syst. Evol. 2016. doi:10.1007/s00606-016-1347-x

Mammals of Kazakhstan. Rodents (gerbils, voles, the Siberian zokor). Vol. 1, part 3 / Ed. Sludskii A.A. Alma-Ata: Nauka, 1978. 492 p.

Pfeiffer T., Klahr A., Heinrich A., Schnittler M. Does sex make a difference? Genetic diversity and spatial genetic structure in two co-occurring species of *Gagea* (Liliaceae) with contrasting reproductive strategies // Plant Syst. Evol. 2011. Vol. 292. P. 189–201.

Pfeiffer T., Klahr A., Peterson A., Levichev I.G., Schnittler M. No sex at all? Extremely low genetic diversity in *Gagea spathacea* (Liliaceae) // Flora. 2012. Vol. 207. P. 372–378.

Tsujimura N., Ishida K. Isozyme variation under different modes of reproduction in two clonal winter annuals, *Sedum rosulato-bulbosum* and *Sedum bulbiferum* (Crassulaceae) // Pl. Spec. Biol. 2008. Vol. 23. P. 71–80.

**Молекулярно-филогенетическое исследование  
комплекса видов *Seseli gummiferum* Pall. ex Sm.  
на территории Крыма, Кавказа и Малой Азии**

Д.Ф. Лысков, Т.Х. Самигуллин

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,

Москва

df.lyskov@yandex.ru

**Molecular phylogenetic study of species complex *Seseli  
gummiferum* Pall. ex Sm. in Crimea, Caucasus and SW Asia**

D.F. Lyskov, T.H. Samigullin

Вид *Seseli gummiferum* Pall. ex Sm. был описан Палласом в 1807 году по материалу, собранному в окрестностях Судака в восточной части Крыма. Изначально вид принимался как эндемичный, встречающийся только на южном побережье Крыма. Близкими к *S. gummiferum* видами традиционно считаются *S. petraeum* M. Bieb., *S. lehmannii* Degen и *S. ponticum* Lipsky, произрастающие в этом же регионе, а также турецкие виды *S. corymbosum* Boiss. et Heldr. ex Boiss. и *S. resinatum* Freyn et Sint. Однако Р.Н. Дэйвис (1953), занимавшийся в это время флорой Турции и Эгейских островов, расширил трактовку *S. gummiferum* и включил в этот вид в ранге подвидов таксоны *S. corymbosum* и *S. crithmifolium* Boiss. В итоге, по Дэйвису (1953) *S. gummiferum* включал в себя серию из 4 викарных подвидов (subsp. *gummiferum*, subsp. *corymbosum*, subsp. *crithmifolium* и subsp. *aegaeum*), распространенных в Крыму, Турции и на островах Эгейского моря. Данная концепция прослеживается в таких авторитетных работах как «Flora of Turkey» (Дэйвис, 1972) и «Flora Europaea» (Болл, 1968). М.Г. Пименов и Е.В. Ключков предложили рассматривать вид *S. gummiferum* только как эндемичный крымский вид в рамках концепции узкой трактовки видов зонтичных, а подвидам, в том числе и *S. corymbosum*, вернуть статус независимых видов близких к *S. gummiferum* (Пименов, Ключков, 2010). Помимо этого, в той же статье авторы описали два новых вида *Seseli* из Турции, близких к данной группе видов: *S. phrygium* Pimenov et Kljuykov и *S. paphlagonicum* Pimenov et Kljuykov. Данная идея, однако, не нашла поддержки у турецких коллег. Авторы недавно проведенной ревизии рода *Seseli* на территории Турции (Гюнер, Думан, 2013) придерживаются своей концепции: вид *S. gummiferum* произрастает не только в Крыму, но и в Турции, в синоним этого таксона сводится *S. paphlagonicum*. Вид *S. corymbosum* признается отдельным видом, а *S. phrygium* предлагает-

ся считать его подвидом, *Seseli petraeum* и *S. resinosum* сохраняют свои видовые статусы. Другая группа исследователей описала подвид *S. gummiferum* subsp. *ilgazense* A. Duran, Ö. Çetin et M. Öztürk, собранный в *locus classicus* вида *S. paphlagonicum* (Çetin et al., 2015).

Целью данного исследования являлись оценка и выбор таксономической концепции сложного комплекса вида *Seseli gummiferum*, наиболее полно соответствующей молекулярно-филогенетическим данным. Для реализации данной цели было проведено секвенирование и молекулярно-филогенетический анализ последовательностей внутреннего и внешнего транскрибируемого спейсера ядерной рибосомальной ДНК (nrITS и nrETS соответственно) из образцов рода *Seseli*. Эти участки с успехом использовались для изучения филогенетических взаимоотношений таксонов низкого уровня, в том числе и в семействе зонтичные. Кроме того, использование совместного анализа этих последовательностей позволяет получить более высоко разрешенные результаты, нежели изучение какой-либо одной из них.

В ходе исследования нами было получено 46 последовательностей представителей *Seseli*, произрастающих на территории России и Турции. Филогенетические деревья были построены с привлечением байесовского анализа. В качестве внешней группы был использован вид *Ferula gogalbanifera* W.D.J. Koch, выбранный на основании более ранних исследований (Downie, 2010).

На полученном молекулярно-филогенетическом дереве (рис. 1) таксоны комплекса «*S. gummiferum*» образуют отдельную кладу с высокой апостериорной вероятностью (1.0). Кладу образуют крымские виды *S. gummiferum*, *S. lehmannii* и *S. dichotomum* Pall., кавказские *S. ponticum*, *S. rupicola* Woronow и *S. petraeum*, а также турецкие виды *S. corymbosum* и *S. resinosum*. Также в состав этой клады входят недавно описанные из Турции *S. phrygium*, *S. paphlagonicum* и греческий вид *S. rigidum* Waldst. et Kit. Внутри клады все разрешенные узлы обладают высокой апостериорной вероятностью. К данной кладе примыкает града видов, близких к *S. tortuosum* L., *S. alexeenkoi* Lipsky и *S. leptocladum* Woronow.

Как видно из дерева (рис. 1), все упомянутые виды уверенно отличаются друг от друга по последовательности изученных маркеров. Крымский образец *S. gummiferum* достоверно отличается от турецкого вида *S. corymbosum*, а также *S. paphlagonicum*, Сведение данных таксонов в синонимы или подвиды *S. gummiferum* не оправдано молекулярными данными. Вид *S. phrygium* является близким таксоном к *S. corymbosum*, однако по результатам анализа его также стоит признать отдельным видом. Судить о важности молекулярных отличий в данной группе позволяет ситуация в кладе «*S. tortuosum*».





и не столько однозначные, подтверждаются молекулярным анализом. Поэтому по результатам данного исследования и проведенных ранее морфологических изысканий, мы предлагаем считать таксоны данной группы отдельными, хотя и близкими видами. Концепция узкого понимания видов зонтичных, предложенная М.Г. Пименовым и Е.В. Ключковым для этой группы, лучше согласуется с результатами реконструкции молекулярной филогении. Резюмируя все вышеизложенные факты можно сделать следующие выводы: (1) вид *S. gummiferum* является узколокальным эндемиком южного побережья Крыма, не встречающимся на территории Турции; (2) турецкие виды *S. corymbosum*, *S. phrygium* и *S. raphlagonicum* образуют группу близких видов к *S. gummiferum*, однако как подвиды или последнего рассматриваться не могут.

### Литература

- Ball P.W. *Seseli* L. // Flora Europaea. Vol. 2. Cambridge, 1968. P. 334–338.
- Çetin Ö., Şeker M.Ö., Duran A. A new subspecies of *Seseli gummiferum* (Apiaceae) from Ilgaz Mountain National Park, northern Turkey // PhytoKeys. 2015. Vol. 56. P. 99–110.
- Davis P.H. Notes on the summer flora of the Aegean // Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 1953. Vol. 21, N 3. P. 101–142.
- Davis P.H. *Seseli* L. // Flora of Turkey and East Aegean Islands. Vol. 4. Edinburgh, 1972. P. 367–372.
- Downie S.R., Spalik K., Katz-Downie D.S., Reduron J.P. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences // Plant Divers. Evol. 2010. Vol. 128, N 1–2. P. 111–136.
- Güner E.D., Duman H. The revision of genus *Seseli* (Umbelliferae) in Turkey // Turk. J. Bot. 2013. Vol. 37, N 6. P. 1018–1037.
- Pimenov M.G., Kljuykov E.V. Two new species of *Seseli* (Umbelliferae) from Turkey // Flora Mediterranea. 2010. Vol. 20. P. 19–27.

**О разнообразии полевицек (*Eragrostis* N.M. Wolf, Poaceae)  
Восточной Европы в связи с Законом гомологических  
рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова**

Е.В. Мавродиев

*Florida Museum of Natural History, University of Florida, Gainesville,  
Florida, USA  
evgeny@ufl.edu*

**On diversity of *Eragrostis* N.M. Wolf (Poaceae)  
of Eastern Europe in the context of N.I. Vavilov's Law  
of homological series in variation**

E.V. Mavrodiev

В середине прошлого столетия замечательный зоолог Сергей Кирьяков впервые указал на биогеографические импликации Закона гомологических рядов Николая Вавилова (Вавилов, 1935; Vavilov, 1922). Согласно Кирьякову (Kiriakoff, 1956a,b; 1963), географически удаленные, но внешне похожие родственные формы совсем необязательно должны иметь ближайшего общего предка. Иными словами, существование подобных форм может быть принципиально объяснимо без отсылки как к древним викариантным событиям, так и к возможным миграциям (Kiriakoff, 1956a,b; 1963). Последние соображения допускают и более общее толкование, состоящее, как кажется, в том, что параллелизм географически удаленных форм данного родства совсем необязательно требует немедленного причинного объяснения, и отнюдь не указывает на необходимость объединения «параллельных» форм в один таксон. При этом Закон гомологических рядов Вавилова имеет универсальный характер (Вавилов, 1935; Vavilov, 1922) и, следовательно, принципиально не зависит от концепции вида, которой придерживается тот или иной автор.

К сожалению, идеи Кирьякова не получили не только развития, но и должного внимания в отечественной биологии. Вспомнить об отмеченных Кирьяковым биогеографических коннотациях Закона Вавилова нас заставила интереснейшая дискуссия о числе и видовой принадлежности восточноевропейских таксонов *Eragrostis*, которая развернулась на страницах отечественных и зарубежных ботанических изданий в последние десятилетия (Алексеев, Мавродиев, 2000; Шольц и др., 2002; Шольц, 2010; Серегин, 2012а, б; Seregin, 2012).

Вообще, род полевица может служить удачной иллюстрацией соображений Кирьякова (Kiriakoff, 1956a,b; 1963). Так, в качестве примера обсуждаемого географического параллелизма (Kiriakoff, 1956a,b;

1963) можно указать следующую пару видов – дальневосточную *Eragrostis amurensis* Prob. (обзор см. Seregin, 2012) и похожую на нее североамериканскую *E. perplexa* Harvey. Другим примером можно считать восточноазиатскую *E. multicaulis* Steud. (Алексеев, Мавродиев 2002) и североамериканскую *E. pectinacea* Nees. Оба вида встречаются в Европе в качестве заносных растений (Алексеев, Мавродиев 2000; Шольц и др. 2002).

Можно привести дополнительные иллюстрации географических приложений Закона Вавилова, используя в качестве примеров растения из других групп. Скажем, сибирский *Tragopogon sibiricus* Ganesh. и широко культивируемый (в том числе и в Сибири) европейский «овсяной корень» (*T. porrifolius* L.). Оба вида внешне очень похожи, но различаются молекулярно (Mavrodiev et al., 2010). Следующий пример – это дальневосточная *Echinochloa caudata* Roshev. и сходная с ней *E. tzvelevii* Mosyakin ex Mavrodiev et H.Scholz, описанная с аллювиев Дона и Волги (Мавродиев и др., 2007). Число примеров, несомненно, можно умножить.

Напомним теперь новейшую историю вопроса о разнообразии полевицек Восточной Европы. Гильдемаром Шольцем и Юрием Алексеевым с соавторами для Европейской России были указаны два новых таксона рода *Eragrostis* – заносная полевица эльбская (*E. albensis* H. Scholz) (Шольц и др., 2002) и полевица воронежская *E. voronensis* H. Scholz (Шольц, 2010; Ю.Е. Алексеев, устное сообщение), описанная в ранге нового вида с территории Тамбовской области (Шольц, 2010). Однако, по мнению Алексея Серегина, проанализировавшего фонды ряда гербариев России и Украины на предмет изучения изменчивости полевицек комплекса *E. pilosa* s. l. (Серегин, 2012а,б; Seregin, 2012), *E. albensis* – это синоним дальневосточной *E. imberbis* (Franchet) Prob., а *E. voronensis* – уже упомянутой выше полевицки амурской (*E. amurensis*) (Серегин, 2012а,б; Seregin, 2012). Основанием для выводов А. Серегина послужило внешнее сходство и «перекрывание» диагностических признаков дальневосточных видов *E. imberbis* и *E. amurensis* и предположительно европейских *E. albensis* и *E. voronensis* соответственно (Серегин, 2012а, б; Seregin, 2012).

Высоко оценивая значительный вклад А. Серегина в дело инвентаризации сложнейшего систематического комплекса, мы не можем согласиться с выводами этого исследователя. На наш взгляд, соображения А. Серегина не могут быть приняты иначе, чем в качестве рабочей гипотезы, которая, прежде всего, должна быть тщательно протестирована молекулярно-систематическими методами. Следует также отметить, что представленный в статьях А. Серегина (напр., Серегин,

2012б; Seregin, 2012) краткий анализ ряда макроморфологических признаков (длина пыльников, длина предлиста, морфометрия оси колоска и др.), используемых для диагностики растений родства *E. pilosa*, предшествующими авторами (Шольц и др., 2002), не кажется нам близким к исчерпывающему.

В свете выводов исследований А. Серегина (2012) и Г. Шольца (2010), систематическое положение растений, традиционно относимых к *Eragrostis pilosa* s. str., оказывается проблематичным. По мнению Г. Шольца, все «старые» указания полеви́чки волосистой из центральной России следует относить к *E. voronensis* (Шольц, 2010). По мнению же А. Серегина, в настоящее время почти все предыдущие многочисленные указания *E. pilosa* относятся либо к *E. amurensis* с желёзками по килю влагалища и листа, либо к *E. imberbis* (Seregin, 2012), лишь по традиции называемой А. Серегиним полеви́чкой эльбской («я пришел к выводу, что *E. albensis* неотличима от образцов с российского Дальнего Востока, которые обычно определяются как *E. imberbis*» – Серегин, 2012б: 74). На наш взгляд, это соображение заставляет принимать оба таксона – *E. amurensis* и *E. imberbis* – в естественных объемах.

Обсуждение разнообразия полеви́чек России в свете теоретических построений Кирьякова (Kiriakoff, 1956a, b; 1963), требующих, как кажется, априорного признания *Eragrostis albensis*, *E. amurensis*, *E. imberbis* и *E. voronensis* (отметим, что все четыре таксона являются высокоплоидными полиплоидами ( $2n = 40$ ) (Пробатова, 2007) неясной природы), заставляет также признать принципиальную возможность присутствия всех четырех перечисленных видов как в европейской, так и в азиатской частях ареала *Eragrostis*, связанную с влиянием антропогенного фактора. Последнее было, как кажется, вполне ясно Г. Шольцу, который указывал полеви́чку амурскую для флоры Западной Европы (обзор см. Seregin, 2012).

Далее, уже Ледебур (1853: 382) приводит *Eragrostis pilosa* для значительной территории Российской Империи (Средняя Россия (Саратовская область и Оренбург), Украина (Киев, Херсон, Подолия), Крым, Кавказ, Алтай и Даурия). Уже в силу новейших исторических причин, дальневосточный генезис этого ареала выглядит очень проблематичным. Колоссальная область распространения *E. amurensis*, как она очерчена А. Серегиним (Seregin, 2012), должна быть древней, никак не объяснимой в своих общих чертах новыми дисперсиями.

Напротив, при обсуждении разнообразия полеви́чек России в свете Закона гомологических рядов и его географических приложений (Kiriakoff, 1956a,b; 1963), полеви́чка воронежская и п. амурская

рассматриваются как два самостоятельных вида, пусть и не всегда хорошо различимых в гербариях по внешним морфологическим особенностям. Расширение ареала первого вида в Средней России (Seregin, 2012) в этом случае действительно естественно связать с «краткими» новыми дисперсиями (скажем, с переселением представителей таксона из Саратовской области в Воронежскую и Тамбовскую в середине 19 века), вероятно, связанными с хозяйственной деятельностью человека.

Соглашаясь с необходимостью точной оценки систематической принадлежности восточноевропейских растений, относимых к *E. pilosa* s. str. (что понятно и вследствие разброса хромосомных чисел этого таксона – Пробатова, 2007), хотелось бы отметить, что присутствие кратеровидных железок на образцах типичной полевички волосистой может быть в первом приближении описано все тем же законом рядов Н.И. Вавилова, согласно которому родственные виды образуют сходные ряды изменчивости, далеко необязательно объяснимые общей наследственной основой (Вавилов, 1935; Vavilov, 1922).

Итак, разнообразие и изменчивость полевичек родства *Eragrostis pilosa* требует дальнейшего изучения, в свою очередь, предполагающего новые контекст и методологию. Попытки формализовать систематику этой части *Eragrostis* исключительно классическими методами кажутся заведомо обреченными на неудачу. Мы, однако, далеки здесь от известного оптимизма тех исследователей, которые, порой, забывают о том, что неформализуемость, «неясность» и недосказанность могут означать не только необходимость смены методов и подходов, но иметь самое непосредственное отношение к природе предмета изучения.

Автор выражает искреннюю признательность Давиду Вильямсу (Dr. David M. Williams, the Natural History Museum, London, UK) за интересное обсуждение географических конотаций Закона гомологических рядов – и за указание на ряд источников.

### Литература

Алексеев Ю.Е., Мавродиев Е.В. О распространении *Eragrostis multicaulis* Steud. в России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105, Вып. 3. С. 68–69.

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Теоретические основы селекции растений / под ред. Н.И. Вавилова. Т. 1. Общая селекция растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. С. 75–128.

Мавродиев Е.В., Шольц Х., Сухоруков А.П. *Echinochloa tzvelevii* – новый для науки аллювиальный вид из Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112, Вып. 1. С. 88–90.

Пробатова Н.С. Хромосомные числа в семействе Poaceae и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. 2007. Вып. 55. Владивосток. С. 9–103.

Серегин А.П. Флора Владимирской области: конспект и атлас. Тула, 2012а. 620 с.

Серегин А.П. Флористические заметки по некоторым видам *Eragrostis* (Gramineae) в России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012б. Т. 117, Вып. 6. С. 73–75.

Шольц Х. Род *Eragrostis* N.M. Wolf – Полевичка // Определитель сосудистых растений Тамбовской области / под ред. А.П. Сухорукова. Тула, 2010. С. 84–85 (данные по распространению видов *Eragrostis* предоставлены А.П. Сухоруковым).

Шольц Х., Мавродиев Е.В., Алексеев Ю.Е. *Eragrostis albensis* H. Scholz (Poaceae) – новый адвентивный вид флоры России и диагностика европейских полевичек из родства *E. pilosa* (L.) Beauv. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107, Вып. 3. С. 74–78.

Kiriakoff S.G. Das Vavilovsche Gesetz, die Taxonomie und die Zoogeographie // Zoologischer Anzeiger. 1956a. Bd. 156, H. 11–12. S. 277–284.

Kiriakoff S.G. La taxinomie, la biogeographie et la loi de Vavilov // Ann. Soc. Roy. zool. Belgique. 1956b. Vol. 87, N 1. P. 187–209.

Kiriakoff S.G. Time, space and computers // The Proceedings of the XVI International Congress of Zoology / ed. J.A. Moore. Vol. 4 (Specialized Symposia). Washington D.C., 1963. P. 118–122.

Ledebour C.F. Flora Rossica; sive, Enumeratio plantarum in totius Imperii Rossici provinciis Europaeis, Asiaticis et Americanis hucusque observatarum. Stuttgartiae: Sumptibus Librariae E. Schweizerbart, 1853. Bd. 4. 741s.

Mavrodiev E.V., Gitzendanner M., Calaminus A.K., Baldini R.M., Soltis P.S., Soltis D.E. Molecular phylogeny of *Tragopogon* L. (Asteraceae) based on seven nuclear loci (*Adh*, *GapC*, *LFY*, *AP3*, *PI*, ITS, and ETS) // Webbia. 2012. Vol. 67. N. 2. P. 111–137.

Seregin A.P. Taxonomic circumscription and distribution of a glandular Eurasian entity from the *Eragrostis pilosa* complex (Poaceae) // Phytotaxa. 2012. Vol. 52. P. 8–20.

Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // J. Genetics. 1922. Vol. 12, N. 1. P. 47–89.

## **Значение лаг-фазы в формировании новых инвазионных видов**

С.Р. Майоров

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

*saxifraga@mail.ru*

## **The importance of lag-phase in the origin of new invasive species**

S.R. Majorov

Значение чужеродных видов в региональных флорах Европейской России велико. Так, в Московском регионе доля чужеродных видов составляет 44,0% от всей спонтанной флоры (Майоров и др., 2012). Эта цифра сопоставима с европейскими показателями; так, во флоре Великобритании 49,7% чужеродных видов (Abbott et al., 2003). Наибольшую опасность для местной биоты представляют инвазионные виды. Взрывному росту их численности обычно предшествует лаг-фаза: в это время будущий инвазионный вид не проявляет высокой активности, не выделяется на фоне эфемерофитов и колонофитов. Случаи отсутствия (или очень короткой) лаг-фазы довольно редки, в Европейской России это, например, *Heracleum sosnowskyi*. По-видимому, во время лаг-фазы происходят важные биологические процессы, а именно накопление внутрипопуляционной изменчивости и выработке высокоактивного генотипа, адаптированного ко вторичному ареалу. Подтверждением этому служат следующие явления.

1. Большое число занесенных диаспор повышает вероятность успеха вида во вторичном ареале (Blackburn et al., 2015). По сути, эта ситуация в инвазионной биологии хорошо известна как «давление пропагул» (Lockwood et al., 2005; Colautti et al., 2006). Однако объяснение этого явления подчас механистическое, а не популяционно-генетическое (Rouget, Richardson, 2003).

2. Во вторичном ареале растения инвазионные популяции могут генетически отличаться от популяций в природном ареале. Это показано, например, для европейских популяций «гигантских» борщевиков (Jahodová et al., 2007) или для *Erigeron annuus* (Edwards et al., 2006).

3. Географически разделенные популяции переходят к массовому распространению примерно одновременно. Так в Европейской России происходило, например, в 1990-х годах с *Aronia mitschurinii*, несколько позже с *Prunus pensylvanica*. Трудно предположить, что инвазионные популяции *P. pensylvanica* во Владимирской, Ивановской и Москов-

ской областях имеют общего основателя. С другой стороны, переход к массовому расселению *Adenocaulon adhaerescens* в ботаническом саду МГУ произошел примерно на 25 лет позже, чем в ГБС РАН.

То есть за время лаг-фазы происходит генетическая трансформация популяций чужеродных видов; скорость этого процесса определяется особенностями генома того или иного вида. Например, распространению *Heracleum mantegazzianum* в Центральной Европе предшествовала достаточно длительная лаг-фаза, а для *Heracleum sosnowskyi* в Восточной Европе длительность лаг фазы оказалась минимальна (Jahodová et al., 2007; Виноградова и др., 2010). Некоторые исследователи считают, что для выработки адаптивного генотипа необходимо 20 поколений (Prentis et al., 2008). Во вторичном ареале могут возникать формы, нехарактерные для первичного (Майоров, Виноградова, 2012).

Гибридизация между чужеродными видами при «встрече» в условиях ботанических садов или питомников может приводить к формированию новых активных инвазионных гибридогенных видов, одним из самых известных является *Reynoutria* × *bohemica*. Гибридизация между чужеродными и аборигенными видами обычно вызывает лишь генетическое загрязнение (Vilà et al., 2000).

К сожалению, рассуждения о генетических процессах в случаях инвазионных видов сводятся к известным механизмам: мутационная изменчивость, эффект «бутылочного горлышка», гибридизация, полиплоидизация (Prentis et al., 2008). Несмотря на успехи молекулярно-генетических методов, круг исследованных инвазионных видов довольно узок (Rušek et al., 2013). Отчасти это связано с тем, что исследования инвазионных видов проводятся а posteriori, после широкого расселения. Начальные стадии инвазионного процесса плохо изучены. Постериорная оценка может приводить к разным оценкам событий. Так, одним из векторов их внедрения принято считать ботанические сады (Galera, Sudnik-Wójcikowska, 2010; Hulme, 2011). Наши исследования флоры ботанических садов Москвы эти выводы не подтверждают: число «беглецов из культуры» за пределы садов крайне невелико (Майоров, Виноградова, 2013; Майоров и др., 2013; Vinogradova et al., 2015). Противоречие, возможно, связано с разными шкалами времени: мы изучали процесс, наши коллеги – его результат. Ботанические сады выполняют роль своеобразного триггера: они обычно лишь подбирают ассортимент для широко внедрения в культуру. При широкой культуре появляются возможности для формирования большого числа новых рекомбинантных генотипов, из которых затем отбираются инвазионные генотипы. Отбор особенно эффективен, если посадочный материал имеет разное происхождение (Формирование..., 2005).



Как можно предотвратить (или хотя бы уменьшить) число новых инвазионных видов? Во-первых, необходимо пересмотреть положение, что главной задачей ботанических садов является интродукция чужеродных видов. Во-вторых, необходимо уделять большее внимание биологии культивируемых растений, в частности способности к самосеву или вегетативному размножению, «уходу» за пределы коллекционных посадок, образованию гибридов с другими видами. Возникает противоречие: выявление быстрорастущих и легко размножающихся растений свидетельствует об успехе интродукции, но именно они представляют наибольший риск как потенциально инвазионные виды. Выход из этого противоречия состоит в селекции декоративных и высокопродуктивных сортов, максимально отличающихся от дикого типа и меньше склонных к уходу из культуры. Необходимо своевременное удаление самосева (в том числе и на компостных кучах). В-третьих, особое внимание следует уделить предосторожностям при культивировании потенциально инвазионных видов (Виноградова, 2015). Эти простые меры способны уменьшить появление новых инвазионных видов.

Работа выполнена в рамках госзадания МГУ имени М.В. Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

### Литература

Виноградова Ю.К. (при участии V.H. Neuwold и S. Sharrock). Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в ботанических садах стран СНГ. М., 2015. 68 с.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС Москва, 2010. 502 с.

Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2012. 412 с.

Майоров С.Р., Виноградова Ю.К. Соотношение различных типов цветков в корзинках *Bidens frondosa* L. (изменчивость и наследуемость) // Бюлл. ГБС. 2012. Т. 198, № 2. С. 61–63.

Майоров С.Р., Виноградова Ю.К. Натурализация растений в ботанических садах г. Москвы // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. 2013. № 2. С. 12–16.

Майоров С.Р., Виноградова Ю.К., Бочкин В.Д. Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы. М.: Фитон XXI, 2013. 160 с.

Формирование устойчивых интродукционных популяций: абрикос, черешня, черемуха, жимолость, смородина, арония / Скворцов А.К., Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Крамаренко Л.А., Костина М.В. М.: Наука, 2005. 186 с.

*Blackburn T.M., Lockwood J.L., Cassey P.* The influence of numbers on invasion success // *Mol. Ecol.* 2015. Vol. 24. P.1942–1953.

*Colautti R.I., Grigorovich I.A., MacIsaac H.J.* Propagule pressure: a null model for biological invasions // *Biol. Invas.* 2006. Vol. 8, Is. 5. P. 1023–1037.

*Edwards P.J., Frey D., Bailer H., Baltisberger M.* Genetic variation in native and invasive populations of *Erigeron annuus* as assessed by RAPD markers // *Int. J. Plant Sci.* 2006. Vol. 167, No 1. P. 93–101.

*Galera H., Sudnik-Wójcikowska B.* Central European botanic gardens as centers of dispersal of alien plants // *Acta Soc. Bot. Pol.* 2010. Vol. 79. P. 147–156.

*Hulme Ph.E.* Addressing the threat to biodiversity from botanic gardens // *Trends Ecol. Evol.* 2011, Vol. 26. No. 4. P. 168–174.

*Jahodová Š., Fröberg L., Pyšek P., Geltman D., Trybush S., Karp A.* Taxonomy, identification, genetic relationships and distribution of large *Heracleum* species in Europe // *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)* / ed. P. Pyšek et al. Wallingford, 2007. P. 1–19.

*Lockwood J.L., Cassey Ph., Blackburn T.* The role of propagule pressure in explaining species invasions // *Trends Ecol. Evol.* 2005. Vol. 20, N 5. P. 223–228.

*Prentis P.J., Wilson J. R.U., Dormontt E.E., Richardson D.M., Lowe A.J.* Adaptive evolution in invasive species // *Trends Plant Sci.* 2008. Vol. 13, N 6. P. 288–294.

*Pyšek P., Hulme Ph.E., Meyerson L.A., Smith G.F., Boatwright J.S., Crouch N.R., Figueiredo E., Foxcroft L.C., Jarošík V., Richardson D.M., Suda J., Wilson J.R.U.* Hitting the right target: taxonomic challenges for, and of, plant invasions // *AoB PLANTS.* 2013. Vol. 5. plt042.

*Rouget M., Richardson D.M.* Inferring process from pattern in plant invasions: a semimechanistic model incorporating propagule pressure and environmental factors // *Am. Nat.* 2003. Vol. 162, N 6. P. 713–724.

*Vilà M., Weber E., D'Antonio C.M.* Conservation implications of invasion by plant hybridization // *Biol. Invas.* 2000. Vol. 2. P. 207–217.

*Vinogradova Y.K., Mayorov S.R., Bochkina V.D.* Changes in the spontaneous flora of the Main Botanic Garden, Moscow, over 65 years // *Skvortsovia.* 2015. Vol. 2, № 1. P. 45–95.

## **Taxonomy and evolutionary morphology of Australian *Althenia* (Potamogetonaceae, Alismatales)**

T.D. Macfarlane<sup>1</sup>, E.E. Severova<sup>2</sup>, O.A. Volkova<sup>2</sup>, D.D. Sokoloff<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Western Australian Herbarium, Department of Parks and Wildlife,  
Bentley, WA, Australia*

*terry.macfarlane@dpaw.wa.gov.au*

<sup>2</sup> *M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow*

## **Систематика и эволюционная морфология австралийских представителей рода *Althenia* (Potamogetonaceae, Alismatales)**

Т.Д. Макфален, Е.Э. Северова, О.А. Волкова, Д.Д. Соколов

According to the tradition established by the end of 20<sup>th</sup> Century, *Althenia* with two species in Eurasia and Africa was regarded as one of four genera of submerged aquatics comprising family Zannichelliaceae, which was thought to be related to Cymodoceaceae. The two families share submerged unisexual flowers, small or missing tepals, free uniovulate carpels and apparently terminal flower arrangement. Molecular phylogenetic data confirmed monophyly of Zannichelliaceae but placed the clade together with *Potamogeton* and its segregate genera, so that current classifications place Zannichelliaceae in synonymy of Potamogetonaceae. A recent study (Ito et al., 2016) using several molecular markers demonstrated that *Althenia* is nested within the Australian (extending to New Zealand) *Lepilaena* being most closely related to *L. preissii*. As a result, the two genera were combined under the name *Althenia*. According to Ito et al. (2016), the genus comprises seven species (five in Australia). However, many aspects of morphological diversity, diagnostic characters, taxonomic composition and geographical distribution of *Althenia* remain unresolved. According to preliminary data of the first author, *Althenia* comprises at least eight species in Australia. Up to 50 percent of collections in Australian herbaria were incorrectly identified. Re-identification of all available material effected much better understanding of ecological requirements and distribution patterns of Australian species of *Althenia*. Two species are restricted to marine habitats or estuaries.

*Althenia* is of interest with respect to several aspects of morphological evolution. The genus comprises both dioecious and monoecious species (two species probably possessing monoecious and dioecious populations). Monoecy is likely plesiomorphic in *A. australis* that is revealed as sister to the rest of the genus (Ito et al. 2016). In other cases, monoecy is possibly derived from dioecy as a reversal. In some dioecious species, foliage leaves

associated with male inflorescences are pronouncedly ligulate while those associated with female inflorescences lack ligules. The sheathing leaf bases and ligules are apparently involved in certain mechanism of release of pollen grains because they may enclose anthetic stamens.

Traditionally, *Althenia* s. str. was distinguished from *Lepilaena* mainly in male flowers with 2-sporangiate (vs. 4–12-sporangiate) anther and funnel-shaped, circular, polysymmetric (rather than monosymmetric) stigma. A discovery of an as yet undescribed new dioecious species from Western Australia challenges these criteria and supports molecular phylogenetic evidence for lumping the two genera. The species has a polysymmetric circular stigma like *Althenia* s. str. but 12-sporangiate anther like *Lepilaena*. Like some other Australian species, the new taxon has strongly dimorphic male and female inflorescences. In this case, we had enough fixed material to reveal developmental series for male and female inflorescences using scanning electron microscopy. In spite of habitual differences, major structural and developmental features of floral units (=main inflorescence and paracladia) are identical in both sexes. The primary axis has two leaves. The first leaf has a completely closed sheath that irregularly splits at anthesis so that the tubular nature cannot be traced without developmental data. The second leaf has an *ab initio* open sheath. Branching from the axil of leaf 1 is strongly retarded, while a branch in the axis of leaf 2 repeats the pattern of the main axis, so that axes of many orders are formed. In female inflorescences, the internodes are relatively long and axes of all orders terminate in flowers. In male plants, all internodes of floral units are short and only axes of high orders terminate in flowers. The first and the second order axes of male floral units possess very long filamentous (distally flattened) terminal structures. These resemble tubular and filamentous terminal structures that sporadically develop in inflorescences of *Potamogeton* spp. (Sokoloff et al., 2006; Lock et al., 2009) but in the case of our species their occurrence is a stable diagnostic character. Their regular occurrence in only one of the two sexes indicates that they cannot be treated as a developmental abnormality and must have a certain function. Constant occurrence of two leaves in axes of all orders distinguishes the new species from other members of *Althenia* in which inflorescence architecture was studied in detail (Posloszny, Tomlinson, 1977; Mavrodiev, Sokoloff, 1998), but data on several species are missing so far.

Pollen morphology provides good taxonomic characters in *Althenia*. Pollen grains are omniaperturate in two Australian species and 2-aperturate in other investigated Australian species. Detailed scanning and transmission microscope observations suggest that fine structure of sporoderm of the

aperture regions in 2-aperturate species is similar to the sporoderm along the entire surface of pollen grain in omniaperturate species. All related taxa with flowers exposed above the water surface such as *Potamogeton* have inaperturate pollen. Mapping pollen characters onto a molecular phylogenetic tree suggest that the occurrence of apertures in *Althenia* should be considered as a derived feature (Volkova et al., 2016) and thus, in *Althenia*, this was probably an evolutionary step towards a complete loss of the interapertural type of sporoderm. In this context, it is of interest that the two omniaperturate species of *Althenia* are not grouped together in phylogenetic trees (Ito et al., 2016), so that very similar processes of reduction apparently took place twice in evolution of the genus. Patterns of exine ornamentation are stable within investigated species and can be used as a taxonomic character, which is important, for example, in establishing taxonomic limits of *A. marina*. In general, *Althenia* is a relatively rare example of an angiosperm genus where qualitative characters of pollen morphology are useful at species level. More data on pollination biology are needed to understand the possible adaptive significance of different types of sporoderm structure.

The morphological part of this work is performed with funding from the Russian Science Foundation (project 14-14-00250).

### References

Ito Y., Tanaka N., García-Murillo P., Muasya A.M. A new delimitation of the Afro-Eurasian plant genus *Althenia* to include its Australasian relative, *Lepilaena* (Potamogetonaceae) – evidence from DNA and morphological data // Mol. Phylogenet. Evol. 2016. Vol. 98. P. 261–270.

Lock I.E., Ashurkova L.D., Belova O.A., Kvasha I.G., Chashkina N.B., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. A continuum between open and closed inflorescences? Inflorescence tip variation in *Potamogeton* (Potamogetonaceae: Alismatales) // Wulfenia. 2009. Vol. 16. P. 33–50.

Mavrodiev E.V., Sokoloff D.D. On morphology of European species of families Zannichelliaceae, Ruppiaceae, Potamogetonaceae and Zosteraceae // Bull. Moscow Soc. Naturalists, Biol. Ser. 1998. Vol. 103, N 5. P. 49–60.

Posluszny U., Tomlinson P.B. Morphology and development of floral shoots and organs in certain Zannichelliaceae // Bot. J. Linn. Soc. 1977. Vol. 75. P. 21–46.

Sokoloff D.D., Rudall P.J., Remizowa M.V. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57. P. 3517–3530.

Volkova O.A., Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Severova E.E. A developmental study of pollen dyads and notes on floral development in *Scheuchzeria* (Alismatales: Scheuchzeriaceae) // Bot. J. Linn. Soc. 2016. Vol. 182, N 4. P. 791–810.

# On the origin of sphagnalean leaf cell dimorphism in Bryophytes

E.V. Maslova<sup>1</sup>, O.V. Ivanov<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Belgorod State University, Belgorod*  
*e\_maslova@list.ru*

<sup>2</sup> *Lebedev Institute of Physics, Russian Academy of Sciences, Moscow*

## О происхождении клеточного диморфизма сфагнового типа в листьях мхов

Е.В. Маслова, О.В. Иванов

Most Bryophyte phylogenies have the sphagnalean mosses in their basal position. Until recently they have been classified in one genus *Sphagnum*. In the course of molecular phylogenetic studies, the genus has been split into four genera and classified into three families (Shaw et al., 2011) which however include species superficially rather similar. All of them have about the same habit and are characterized by regularly dimorphous leaf lamina cells, chlorocysts and hyalocysts.

Unequivocal fossil records of *Sphagnum* extend to the Lower Jurassic, ca. 200–170 Myr (Reissinger, 1950; Riegel, Wilde, 2016), i.e. are quite recent as compared with the phylochronological age estimation for the divergence of *Sphagnum* plus *Takakia* from all other mosses: appr. 379 (from 362 to 399) Myr, i.e. in Devonian (Newton et al., 2007).

Considering this gap, Permian mosses referred to the order Protosphagnales are especially interesting. Do they belong to the sphagnalean lineage of evolution or not – remain disputable. Having a habit of the modern Mniaceae, they are difficult to associate with Sphagnopsida immediately. However, certain details of areolation are drastically similar to those of *Sphagnum*. Contrary to *Sphagnum*, the sphagnalean type of areolation occurs in protosphagnalean mosses not throughout the whole leaves and the degree of its expression varies across different genera. *Salairia* and *Kosjunia* have no apparent cell dimorphism, while the latter is moderate in *Intia* and fairly distinct in *Junjagia*, *Protospahgnum* and *Vorcutannularia*. The latter three genera were segregated by Neuburg to the order Protosphagnales, although the subsequent observations indicated that at least *Intia*, *Salairia* and *Kosjunia* (and likely *Uskatia* and *Baidaievia* as well) form a natural group with the core-Protosphagnalean mosses (Ignatov, 1990; Maslova et al., 2012).

Rich anatomically preserved specimens from the Upper Permian, collected in 2009 in Pechora Coal Basin, were studied in order to elucidate the variation in Protosphagnales, especially in their leaf lamina areolation patterns.

Maslova et al. (2012) noted that the differentiation of the latest stages of development can be described as two events: (1) differentiation of cell rows into two types, one of them having a double number of cells because they divide forming T-patterns (Neuburg, 1960; Maslova et al., 2012); (2) shift of cells in the rows of undivided cells. Interestingly for Protosphagnalean mosses, the development of a sphagnalean pattern may start in different parts of leaves: basal, upper and even middle.

Additional studies of cell areolation of the Protosphagnalean mosses were conducted with the computer program Areoana (Ivanov, Ignatov, 2011). It showed an even more complicated sphagnalean-type distribution pattern throughout the leaf. Considering instability of expression of the sphagnalean areolation pattern, close relationships can be suggested for the pairs: *Intia angustifolia* and *Kosjunia* with *Junjagia*, *Intia vermicularis* with *Protosphagnum*, and *Intia variabilis* with *Vorculannularia*.

The work was supported by RFBR (project 16-34-50094).

### References

*Ignatov M.S.* Upper Permian mosses from the Russia Platform // *Palaeontographica. Abt. B* 1990. Bd. 217. S. 147–189 + Pl. 1–9.

*Ivanov O.V., Ignatov M.S.* On the leaf cell measurements in mosses // *Arctoa*. 2011. Vol. 20. P. 87–98.

*Maslova E.V., Mosseichik Y.V., Ignatiev I.A., Ivanov O.V., Ignatov M.S.* On the leaf development in Palaeozoic mosses of the order Protosphagnales // *Arctoa*. 2012. Vol. 21. P. 241–264.

*Newton A.E., Wikstrom N., Bell N., Forrest L.L., Ignatov M.S.* Dating the diversification of the pleurocarpous mosses // *Newton A.E., Tangney R. (eds.). Pleurocarpous mosses: systematics and evolution.* CRC Press, Boca Raton–London–New York. 2007. P. 337–366.

[*Neuburg M.F.*] *Нейбург М.Ф.* Листостебельные мхи из перских отложений Ангариды. // *Труды ГИН АН СССР.* 1960. Вып. 19. С. 1–104 + 78 табл.

*Reissinger A.* Die «Pollenanalyse» ausgedehnt auf alle Sedimentgesteine der geologischen Vergangenheit // *Palaeontographica. Abt. B.* 1950. Bd. 90, N 4–6. S. 99–126.

*Riegel W., Wilde V.* An early Eocene *Sphagnum* bog at Schöningen, northern Germany // *Int. J. Coal Geol.* 2016. Vol. 159. P. 57–70.

*Shaw A.J., Cox C.J., Buck W.R., Devos N., Buchanan A.M., Cave L.H., Sepelt R.D., Shaw B., Larrain J., Andrus R.E., Greilhuber J., Temsch E.M.* Newly resolved relationships in an early land plant lineage: Bryophyta class Sphagnopsida (peat mosses) // *Amer. J. Bot.* 2010. Vol. 97. P. 1511–1531.

## Границы рода *Clinopodium* L. (Lamiaceae) и близких родов Евразии

Д.Г. Мельников

Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН,  
Санкт-Петербург  
DMelnikov@binran.ru

## Limits of the genus *Clinopodium* L. (Lamiaceae) and related Eurasian genera

D.G. Melnikov

Группа родов, включающая *Clinopodium* L., *Calamintha* Mill., *Satureja* L., *Micromeria* Benth., *Acinos* Mill. и некоторых других, имеет богатую и противоречивую систематическую и номенклатурную историю, отражающую сложности, возникающие в определении границ этих родов. Многие их представители действительно имеют сходный габитус, почти одинаково устроенные венчики, общие соцветия, имеют приятный запах, а, следовательно, и утилитарное значение. В силу отсутствия хорошо различимых, бросающихся признаков между вышеназванными родами, большая часть видов побывала в составе как минимум трех родов: *Clinopodium*, *Calamintha*, *Satureja*. Последняя ревизия этой группы родов в мировом масштабе, включая обзор известных на то время видов, была осуществлена G. Bentham (1848), более поздние работы не содержали глубокого анализа взаимоотношений родов или отражали ограниченное разнообразие родов и видов отдельных флор.

Мы провели сравнительный анализ ранее широко привлекаемых морфологических признаков, таких как: форма сечения цветоножек, форма прицветников, форма чашечки, форма венчика, особенности тычинок, а также предложили ряд «забытых» признаков (жилкование листовой пластинки, жилкование чашечки, типы трихом чашечки, форма лопастей рыльца) и сопоставили их с данными геносистематики с целью уточнения морфологических критериев рода *Clinopodium* и близких к нему родов.

Для анализа признака жилкования чашечки нами разработана классификация их типов, каждый тип назван по роду, для которого характерен такой тип жилкования. Остальные признаки описывались принятыми терминами или разбивались на группы согласно ранее разработанным классификациям (например, типы трихом, типы жилкования листа). Группы признаков мы сопоставили с полученными нами, а также рядом коллег (Bräuchler et al., 2010; Drew, Sytsma, 2012) филограммами, построенными на анализе участка *trnT-trnF* хлоропластной



ДНК. На всех филограммах были поддержаны клады родов *Satureja*, *Micromeria*, *Clinopodium*, *Ziziphora* L., *Antonina* Vved., но род *Drymosiphon* Melnikov требует более детального анализа.

В результате сравнительного анализа оказалось, что важнейшими морфологическими признаками, на основании которых мы уверенно можем различать эти рода, являются: тип жилкования листовой пластинки, форма сечения цветоножки, тип жилкования чашечки, типы трихом чашечки, положение тычинок в трубке венчика, форма лопастей рыльца. Таким образом, эти крайне редко вовлекаемые в описание родов признаки оказались самыми надежными маркерами на родовом уровне.

Комплекс молекулярно-генетических и морфологических признаков позволил также уточнить положение рода *Acinos*, который имеет неоспоримое родство с родом *Ziziphora* и отличается от последнего только наличием четырех, а не двух тычинок. На этом основании мы перенесли род *Acinos* в род *Ziziphora* в качестве отдельного подрода (Мельников, 2016). В таком же положении оказался род *Calamintha* и одна из секций рода *Micromeria*, которые были перемещены в род *Clinopodium* в составе отдельных секций (Bräuchler et al., 2006, Мельников, 2015). Основываясь на уникальных морфологических признаках, таких как особый тип жилкования чашечки и листовой пластинки, не встречающийся как в роде *Clinopodium*, так и в других близких родах, мы описали новый род *Drymosiphon* (Мельников, 2015).

Для краткого описания и быстрого определения родов мы составили ключ, который приводим ниже.

#### Ключ для определения родов из родства *Clinopodium*

1. Между главными жилками чашечки близ её зева присутствуют более тонкие вторичные жилки ..... *Drymosiphon*  
– Между главными жилками чашечки отсутствуют вторичные жилки ..... 2
2. Цветоножки в сечении сплюснутые ..... *Ziziphora* (incl. *Acinos*)  
– Цветоножки в сечении округлые ..... 3
3. Тычинки под верхней губой расходящиеся ..... *Satureja*  
– Тычинки под верхней губой сходящиеся или параллельные ..... 4
4. Лопасты рыльца уплощенные, сильно неравные, верхняя лопасть шире и длиннее нижней, жилкование листа краспедодромное или полукраспедодромное ..... 5  
– Лопасты рыльца полукруглые, равные по ширине, равные или слегка неравные по длине, жилкование листа маргинатное ... *Micromeria*
5. Жилкование листа полукраспедодромное, многолетники .....  
..... *Clinopodium* (incl. *Calamintha*)  
– Жилкование листа краспедодромное, однолетники ..... *Antonina*

## Литература

Мельников Д.Г. Новый род *Drymosiphon* Melnikov (Lamiaceae) // Новости сист. высш. раст. 2015. Т. 46. С. 171–185.

Bentham G. Labiatae // De Candolle, A. P. de (ed.). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Paris, 1848. Т. 12. P. 212–226.

Bräuchler Ch., Meimberg H., Heubl G. Names in Old World *Clinopodium*: the transfer of the species of *Micromeria* sect. *Pseudomelissa* to *Clinopodium* // *Taxon*. 2006. Vol. 55, № 4. P. 977–981.

Bräuchler C., Meimberg H., Heubl G. Molecular phylogeny of Menthinae (Lamiaceae, Nepetoideae, Mentheae) – taxonomy, biogeography and conflicts // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2010. Vol. 55, № 2. P. 501–523.

Drew B.T., Sytsma K.J. Phylogenetics, biogeography, and staminal evolution in the tribe Mentheae (Lamiaceae) // *Amer. J. Bot.* 2012. Vol. 99, № 5. P. 933–953.

**О монотипных секциях  
в роде *Corydalis* DC. (Fumariaceae)**

М.А. Михайлова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,  
Санкт-Петербург

*MMikhailova@binran.ru; mem\_spb@mail.ru*

**On monotypic sections  
in the genus *Corydalis* DC. (Fumariaceae)**

М.А. Mikhailova

Род объединяет около 500 видов травянистых растений, произрастающих в умеренных областях Евразии и Северной Америки. Наибольшее видовое разнообразие свойственно Юго-Восточному Китаю, Тибету, Гималаям и горным системам Средней Азии. В роде преобладают многолетние травы, значительно реже встречаются двулетники и однолетники (57). Более 120 видов хохлаток обитают в крайних и предельных условиях существования на высотах 4500–6000 м над ур. м., где они адаптировались к высокой ультрафиолетовой радиации, пониженному содержанию кислорода, резким температурным колебаниям. Большинство видов произрастает в горных и равнинных лесах с избыточным увлажнением. 40 видов этих растений – склерофиты, приуроченные к конгломератам и гипсам, к сухим, каменистым, щебнистым склонам, конусам выноса. Группа скальных хохлаток невелика, ее представители предпочитают отвесные скалы, каменные лбы или скальные расщелины. Известны хохлатки и в качестве рудеральных растений.

Роду свойственно значительное разнообразие жизненных форм и специализация структур подземных органов. Это стержнекорневые многолетники, двулетники и однолетники с моноподиальным и симподиальным возобновлением, корневищно-стержнекорневые виды, корневищные, клубневые различной природы и генезиса, а также особенности строения отдельных структур цветка: рыльца и семени.

Род *Corydalis* характеризуется паракарпным гинецеем из 2 плодolistиков, верхней продолговатой завязью с 2 и более семязачатками (до 30). Столбик одиночный, верхушечный, прямостоячий 2–7 мм дл., непадающий. Рыльце верхушечное, маленькое, уплощенное в боковой плоскости, реже объемное, крайне разнообразное по форме. Оно может быть трапециевидной, ромбовидной, треугольной, шестиугольной, округлой или неправильной формы. Рыльцевая поверхность в виде простых или сдвоенных папилл (2–10) расположена апикально, латерально и базально на лопастных выростах в основании рыльца.

Чаще встречается краевое расположение папилл, реже субапикальное. Форма рыльца, количество и расположение папилл, является весомым секционным признаком.

Семена хохлаток сферической или почковидной формы 0,5–4 мм дл., 0,2–4 мм шир., 0,1–2,2 мм толщ., черного цвета. Поверхность сухих семян обычно глянцевая, реже матовая, гладкая, сетчатая или ячеистая, редко шероховатая из-за мелких выростов. Присемянники свойственны всем хохлаткам, кроме видов секций *Bipapillatae*, *Flaccidae*. Они исключительно разнообразны по форме и размерам, образуются из рафе фуникулуса, располагаются, как правило, базально, прижаты к семени или свободны. Семена могут иметь специальные выросты для прикрепления ариллуса. Выросты могут быть гладкими, бугристыми, направленными вверх или загнутыми вниз. В отличие от самих семян присемянники бесцветные, состоят из тонкостенных, прозрачных клеток, содержащих жировые включения, что позволяет отнести их к элайосомам. Большинство исследователей рассматривают появление присемянников как результат специализации в структуре семян, связанной со способом диссеминации, а именно с мирмекохорией.

Однако назначение ариллуса вероятно значительно шире. Возможно, что карункула хохлаток на протяжении своего развития может иметь несколько сменяющих друг друга функций, сначала является кладовой пластических веществ для построения семени, а после его созревания – приспособлением для планирующего полета. Это предположение основывается на том, что к моменту созревания семени клетки карункулы теряют свое содержимое, становятся совершенно пустыми, заполненными воздухом. Для высокогорных видов, обитающих на высотах 5000–6000 м над ур. м., в областях с постоянно дующими ветрами такой присемянник служит дополнительным летательным приспособлением, несколько повышающим возможность семенного возобновления в этих условиях. Учитывая, что многие виды произрастают по берегам рек, у самого уреза воды, в полосе брызг нельзя исключить роль карункулы, как приспособления для распространения семян током воды. У мезофильных видов сочный элайосомный придаток привлекает муравьев, которые и переносят семена многих хохлаток.

Строение подземных органов хохлаток, наряду с разнообразием форм рыльца и семени имеет существенное значение для систематики рода, являясь ведущими признаками для разграничения секций.

Мы выделяем в роде 49 секций, представленных разными жизненными формами, различными комбинациями секционных признаков. 11 секций из этого числа монотипные, 6 из них – с малолетниками.

### **Стержнекорневые двулетники**

Секция *Linstowiana* C.Y. Wu et Z.Y. Su, *Corydalis linstowiana* Fedde (лесные опушки, берега каналов и рек, 1300–3400 м над ур. м). Китай: западная Сычуань.

Секция *Glaucæ* Popov ex Mikhailova, *C. sempervirens* (L.) Pers. (сухие склоны, 10–1550 м над ур. м.). Канада и север США.

### **Стержнекорневые однолетники**

Секция *Aulacostigma* Lidén, *C. edulis* Maxim. (берега каналов, каменистые участки, обочины дорог, 400–1200 м над ур. м). Китай: провинции Аньхой, Фуцзянь, Ганьсу, Гуйчжоу, Хэбэй, Хэнань, Хубэй, Хунань, Цзянсу, Цзянси, Ляонин, Шаньси, Шэньси, Сычуань, Юньнань, Чжецзян.

Секция *Chinensis* (Gorovoy et Basargin) Wu et Z.Y. Su, *C. bungeana* Turcz. (обочины дорог, залежи 100–500 м над ур. м). Китай (северный, северо-восточный); Россия (Приморский край, долина р. Раздольной в окр. сел. Чернятино).

Секция *Tetragonia* Z.Y. Su et Lidén, *C. capnoides* (L.) Pers. (щебнистые, каменистые склоны, осыпи, берега рек и ручьев, галечники, 1800–2600 м над ур. м). Россия: Коми Пермский автономный округ, в ряде областей Европейской части России как заносное, Сибирь; Казахстан (хребты Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау); Кыргызстан (северный склон Киргизского хребта); Китай: Синьцзян; юго-восточная Европа (одичавшее, заносное).

Секция *Vermiculares* Z.Y. Su et Lidén, *C. brevirostrate* C.Y. Wu et Z.Y. Su, (известковые утесы, щебень в основании утесов, обочины дорог, 3000–4300 м над ур. м). Китай: южный Цинхай, северо-западная Сычуань, северо-восточный Тибет.

### **Клубневые многолетники**

Секция *Duplotuber* Ryberg, *C. decumbens* (Tumb.) Pers. (горные склоны, обочины дорог, морское побережье, 100–300 м над ур. м). Китай, провинции: Аньхой, Фуцзянь, Хубэй, Хунань, Цзянси, Цзянсу, Чжецзян, Шаньси, Гуанси-Чжуанский авт. Район, Тайвань; Корея; Япония: (о-ва Рюкю и Кюсю).

Секция *Ceratotuber* Popov ex Z.Y. Su et C.Y. Wu, *Corydalis buschii* Nakai (сырые и временно переувлажненные долинные ясенево-луговые леса, сырые луга). Россия: Дальний Восток (Южное Приморье); Китай: Цзилинь (Гирин); Корея; Япония.

### **Корневищные многолетники**

Секция *Flaccidae* C.Y. Wu, *C. flaccida* Hook. f. et Thoms. (подлесок субальпийских пихтовых и рододендровых лесов, 3100–4200 м над

ур. м). Непал; Индия: Сикким; Бутан; Китай: юго-восточный Тибет, юго-западная Сычуань; северо-западная Юньнань; Мьянма.

Секция *Rupifragae* C.Y. Wu et Z.Y. Su, *C. rupifraga* C.Y. Wu et Z.Y. Su. Этот особенный вид известен только по типовым образцам (речные известковые утесы, 2800 м над ур. м). Китай: центральная Юньнань.

### **Стержнекорневые многолетники**

Секция *Capnogorium* (Bernhardi) Endlicher, *C. nobilis* (L) Pers. (каменистые склоны, тенистые ложбины, кустарниковые заросли, расщелины скал; 1500–2000 м над ур. м). Россия: Алтай; Казахстан: (Зайсанская котловина, хребты Саур, Тарбагатай); Китай: северный Синьцзян.

Преобладание среди монотипных секций монокарпиков не случайно, если рассматривать эти секции как крайнее выражение структурного разнообразия в реализации тенденций развития рода. Эволюционная продвинутость двулетников и однолетников выразилась в резком ускорении жизненного цикла, в интенсификации смены поколений. Для малолетников характерна исключительная морфологическая пластичность и широкая норма реакции, которая позволяет им быстро реагировать на изменение среды обитания, успешно расселяться, увеличивая ареал.

Однолетние и двулетние хохлатки чаще встречаются на нарушенных местообитаниях: вырубках, пожарищах, обочинах дорог, железнодорожных насыпях, полях, пастбищах, карьерах, берегах оросительных каналов.

Ареалы большинства азиатских монотипных секций находятся в зонах повышенной сейсмической активности. Возможно, не следует говорить о прямом влиянии этих территорий на процессы формообразования, но отметить это стоит.

**Реконструкция внутривидовой генеалогии  
высокоизменяемых последовательностей ITS1-5,8S-ITS2  
с помощью метода статистической парсимонии**

Ю.В. Михайлова

*Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН,*

*Санкт-Петербург*

*YMikhaylova@binran.ru*

**Reconstruction of intraspecific genealogy  
of highly polymorphic sequences of ITS1-5,8S-ITS2  
using the method of statistical parsimony**

Yu.V. Mikhailova

Для анализа внутривидовой изменчивости нуклеотидных последовательностей затруднительно использовать методы филогенетического анализа, такие как метод парсимонии, объединения соседей или максимального правдоподобия. Из-за одновременного сосуществования разных поколений, рекомбинации и гибридизации взаимоотношения между последовательностями некорректно представлять в виде дихотомически ветвящегося дерева. Для выявления внутривидовой генеалогии используют сети гаплотипов, которые позволяют включать в графические модели циклы (Posada, Crandall, 2001). Одним из методов построения внутривидовой сети гаплотипов является метод статистической парсимонии, реализованный в программе TCS (Clement et al., 2000).

Нами был получен набор данных по внутривидовой изменчивости последовательностей ITS1-5,8S-ITS2 (района ITS) растения *Silene acaulis* (L.) Jacq. (Caryophyllaceae). Этот аркто-альпийский вид имеет обширный дизъюнктивный ареал и является важным объектом для филогеографических исследований (Михайлова и др., 2010; Gussarova et al., 2015). Реконструкция генеалогии последовательностей ITS1-5,8S-ITS2 данного вида затруднена в связи с высокой изменчивостью. Нашей целью было подобрать условия для реконструкции максимально информативной сети гаплотипов ITS.

Основной набор данных включал 48 последовательностей *S. acaulis* (GenBank KM011912-960; Михайлова, 2016) и одну последовательность *Silene nutans* L. (GenBank DQ059408; Cotrim, 2001) в качестве внешней группы. Последовательности были выровнены с помощью алгоритмов ClustalW и Muscle в программе MEGA 6.06 (Tamura et al., 2013). Сети гаплотипов строились в программе TCS 1.21.

Выравнивание основного набора данных составило 630 сайтов с учётом единичных делеций. 50 положений выравнивания были переменными, из которых 25 – парсимоничны. Во многих положениях, где

находились парсимоничные сайты, были неоднозначно прочтённые нуклеотиды, что свидетельствует о присутствии в образцах двух матриц ДНК. Такие сайты также называются полиморфными. Эти сайты значительно затрудняют анализ, а программой TCS они распознаются как отсутствующие данные. При анализе ITS района *S. acaulis* большинство гаплотипов были синглтонами, т.е. их встречаемость была равна 1. Мы предположили, что большое количество полиморфных сайтов создавало «шум» при анализе. Чтобы этого избежать было применено две альтернативные стратегии. Первая представляла собой избавление от полиморфных позиций путём удаления из выравнивания всех полиморфных сайтов. В результате редуцированное выравнивание составило 606 позиций, 27 из которых вариабельны, а 10 парсимоничны. Другой подход представляет собой замену полиморфной позиции на соответствующую двойную. Например, вместо полиморфного сайта «У» мы ставим в выравнивание цитозин и тимин. Сайты с однозначно читаемыми нуклеотидами в этих положениях просто удваиваются. Такой подход показал хорошие результаты для анализа гибридных пионов (Punina et al., 2012). Выравнивание, модифицированное таким образом, составило 656 позиций, из которых 76 было вариабельно, из них 49 парсимонично. Мы предполагали, что модификация полиморфных сайтов позволит не только избежать «шума», но и поможет построить более информативную сеть.

В результате оказалось, что замена полиморфных сайтов на два нуклеотида не улучшает результаты анализа. Число единичных гаплотипов было сравнимо с общим числом последовательностей. Для анализа генеалогии важными параметрами является положение гаплотипа в сети и его частота, т.е. встречаемость. Поэтому преобладание синглтонов затрудняет интерпретацию полученного результата. С одной стороны, это может быть отражением долговременной изоляции вида в разных географических зонах, но для *S. acaulis* это не подтверждается при анализе другими методами (Михайлова и др., 2010; Gussarova et al., 2015).

Наилучший результат был получен при исключении из анализа всех сайтов с полиморфными позициями. 49 последовательностей района ITS распределились по 28 гаплотипам. Гаплотип с самой высокой встречаемостью (13) был распространён на севере и юге Европы, в Гренландии и на Урале. Он был соединён с другими европейскими гаплотипами. Американские гаплотипы формировали две подсети, разделёнными северо-европейскими гаплотипами. Концевые удалённые от центра сети гаплотипы наблюдались у отдельных популяций с острова Ньюфаундленд, полуострова Аляска и горных районов канадской провинции Британская Колумбия. Это может являться маркером долговременного изолированного существования этих популяций.



Внешняя группа связывалась с гаплотипом из популяций острова Западный Шпицберген и Карпатских гор. Центральное и положение в сети занимали европейские гаплотипы, что свидетельствует в очередной раз о европейском центре происхождения данного вида, который позже расселялся в Северную Америку.

Таким образом, высокая вариабельность нуклеотидных последовательность может затруднять реконструкцию внутривидовой филогении. Положения, в которых содержится большое количество полиморфных сайтов, по-видимому, не несут филогеографическую информационную нагрузку, а являются горячими точками мутаций. Для реконструкции внутривидовой генеалогии методом статистической парсимонии переизбыток информации может быть не менее критичен, чем её недостаток, поэтому лучшие результаты получаются при удалении сайтов с полиморфными позициями.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 15-04-06438 и 16-34-01024 мол\_а и, частично, программе «Динамика генофондов». Особую благодарность авторы выражают коллекторам растительного материала и кураторам гербарных коллекций.

### Литература

Михайлова Ю.В., Гусарова Г.Л., Брехман К. Молекулярная изменчивость и филогеография смолевки бесстебельной *Silene acaulis* (L.) Jacq. (Caryophyllaceae) на севере Европы и архипелага Шпицберген // Экол. генетика. 2010. Т. 8, № 3. С. 52–60.

Михайлова Ю.В. Таксономическое положение и филогеография арктоальпийского вида *Silene acaulis* (L.) Jacq (Caryophyllaceae): дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2016. 211 с.

Clement M., Posada D., Crandall K.A. TCS: a computer program to estimate gene genealogies // Mol. Ecol. 2000. Vol. 9. P. 1657–1659.

Cotrim H.M.C. Molecular systematics of *Silene* section *Siphonomorpha* Otth – a conservation perspective: PhD thesis. Lisbon, 2001. 194 p.

Gussarova G., Allen G.A., Mikhaylova Y. et al. Vicariance, long-distance dispersal, and regional extinction-recolonization dynamics explain the disjunct circumpolar distribution of the arctic-alpine plant *Silene acaulis* // Amer. J. Bot. 2015. Vol. 102, N 10. P. 1703–1720.

Posada D., Crandall K.A. Intraspecific gene genealogies: Trees grafting into networks // Trends Ecol. Evol. 2001. Vol. 16. P. 37–45.

Punina E.O., Machs E.M., Krapivskaya E.E. et al. Interspecific hybridization in the genus *Paeonia* (Paeoniaceae): polymorphic sites in transcribed spacers of the 45s rRNA genes as indicators of natural and artificial peony hybrids // Russian Journ. Genet. 2012. Vol. 48, N 7. P. 684–697.

Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Mol. Biol. Evol. 2013. Vol. 30. P. 2725–2729.

**Новая классификация зеленых микроводорослей  
родов *Tetracystis* и *Spongiococcum* (Chlorophyta)  
на основе данных морфологии и 18S-рРНК филогении**

С.В. Москаленко, А.Д. Темралеева, Д.Л. Пинский  
Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения  
РАН, Пущино  
moskalenkosvetlana@yandex.ru

**A new classification of green microalgae of the genera  
*Tetracystis* and *Spongiococcum* (Chlorophyta) on the basis of  
data of morphology and 18S-rRNA phylogeny**

S.V. Moskalenko, A.D. Temraleeva, D.L. Pinsky

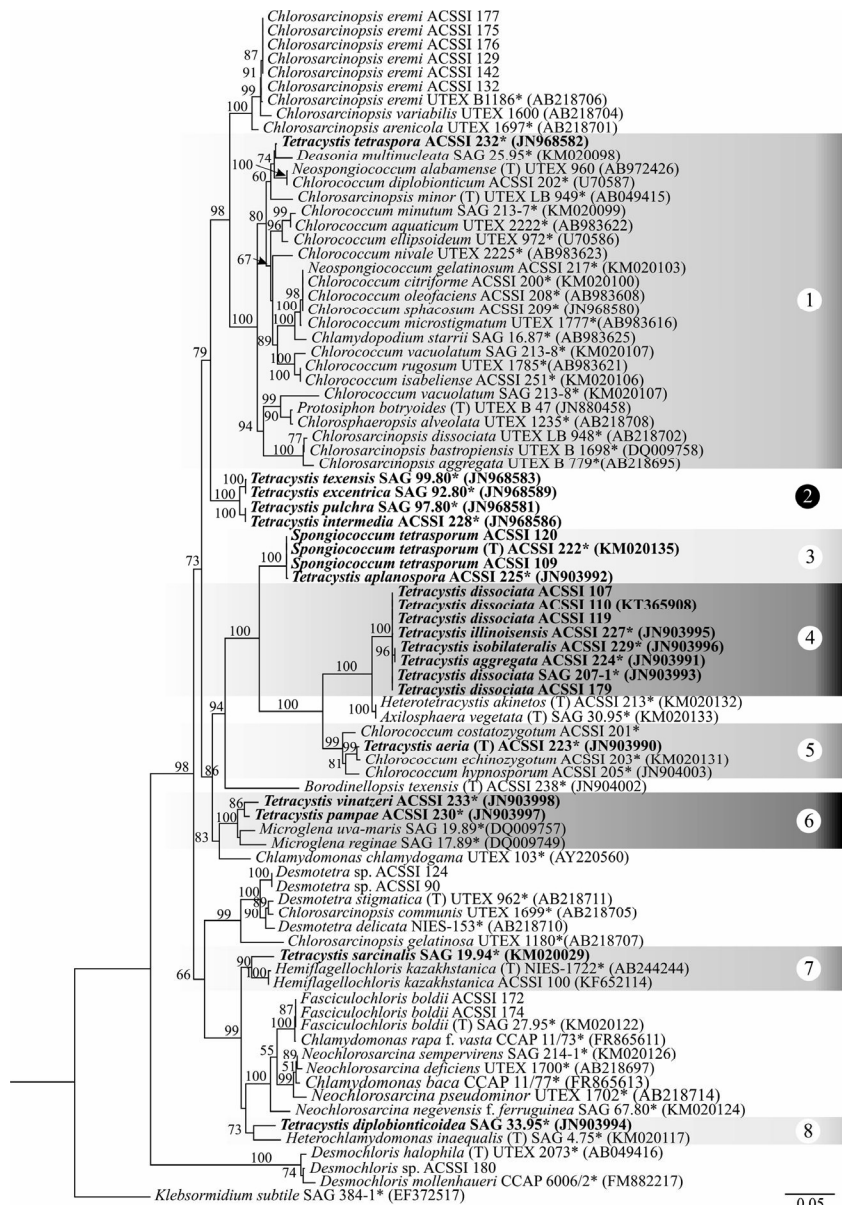
Порядок Chlorosarcinales (Groover, Bold, 1969), ранее известный как Chlorosphaerales (Herndon, 1958), объединял зеленые водоросли способные к особому типу вегетативного деления – десмосхизису, в результате которого образуются различные клеточные комплексы. Деление на семейства внутри порядка основывалось на строении клеточных покровов зооспор, где главным признаком являлось наличие или отсутствие жесткой клеточной стенки. Водоросли с «жесткими» зооспорами вошли в семейство Tetracystidaceae, с «голыми» – в семейство Chlorosarcinaceae (Андреева, 1998). Классификация водорослей внутри семейств и родов осуществлялась на основе различий в строении клеточных пакетов и зооспор, типе хлоропласта и пиреноида. С развитием молекулярно-генетических методов стало ясно, что порядок Chlorosarcinales является искусственным, а многие его роды, такие как *Chlorosarcinopsis*, *Neochlorosarcina*, *Planophila*, *Tetracystis* – полифилетичными (Friedl, O’Kelly, 2002; Watanabe et al., 2006). Тем не менее, исследований, посвященных системному анализу и детальной ревизии сарциноидных зеленых микроводорослей, в последние годы не проводилось. Поэтому целью настоящей работы стало изучение и классификация зеленых микроводорослей родов *Tetracystis* и *Spongiococcum* на основе данных морфологии и 18S рРНК-филогении.

Объектами исследования стали шесть аутентичных штаммов зеленых микроводорослей рода *Tetracystis* (*T. aplanospora* ACSSI 225, *T. illinoisensis* ACSSI 227, *T. intermedia* ACSSI 228, *T. isobilateralis* ACSSI 229, *T. pampae* ACSSI 230, *T. vinatzeri* ACSSI 233), один аутентичный штамм рода *Spongiococcum* (*S. tetrasporum* ACSSI 222). Кроме того, из каштановой почвы Волгоградской области были выделены четыре диких штамма *T. dissociata* (ACSSI 107, 110, 119, 179) и два штамма *S. tetrasporum* (ACSSI 109, 120). Все исследованные штаммы

были получены из Альгологической коллекции Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН ACSSI (<http://acssi.org>). Для оценки влияния условий культивирования на морфологию зеленых микроводорослей (тип хлоропласта, структуру клеточных комплексов) все аутентичные штаммы выращивали на твердых питательных средах Bristol и Bold 3N с 1 и 2%-ным содержанием агара при температуре +25 °С, освещенности 2000 Лк и фотопериоде 12 ч. Изучение морфологии культур проводили методами световой микроскопии с помощью микроскопа Leica DM750 (Германия) через 3–4, 6–7 и 10 недель роста. Результаты наблюдений документировали рабочими рисунками и фотографиями, снятыми с помощью цветной цифровой камеры «Видеозавр» (Россия). Для таксономической идентификации проводили прижизненную цитохимическую реакцию на крахмал, используя раствор Люголя. Собственные наблюдения за морфологией штаммов сравнивали с описаниями тех же видов у других авторов (Arce, Bold, 1958; Deason, 1959; Anderson, Nichols, 1968; Андреева, 1998; Massalski et al., 2001).

ДНК выделяли из биомассы зеленых микроводорослей с помощью набора DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, США), следуя протоколу производителя. При амплификации использовали готовую смесь для ПЦР Screen Mix-HS (Евроген, Россия). Детекцию целевых ПЦР-продуктов проводили электрофоретически в 1%-ном агарозном геле. Для очистки ампликонов из геля применяли набор Cleanup Mini (Евроген, Россия). Секвенирование нуклеотидных последовательностей осуществляли на базе ЗАО «Синтол» (Россия). Для проведения молекулярно-генетического анализа была составлена выборка из 85 последовательностей гена 18S рРНК штаммов микроводорослей, способных к десмосхизису, и их ближайших родственников, которая включала собственные данные и данные GenBank. Выравнивание нуклеотидных последовательностей выполняли в программе BioEdit по алгоритму ClustalW. Для выбора модели нуклеотидных замен использовали программу jModelTest. Реконструкцию филогенетических взаимосвязей осуществляли методом максимального правдоподобия (ML) в программе PhyML. В качестве внешней группы выбрали представителя отдела Charophyta – *Klebsormidium subtile*. Статистическая поддержка топологии дерева была оценена с помощью бутстреп-анализа (1000 повторностей) и указана в узлах ветвей. Вычисление генетических дистанций проводили в программе MEGA 6.06.

На филогенетическом древе представители рода *Tetracystis* с высокой степенью поддержки вошли в состав восьми разных клад (рис. 1). При этом типовой вид рода – *T. aeria* – кластеризовался обособленно.



**Рис. 1. Укорененное филогенетическое дерево сарциноидных зеленых микроводорослей, построенное методом максимального правдоподобия (ML), на основе последовательностей гена 18S рРНК (1756 п.н.)**

В качестве меры поддержки узлов дерева указаны бутстреп-значения ML; значения < 50% не показаны. Модель нуклеотидных замен: GTR+I+G. Жирным шрифтом выделены штаммы родов *Tetracystis* и *Spongiooocum*. Звездочкой отмечены аутентичные штаммы, (T) – означает типовой вид.

Ниже приводим описание выделенных групп.

**Клада 1:** аутентичный штамм *T. tetraspora*, который со 100%-ной поддержкой вошел в кладу *Stephanosphaerina* (= порядок *Protosiphonales*). Данный вид отличается массивным типом хлоропласта, который по нашим наблюдениям, скорее центральный, чем пристенный.

**Клада 2:** аутентичные штаммы *T. texensis*, *T. excentrica*, *T. pulchra* и *T. intermedia*. Все члены данной группы характеризуются способностью к гиперсинтезу липидов и вторичных каротиноидов, а также неравномерному утолщению клеточной оболочки. При исследовании штаммов *T. pulchra* и *T. intermedia* было обнаружено, что они не имеют морфологических и генетических различий и могут быть объединены в один вид. Межвидовые генетические различия другой пары *T. texensis* и *T. excentrica* составляют 0,1%, что также может указывать на принадлежность штаммов к одному виду. Отличие состоит в морфологии хлоропласта: у *T. texensis* он тонкий, часто исчерченный и глубоко лопастной, у *T. excentrica* – довольно массивный, сплошной, точечно-гранулированный (Андреева, 1998). Данные штаммы отсутствуют в фонде коллекции ACSSI и нами не наблюдались, но требуют тщательной морфологической идентификации.

**Клада 3:** аутентичные и дикие штаммы *T. aplanospora* и *S. tetrasporum* сгруппировались со 100%-ной статистической поддержкой и образовали кладу *Spongiococcum*. Согласно нашим наблюдениям, штаммы *S. tetrasporum* и *T. aplanospora*, которые согласно первоописаниям имеют разный тип хлоропласта (центральный в первом случае и пристенный во втором), на разных питательных средах имеют сходную морфологию. Хлоропласт вегетативных клеток у 3–4-х недельных культур был центральным, губчатым; к 6–7 неделе происходило заполнение полостей внутри хлоропласта и сильное растрескивание поверхности, в результате чего образовался центральный, звездчатый хлоропласт. Наличие центрального хлоропласта у *T. aplanospora* отмечается впервые; в литературе он описан как пристенный, полый (Arce, Bold, 1958) и массивный, с глубокими щелями (Андреева, 1998). Данный вид необходимо перенести из рода *Tetracystis* в род *Spongiococcum*.

**Клада 4:** аутентичные и дикие штаммы *T. aggregata*, *T. illinoisensis*, *T. isobilateralis* и *T. dissociata*, которых объединяет сходная морфология: пристенный хлоропласт, чашевидный, шаровидный, с радиальными щелями; один центральный или слегка эксцентричный крупный пиреноид; клеточная оболочка способная к утолщению; зооспоры яйцевидной или цилиндрической формы со жгутиками равными длине клетки или в 1,5 раза ее длиннее. Генетических различий между *T. aggregata* и *T. isobilateralis* не было обнаружено. Основное различие между культу-

рами состоит в типе хлоропласта: у *T. aggregata* – чашевидный, массивный, часто с широкими радиальными щелями; *T. isobilateralis* – массивный, без щелей, с легкой крапчатой структурой (Андреева, 1998). Наблюдения показали, что хлоропласт *T. isobilateralis* может быть чашевидным, шаровидным, со щелевидным отверстием или радиальными щелями. Таким образом, мы предполагаем, что *T. aggregata* и *T. isobilateralis* являются одним видом.

**Клада 5**, в которую вошел типовой вид рода *Tetracystis* – *T. aeria* совместно с тремя аутентичными штаммами из полифилетического коккоидного рода *Chlorococcum* (*C. echinozygotum*, *C. costatozygotum*, *C. hypnosporum*). Межвидовые различия составляют 0,3–1,7%. Требуется уточнение морфологии штаммов данной группы, особенно способности к десмосхизису у видов рода *Chlorococcum*. Клада соответствует роду *Tetracystis*.

**Клада 6**: виды *T. pampae* и *T. vinatzeri*, которые группировались с монадными водорослями в кладу *Microglena*. Оба вида были способны к образованию многоклеточных пакетов, к накоплению крахмала и синтезу липидов. Хлоропласт в зрелых вегетативных клетках был пристенный (шаровидный или чашевидный) или центральный. Штаммы обладали одинаковой физиологической адаптацией: к 6–10 неделям культивирования на более богатых или более плотных средах (Bristol с 2%-ым агаром, Bold 3N с 1%-ным и 2%-ным агаром) хлоропласт заполнял всю полость клетки и становился центральным. Межвидовые различия нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК составляли 1,1%.

**Клада 7**: аутентичный штамм *T. sarcinalis*, который кластеризовался с водорослью *Hemiflagellochloris kazakhstanica*, способной формировать клеточные пакеты и анизоконтные зооспоры. Межродовые различия нуклеотидных последовательностей составили 2,3%. Принадлежность данного вида к роду *Tetracystis* вызывала сомнения и ранее на основе данных морфологии (Андреева, 1998). Требуется дополнительная идентификация и переописание штамма.

**Клада 8**: еще один вид *T. diplobionticoidea* кластеризовался с умеренной статистической поддержкой с типовым видом рода *Heterochlamydomonas* – *H. inaequalis*, генетические различия между которыми составили 2,4%. Первоописание *T. diplobionticoidea* отличается от последующего изучения типового штамма (Андреева, 1998), что может быть связано с различными условиями культивирования. Данный штамм отсутствует в фонде коллекции ACSSI и нами не наблюдался, но требует тщательной повторной морфологической идентификации.

Таким образом, род *Tetracystis* является полифилетичным и должен быть пересмотрен. Способность к десмосхизису не может являться надежным диакритическим признаком, позволяющим разделять таксоны на уровне порядка. Вероятно, данный тип вегетативного деления возник независимо в разных филогенетических линиях зеленых микроводорослей. При построении новой системы родов *Tetracystis* и *Spongiococcut* недостаточно ограничиваться данными морфологии, которые, как было экспериментально доказано, зависят от условий культивирования: состава и плотности питательной среды, длительности культивирования. Тем не менее, применение гена 18S рРНК для разделения близкородственных таксонов может быть неуспешно, требуется использование более переменных молекулярных маркеров, таких как пластидные гены *rbcL*, *tufA*, спейсер ITS2.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-43-00797 мол\_а.

## **Perianth evolution in Ranunculales**

S. Nadot<sup>1</sup>, H. Sauquet<sup>1</sup>, F. Jabbour<sup>3</sup>, B. Domenech<sup>4</sup>, C. Damerval<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Laboratoire Ecologie, Systématique, Evolution, Univ. Paris-Sud,  
AgroParisTech, CNRS UMR 8079, Orsay,  
France*

*sophie.nadot@u-psud.fr*

<sup>2</sup>*CNRS, UMR 0320/UMR 8120, Génétique Quantitative  
et Evolution – Le Moulon, Gif-sur-Yvette,  
France*

<sup>3</sup>*Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité,  
ISYEB – UMR 7205 – CNRS, MNHN, UPMC, EPHE,  
Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Universités,  
Paris, France*

<sup>4</sup>*Institut de recherche en biologie végétale, Biodiversity Centre,  
Montreal, Canada*

## **Эволюция околоцветника в порядке Ranunculales**

С. Надо, Э. Соке, Ф. Жаббур, Б. Доменек, К. Дамерваль

Angiosperms are characterised by one of the most striking evolutionary novelties of land plants, the flower, which presents an extraordinary diversity in shape, size and colour in relation with pollination, a key step in the life cycle of flowering plants. This evolutionary novelty accounts for the fact that angiosperms are by far the most successful clade of land plants. In most angiosperm species flowers possess a differentiated perianth composed of sepals and petals, but a significant number of species displays an undifferentiated perianth composed of a single category of organs, called tepals. The order Ranunculales is one of the few orders that includes species with either a differentiated or an undifferentiated perianth. This order is the first diverging order within eudicots (the largest clade of angiosperms), it is therefore a key group to understand the evolution of the flower.

Progress has been made towards the elucidation of phylogenetic relationships in the Ranunculales, providing now a relatively robust framework to address the key issue of the ancestral vs. derived nature of a differentiated perianth within the order as a whole. Here, we present ancestral state reconstructions for several perianth characters including perianth differentiation, symmetry, shape of petals and presence/absence of nectaries, with a focus on two major families of the order, Ranunculaceae and Papaveraceae. The results are discussed with regard to evo-devo studies focused on identifying genes involved in floral organs identity (the so-called ABC model) and floral symmetry in Ranunculales.



**Опыт применения сканирующего  
электронного микроскопа при изучении термофильных  
буковых (Fagaceae): значение для палеоэкологических  
и палеогеографических реконструкций Востока Азии**

Н.Н. Нарышкина

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН,*

*Владивосток*

*naryshkina.natali@gmail.com*

**Experience of use of scanning electron microscope in research  
of termophilic Fagaceae: importance for paleoecological  
and paleogeographic reconstructions of East Asia**

N.N. Naryshkina

Видовая диагностика пыльцевых зерен является важнейшей задачей палеопалинологии кайнозоя. Филогенетическая связь таксонов из разновозрастных спорово-пыльцевых спектров может быть установлена лишь посредством корректных и точных ботанических видовых определений (Покровская, 1966; Жилин и др., 2005). Один из методов, помогающий достичь этих целей – электронная микроскопия, в том числе сканирующий электронный микроскоп (СЭМ), с каждым годом все шире используется палинологами. Описание морфотипов пыльцевых зерен различных таксонов уже невозможно без детального изучения скульптуры спородермы с помощью СЭМ. Выявление особенностей ультраскульптуры спородермы современной пыльцы с помощью электронной микроскопии позволяет точно диагностировать систематическую принадлежность дисперсной пыльцы. В последнее время сканирующий электронный микроскоп все чаще используется и для определения таксонов в спорово-пыльцевых спектрах. Применение электронной микроскопии при анализе спорово-пыльцевых спектров из голоценовых отложений позволяет проводить видовую диагностику ископаемых пыльцевых зерен. Это дает возможность проследить динамику видового состава лесов в прошлом и роль отдельных видов в них на определенной территории. Детальное исследование пыльцы семейства Fagaceae представляет интерес, как для современных ботаников, так и для палеопалинологов. Пыльцевые зерна термофильных буковых (Fagaceae) *Castanopsis* (D. Don) Spach, *Lithocarpus* L. и *Quercus* L. широко представлены в палинологических спектрах Востока Азии и играют важную роль в палеоклиматических реконструкциях прошлого. К сожалению, на светооптическом уровне дисперсные пыльцевые зерна *Quercus*, *Castanopsis* и *Lithocarpus* зачастую определяются

только до группы родов, а в некоторых случаях – до рода. Однако экологическая избирательность у различных видов в пределах даже одного из рода термофильных буковых (Fagaceae) чрезвычайно разнообразна (от долинных до горных поясов, а также дождевые леса тропиков). Поэтому такое объединение пыльцевых зерен разных родов в один морфотип затрудняет разработку палеоклиматических реконструкций.

Успешное применение СЭМ при изучении спорово-пыльцевых спектров из голоценовых отложений Японского моря позволило нам провести палиноморфологические исследования. Так, были изучены ископаемые пыльцевые зерна *Quercus* из некоторых слоев голоценовых отложений глубоководных колоннок, отобранных в глубоководной зоне южной части Японского моря (J3) и шельфовой зоне Восточно-Корейского залива (2747). В результате, по основным морфологическим признакам, выделено шесть типов пыльцевых зерен – четыре (I–IV) отнесены к листопадным дубам и два (V, VI) – к вечнозеленым (Naryshkina, Evstigneeva, 2009). Однако такая диагностика, была бы невозможна без изучения пыльцевых зерен современных представителей этого рода. Поэтому, в ходе работы была исследована пыльца 24 видов восточноазиатских представителей рода *Quercus*. Описаны и систематизированы скульптурные элементы спородермы и установлены основные типы скульптуры: для пыльцы подрода *Quercus* (исключительно листопадные дубы) характерна бородавчатая скульптура; для подрода *Heterobalanus* (вечнозеленые жестколистные дубы) – микроморщинистая; для подрода *Cyclobalanoides* (вечнозеленые дубы) – гранулярная. Выделены 10 типов скульптуры пыльцевых зерен, которые можно использовать при диагностике ископаемой дисперсной пыльцы рода *Quercus*. Среди них выделены моноциты, которые позволяют диагностировать пыльцу на видовом уровне – *Q. dentata*-тип, в который входит исключительно *Q. dentata*, *Q. serrata*-тип, *Q. variabilis*-тип – *Q. variabilis* (Naryshkina, Evstigneeva, 2009; Нарышкина, 2013, 2015). Именно выделенные типы и позволили провести более точную диагностику ископаемых пыльцевых зерен. Кроме того, полученные данные позволили рассмотреть историю участия различных видов дубов в растительности побережий северо-востока Корейского полуострова, юго-западного Хонсю и южного Приморья в раннем, среднем и в конце голоцена. Установлено, что в раннем голоцене доминировали *Q. mongolica* и *Q. serrata*, а роль *Q. dentata* и *Q. variabilis* была незначительна. В лесах этого времени, кроме листопадных пород, на юго-западном побережье острова Хонсю появляются, хотя и незначительном количестве, вечнозеленые дубы *Q. glauca*, *Q. gilva* и *Q. sessilifolia*. В среднем голоцене участие *Q. mongolica* и *Q. serrata* несколько пада-

ет, в то время как значение *Q. dentata* увеличивается, а *Q. variabilis* остается неизменным. В лесах на побережье Восточно-Корейского залива принимают участие также и вечнозеленые дубы *Q. sessilifolia* и *Q. glauca*. По всей вероятности, на этом этапе граница распространения вечнозеленых лесов сместилась к северу. С позднего голоцена участие дубов в растительном покрове в целом сокращается, среди них преобладают *Q. mongolica* и *Q. serrata* (Evstigneeva, Naryshkina, 2012, 2013; Нарышкина 2013).

Кроме пыльцевых зерен рода *Quercus*, с помощью СЭМ из голоценовых отложений южной части Японского моря (J-3) были изучены и дисперсные пыльцевые зерна подсемейства Castaneoideae. В результате выделено четыре типа ископаемых пыльцевых зерен подсемейства Castaneoideae: I тип – определен до вида как *Castanopsis cuspidata*; II тип отнесен к роду *Castanopsis*; III тип к роду *Lithocarpus* и четвертый тип (IV) – определен только до подсемейства (Castaneoideae-тип) (Нарышкина, Евстигнеева, 2015). Для сравнительного анализа была изучена пыльца некоторых современных видов Castaneoideae: девять видов рода *Castanopsis*, восемь видов *Lithocarpus* и два вида близкого рода *Castanea*. Выявлено, что для изученных пыльцевых зерен Castaneoideae большое таксономическое значение имеет размер, форма пыльцевого зерна, но более важную роль имеет размер, форма и распределение по поверхности скульптурных элементов, формирующих поверхность спородермы (Нарышкина, 2016). Идентификация *C. cuspidata* подтверждает мнение многих авторов (Yasuda, 1978; Miyoshi, Norimichi, 1986; Tsukada, 1986, 1988; Верховская и др., 1992; Kong, 1994) о том, что в голоцене на побережье о. Хонсю листопадные широколиственные леса вытесняются вечнозелеными, образованными преимущественно представителями *Castanopsis*. В это время климат становится мягче, зимы теплее. Более равномерное поступление солнечной радиации по сезонам приводит к снижению годовой амплитуды температур: июльские температуры несколько снижаются, а январские – увеличиваются. По мнению М. Цукада (Tsukada, 1988), увеличение в спектрах участие пыльцы *Castanopsis* на о. Хонсю фиксируется только после 7000 л.н., что связано с адаптацией *Castanopsis* к несколько более теплым условиям зимой (Tsukada, 1986, 1988). На территории юга и юго-запада Японии увеличение концентрации пыльцы *Castanopsis* зарегистрировано в раннем голоцене 7500 тыс. лет назад (Tsukada, 1988), далее в период 4000–2000 тыс. лет назад происходила миграция *Castanopsis* в северные территории, например о. Хонсю (Евстигнеева, 2006; Evstigneeva, Naryshkina, 2010). В западной части Японских о-ов на протяжении всего голоцена процентное участие

каштановых невелико (Miyoshi, Norimichi, 1986). Определенные нами с помощью СЭМ ископаемые пыльцевые зерна некоторых термофильных буковых позволяют сделать предположение, что в лесах южной части побережья Японского моря в суббореальную фазу голоцена были широко распространены виды *Castanopsis*, в том числе *C. cuspidata*, а также заметное участие принимал род *Lithocarpus*. Таким образом, наши исследования показывают, что применение сканирующего электронного микроскопа при анализе спорово-пыльцевых спектров из голоценовых отложений помогают комплексно решать ряд сопряженных научных задач в области систематики, филогении и морфологии растений, а также рассматривать биогеографические и экологические аспекты.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты 15-04-07823, 16-0401241).

### Литература

Верховская Н.Б., Горбаренко С.А., Черепанова М.В. Изменения природной среды юга Японского моря и прилегающей суши в конце плейстоцена – голоцене // Тихоокеанская геология. 1992. № 2. С. 12–21.

Евстигнеева Т.А. Климат и растительность южного побережья Японского моря в голоцене (по палинологическим данным). Автореф. дис. ... канд. географ. наук. Владивосток, 2006. 22 с.

Жилин С.Г., Тарасевич В.Ф., Токарев П.И. О некоторых важных проблемах четвертичной палинологии // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 9. С. 1465–1469.

Покровская И.М. Методика камеральных работ // Палеопалинология. Т. 1. Л.: Недра, 1966. С. 32–61.

Нарышкина Н.Н. Морфология современной и ископаемой пыльцы некоторых видов рода *Quercus* L. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2013. 23 с.

Нарышкина Н.Н. Морфология пыльцы восточноазиатских представителей рода *Quercus* (Fagaceae) // Ботан. журн. 2015. Т. 100, № 9. С. 873–885.

Нарышкина Н.Н., Евстигнеева Т.А. Пыльца Castaneoideae из голоценовых отложений южной части японского моря // Современная микропалеонтология. Сборник трудов XVI Всероссийского микропалеонтологического совещания. Калининград, 2015. С. 385–388.

Нарышкина Н.Н. Морфология пыльцевых зерен некоторых видов термофильных буковых (Fagaceae) // Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн. / Ботан. сад-институт ДВО РАН. Владивосток, 2016. Вып. 15. С. 54–56. URL: <http://www.botsad.ru/media/oldfiles/journal/number15/bull-2016-vyp-15.pdf>.

Евстигнеева Т.А., Нарышкина Н.Н. The Holocene climatic optimum at the Southern coast of the Sea of Japan // Paleontol. J. 2010. Vol. 10. P. 1262–1269.

*Evstigneeva T.A., Naryshkina N.N.* Holocene vegetation changes on the north-eastern coast of the Korean Peninsula based on the palynological data // *Acta Palaeobot.* 2012. Vol. 52, No 1. P. 147–155.

*Evstigneeva T.A., Naryshkina N.N.* Mid-Holocene vegetation and environments on the northeastern coast of the Korean peninsula // *Botanica Pacifica.* 2013. Vol. 2, No 1. P. 27–34.

*Kong W.S.* The vegetation history of Korea during the Holocene Period // *Korean J. Quarter. Res.* 1994. Vol. 8, № 1. P. 9–22.

*Miyoshi N., Norimichi Y.* Late Pleistocene and Holocene vegetational history of the Ohnuma moor in the Chugoku mountains, western Japan // *Rev. Paleobot. Palynol.* 1986. Vol. 46. P. 355–376.

*Naryshkina N.N., Evstigneeva T.A.* Sculpture of pollen grains of *Quercus* L. from the Holocene of the South of the Sea of Japan // *Paleontol. J.* 2009. Vol. 10. P. 1309–1315.

*Tsukada M.* Vegetation in prehistoric Japan: the last 20,000 years // R.J. Pearson (ed.). *Windows on the Japanese past: studies in archeology and prehistory.* Michigan: Univ. Michigan, 1986. P. 11–56.

*Tsukada M.* Japan // Huntley B., Webb T. (eds.). *Vegetation history.* Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. P. 459–518.

*Yasuda Y.* Prehistoric environment in Japan. Palynological approach // *Sci. Reports Tohoku Univ. Seventh series (geography).* 1978. Vol. 28, № 2. P. 117–281.

**Филогенетические связи жизненных форм  
и архитектурных модулей бореальных видов ив подродов  
*Salix* и *Vetrix* (Salicaceae)**

О.И. Недосеко<sup>1</sup>, В.П. Викторов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Арзамасский филиал ННГУ имени Н.И. Лобачевского,

Арзамас

*nedoseko@bk.ru*

<sup>2</sup> Московский педагогический государственный университет, Москва

**Phylogenetic relations of life forms  
and architectural modules of boreal willows of subgenera  
*Salix* and *Vetrix* (Salicaceae)**

O.I. Nedoseko, V.P. Viktorov

Жизненные формы и архитектурные модули были изучены у 15 бореальных видов ив подродов *Salix* (*S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. fragilis* L., *S. alba* L.) и *Vetrix* (*S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. aurita* L., *S. starkeana* Willd., *S. viminalis* L., *S. dasyclados* Wimm., *S. lapponum* L., *S. acutifolia* Willd., *S. rosmarinifolia* L., *S. vinogradovii* A. Skvorts.). Виды подрода *Salix* существовали в среднем мелу (Криштофович, 1957; Graham, 1964) в отличие от представителей подрода *Vetrix*, которые сформировались позднее: в первой половине третичного периода в составе теплоумеренной «арктотретичной» флоры. По данным А.К. Скворцова (1968) в связи с резким похолоданием севера Евразии во второй половине третичного периода территория распространения видов подрода *Vetrix* резко сократилась и они (теплолюбивые) отступили на юго-восток Азии. Другая же часть видов бореальных секций подрода *Vetrix* (холодолюбивая), ранее сформированная в условиях средних и верхних поясов гор, стала осваивать более холодные зоны и распространилась по всей Голарктике (Скворцов, 1968). В литературе отсутствуют данные о каких-либо «перемещениях» в холодные или теплые области представителей подрода *Salix*.

У изученных бореальных видов ив выделено 11 жизненных форм (Недосеко, 2014; 2015) и 7 архитектурных модулей. При изучении архитектурных модулей была использована авторская методика, основанная на основе признаков: типа ветвления, размеров зоны отмирания вегетативных побегов, долговечности вегетативных частей сережек (Недосеко, 2014, 2015). У исследованных видов выделено 7 архитектурных модулей: с одно- и двуэтапно опадающими сережками на базе акро-, мезо- и базитонии, а так же с условно неоппадающими сережками на базе акротонии.

Модуль I развивается на базе акротонии с одноэтапно-опадающими сережками. Характерен для деревьев и высоких кустарников (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. dasyclados*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*) Модуль II основан на акротонии с двуэтапно-опадающими сережками. Характерен для деревьев и высоких кустарников (*S. alba*, *S. fragilis*, *S. myrsinifolia*). Модуль III, основан на акротонии с условно-неопадающими сережками. Характерен для *S. pentandra*. Модуль IV основан на мезотонии с одноэтапно-опадающими сережками. Характерен для кустарников средней величины (*S. aurita*). Модуль V основан на мезотонии с двуэтапно-опадающими сережками. Характерен для кустарников средней величины (*S. triandra*, *S. cinerea*). Модуль VI основан на базитонии с одноэтапно-опадающими сережками. Характерен для низких кустарников (*S. lapponum*). Модуль VII основан на базитонии с двуэтапно-опадающими сережками. Характерен для низких кустарников *S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*.

В результате проведенных исследований было выявлено, что жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* сформировались на основе разных архитектурных модулей (табл. 1). Особи деревьев и высоких кустарников аллювиальных видов подрода *Salix* формировались на основе трех архитектурных модулей: модуля II (*S. alba*, *S. fragilis*); модуля III (*S. pentandra*) и модуля V (*S. triandra*).

Особи жизненных форм ив подрода *Vetrix* по высоте распределяются в три группы: высокие, средние, низкие и формируются на основе шести архитектурных модулей: модуля I (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. dasyclados*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*), модуля II (*S. myrsinifolia*), модуля IV (*S. aurita*), модуля V (*S. cinerea*), модуля VI (*S. lapponum*), модуля VII (*S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides* (табл. 1).

Таблица 1

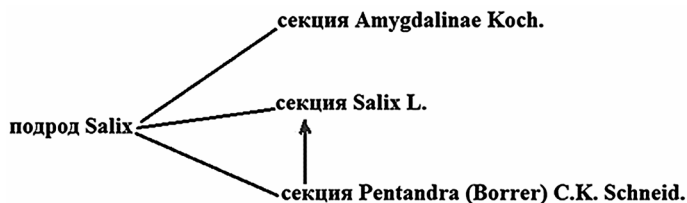
### Жизненные формы и архитектурные модули бореальных видов ив

Арх. модуль	Жизненные формы																			
	1		2		3		4		5		6		7		8		9	10	11	
	а	б	а	б	а	б	в	а	б	а	б	в	а	б	в	в	в	в	в	
I	+			+		+		+	б	а	б	в	а	б	в	в	в			+
II	*		*		*		+		+											
III		*		*		*														
IV									+					+						
V											*	*	+		*	+			+	*
VI																		+		
VII									+					+			+	+		

**Условные обозначения:** \* обозначены виды подрода *Salix*, + – *Vetrix*; под номерами 1–11 – жизненные формы (см. обозначение ранее); под номерами I–VII – типы архитектурных модулей (см. текст); высота: а – высокие, б – средней высоты, в – низкие.

Архитектурный модуль III характерен только для *S. pentandra* (секция *Pentandra*) из подрода *Salix*. Секция *Pentandra*, к которой относится этот вид несмотря на произрастание в холодном климате и неаллювиальные местообитания морфологически более примитивна, чем секция *Salix* (*S. alba*, *S. fragilis*) (Богдановская-Гиенэф, 1946).

Современные методы генетического анализа с использованием молекулярных маркеров (ITS данные) так же подтверждают близкородственные связи секций *Pentandra* и *Salix*, так как виды этих секций *S. alba* и *S. pentandra* группируются в одном кластере с поддержкой 92% (Баркалов, Козыренко, 2014). По мнению А.К. Скворцова (1968), секция *Salix* берет свои корни от секции *Pentandra* (рис. 1).



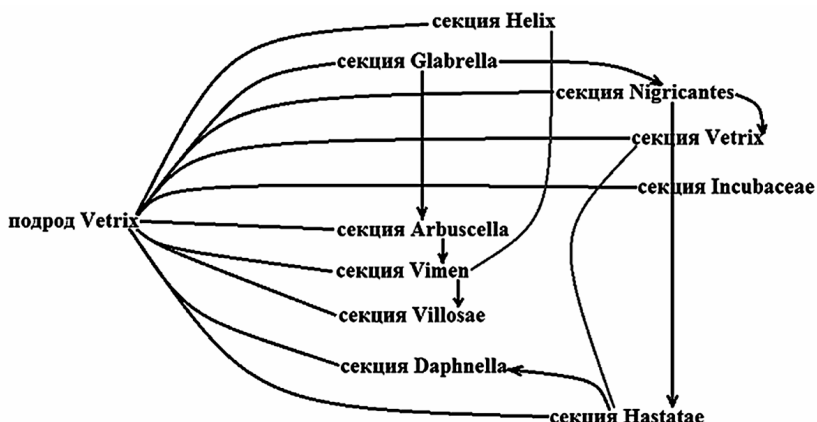
**Рис. 1. Филогенетические связи видов ив изученных секций подрода *Salix* по А.К. Скворцову (1968)**

В дендрограммах *S. triandra*, принадлежащая к секции *Amygdalinae* Koch (*Triandrae*), по результатам молекулярных исследований образует отдельную ветвь среди различных групп рода *Salix* (Баркалов, Козыренко, 2014). По мнению В.Ю. Баркалова, М.М. Козыренко (2014), возможно, это связано с тем, что секция *Triandrae* (*Amygdalinae* Koch.) дивергировала от примитивных секций подрода *Vetrix* у которых сохранились признаки подрода *Salix*. Учитывая это можно предположить, что архитектурный модуль III наиболее древний и от него возникли модули II и V.

Архитектурные модули II и V являются общими и встречаются у представителей обоих подродов. Архитектурные модули I, IV, VI, VII характерны только для представителей подрода *Vetrix* и, вероятно, в ходе эволюции возникли позднее, чем у подрода *Salix*. Учитывая, что более молодые (холодолюбивые) виды подрода *Vetrix* имеют арктомонтанное прошлое, мы проанализировали жизненные формы и характерные для них сережки у 8 видов ив данного подрода, обитающих в условиях Уральских гор. Для большинства этих видов характерна жизненная форма низкого кустарника и кустарничка с плотными сережками на коротких олиственных ножках (Беляева, 2006), при этом нет данных, как опадают сережки – двуэтапно или одноэтапно. На основании этого мы можем предполагать, что примитивные архитектур-



ные модули для холодолюбивых видов из подрода *Vetrix* были VI и VII типов, основанных на базитонии с одноэтапно или двуэтапно опадающими сережками, а от них возникли модули, основанные на мезо- и акротонии с такими же типами сережек.



**Рис. 2.** Филогенетические связи видов из изученных секций подрода *Vetrix* по А.К. Скворцову (1968)

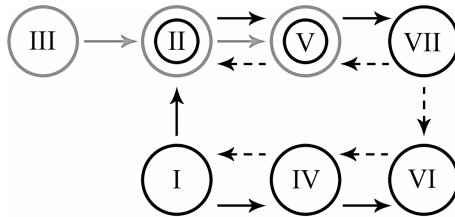
(пунктирной линией показаны близкородственные связи секций, основанные на данных молекулярной генетики)

По мнению А.К. Скворцова (1968), бореальные секции *Glabrella* A. Skvorts., *Nigricantes* A. Kern. и *Hastatae* составляют ядро подрода *Vetrix*, а *Glabrella* A. Skvorts. и *Nigricantes* A. Kern. близкородственны (рис. 2). От секции *Glabrella* довольно ясно улавливается линия связи к секции *Arbuscella* Ser. ex Duby., а от нее к секции *Vimen* Dum., с которой тесно связана секция *Villosae* Rouy.; от секции *Nigricantes* прослеживаются связи к секции *Vetrix*. Менее ясны родственные отношения секций *Incubaceae* A. Kern. и секции *Daphnella* Ser. ex Duby. Некоторые американские виды говорят о связи секции *Incubaceae* A. Kern. с секцией *Vetrix*. Секция *Daphnella* Ser. ex Duby. по некоторым морфологическим признакам (строению сережки) сближается с секцией *Lanatae*, а по строению листа с секцией *Hastatae*. Особняком стоит евразийская секция *Helix* Dum., представителем которой является *S. vinogradovii*, возникшая в третичный период от примитивных (теплолюбивых) корней подрода *Vetrix* (Скворцов, 1968). Доказательств филогенетических связей бореальных видов из различных секций подрода *Vetrix*, основанных на цитогенетических методах в литературе очень мало. В литературных источниках приводятся только данные о близкородственных связях *S. pyrpurea* из секции *Helix*, *S. dasyclados* и *S. viminalis* из секции *Vimen* (Ngantcha, 2010), а так же *S. bebbiana* из

секция *Vetrix* и *S. hastata* из секции *Hastatae* (Chen et al., 2010). По данным А.К. Скворцова (1968) в некоторых секциях подрода *Vetrix* эволюция жизненных форм шла от дерева к кустарнику как, например, в секции *Vetrix*.

Базируясь на работах А.К. Скворцова (1968), мы можем предполагать, что у бореальных видов ив подрода *Vetrix* имеются 2 линии: 1 – холодолюбивая, более молодая, возникшая от аркто-монтанных видов, в которой эволюция жизненных форм шла от кустарничков и кустарников к деревьям, 2 – видимо не ушедшая в горы, к которой примкнули в том числе и представители теплолюбивой линии (*S. vinogradovii*), в которой эволюция жизненных форм шла от дерева к кустарнику. В связи с этим мы выделяем еще одну схему трансформаций архитектурных модулей в подрode *Vetrix*.

На основе филогенетических связей секций изученных видов ив общую схему эволюции архитектурных модулей для бореальных видов ив подродов *Salix*, и *Vetrix* можно представить следующим образом (рис. 3).



**Рис. 3. Схема эволюции архитектурных модулей жизненных форм бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix***

Серым цветом показано направление эволюции в подрode *Salix*, а черным – в подрode *Vetrix* (пунктирной черной линией возможная эволюция аркто-монтанных видов от жизненной формы кустарника к дереву; сплошной черной линией – эволюция видов от жизненной формы дерева к кустарнику).

Эволюция архитектурных модулей в подродах *Salix* и *Vetrix* тесно связана с эволюцией жизненных форм и шла в разных направлениях: в подрode *Salix* – от акротонного модуля с олиственным двуэтапно опадающими сережками к мезотонному модулю; в подрode *Vetrix* – в первой линии от акротонного модуля с олиственным двуэтапно опадающими сережками к модулям, основанным на базитонии с такими же сережками или одноэтапно опадающими; во второй линии подрода *Vetrix* – от бази- к мезо- и акротонии с сережками одно- или двуступенчатыми.

## Литература

Баркалов В.Ю., Козыренко М.М. Филогенетические отношения видов *Salix* L. subg. *Salix* (Salicaceae) по данным секвенирования межгенных спейсеров хлоропластного генома и ITS ядерной рибосомальной ДНК // Генетика. 2014. Т. 50, № 8. С. 240–249.

Богдановская-Гиенэф И.Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Мат. по истории Флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 425–468.

Ивы Урала: атлас-определитель / И.В. Беляева, О.В. Епанчинцева, А.А. Шаталина, Л.А. Семкина. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 173 с.

Криштофович А.Н. Палеоботаника // Изд-е 4. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 653 с.

Недосеко О.И. Методика изучения архитектурных моделей в роде *Salix* // Труды IX международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-ю со дня рождения И.Г. Серебрякова) Том 2. М.: МПГУ, 2014. С. 323–326.

Недосеко О.И. К вопросу изучения модульной организации и архитектоники в роде *Salix* // Вестн. КазНУ. Сер. Экол. 2015. № 2/2 (44). С. 673–678.

Скворцов А.К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М.: Наука, 1968. 255 с.

Chen J.H., Sun H., Wen J., Yang Y.P. Molecular phylogeny of *Salix* L. (Salicaceae) inferred from three chloroplast datasets and its systematic implications // Taxon. 2010. V. 59. P. 29–37.

Graham A. Origin and evolution of the biota of S.E. North America // Evolution. 1964. Vol. 18. P. 571–585.

Ngantcha A.C. DNA fingerprinting and genetic relationships among willow (*Salix* spp.). MS Thesis. Saskatoon: University of Saskatchewan, 2010. 87 p.

# **Общая эволюционная морфология модульных организмов: мираж или маяк?**

А.А. Нотов

*Тверской государственный университет, Тверь*

*anotov@mail.ru*

## **General evolutionary morphology of modular organisms: mirage or lighthouse?**

A.A. Notov

От уровня развития эволюционной морфологии во многом зависит прогресс теоретической биологии. Активное развитие молекулярной филогенетики способствовало существенному падению престижа морфологии (Тимонин, 2001). Уменьшение интереса к структурным эволюционным исследованиям четко выявляется при обзоре современных работ. Актуален анализ истории формирования эволюционной морфологии и выяснение перспектив ее развития.

Специальный интерес к познанию закономерностей возникновения формы восходит к Гете. С развитием эволюционного учения морфологию начали рассматривать как метод выявления родственных отношений, что способствовало появлению эволюционной морфологии. Позднее стали изучать собственные закономерности морфологической эволюции. В 70–80-е гг. XX в. теоретическая биология развивалась активно и гармонично. Эволюционно-морфологические исследования (Meуen, 1973; Хохряков, 1975; Серебрякова, 1977, 1983 и др.) были сопряжены с развитием отечественной школы, основанной И.Г. и Т.И. Серебряковыми. Важным итогом стала разработка концепции архитектурных моделей (Серебрякова, 1977; Hallé et al., 1978), которая позволила моделировать строение всего растущего организма. Появился новый подход к изучению структурной эволюции растений (Серебрякова, 1977; 1983). Была осознана необходимость создания номотетической теории эволюции. Размышляя о ней, особые надежды возлагали на теоретическую морфологию (Meуen, 1973; Любищев, 1982; Мейен, 1988, 1990). Это время С.В. Мейен (1990, с. 13) охарактеризовал так: «...контуры номотетической теории уже слабо прорисовываются, строительного материала более, чем достаточно». Особое значение он придавал нетривиальным модусам. Некоторые из них становились предметом специальных исследований (Кузнецова, 1986; Мейен, 1988; Sattler, 1988 и др.).

К 80–90-м гг. XX в. оформилась концепция модульной организации (см. Гатцук, 2008). Она была основана на идее о двух принципи-

ально различных типах организации живых существ, которые встречаются в разных царствах и группах (Марфенин, 1993, 1999; Нотов, 1999; Гатцук, 2008 и др.). Эти типы существенно отличаются моделями морфогенеза и ходом индивидуального развития. У модульных организмов в отличие от унитарных происходит многократное образование основных структурных элементов тела (модулей). Эта особенность онтогенеза определяет специфику строения, функционирования, механизмов регуляции, экологии, структурной эволюции (Марфенин, 1999; Нотов, 1999; Тимонин, 2006). Позднее было отмечено своеобразие репродуктивных систем, выявлена системная специфика модульных биосистем (Notov, 2015; Нотов, 2016). Все это позволило рассматривать модульную организацию в качестве особого модельного объекта в биологических исследованиях (Нотов, 1999, 2016).

Казалось бы, к началу XXI в. появились все предпосылки для создания общей эволюционной морфологии модульных организмов. При анализе архитектоники колониальных животных начали применять концепцию архитектурных моделей (Dauget, 1991) и другие методы. Это способствовало выяснению основных модусов и морфогенетических механизмов эволюционной трансформации колоний (Marfenin, Kosevich, 2004; Косевич, 2012). Модели оказались сходными у высших растений и модульных животных. Отмечено много общего в модусах структурной интеграции (Тимонин, 2001, 2006; Нотов, 2016). Четко выявлялись псевдоциклические ряды, хорошо изученные на примере соцветий (Кузнецова, 1986 и др.). Концепция гомеозиса позволяла объяснить некоторые необычные модусы (см. Notov, 2015). Теоретическая база для создания общей эволюционной морфологии модульных организмов была практически готова. Концепцию модульной организации хорошо дополнили концепции архитектурных моделей, гомеозиса и псевдоциклов. Они давали возможность выявлять общие закономерности эволюционной трансформации структур разного уровня в любой группе модульных объектов. «Универсальность» модусов вызывала явный восторг и некоторое недоумение, хорошо иллюстрировала представления С.В. Мейена (1990, с. 8) о том, что «в морфологической эволюции высших растений значительно яснее проявляется номотетический аспект эволюционного процесса». Подобное заключение, оказывалось справедливым для колониальных животных и других модульных организмов. Фронтальный анализ разнообразия модульных объектов на базе этих концепций мог бы привести к построению общей эволюционной морфологии модульных организмов, приблизить нас к построению «содержательной номотетической теории эволюции». Действительно «...строительного материала [было

уже] более, чем достаточно». Однако потенциальные «конструкторы, прорабы и рабочие» (Мейен, 1990, с. 13), по-видимому, не вполне осознали суть задачи и специфику методической базы, не увидели тот «маяк», который указывал путь к новой эволюционной морфологии. Возможно, многим она казалась «миражом». Только некоторые ученые сохраняли интерес к модульной проблематике. Фронтального анализа всего структурного разнообразия модульных организмов не получалось, координация разных специалистов не состоялась. Мало-понятному методическому аппарату предпочли старые шаблоны, дающие традиционные, но малополезные для будущей эволюционной теории результаты.

В XXI в. о «маяке» стали забывать. Активное развитие молекулярной филогенетики сопровождалось потерей интереса к теоретическим исследованиям (Расницын, 2014). «Иллюзия» легкого решения запутанных проблем филогении и эволюции оказалась очень привлекательной. Задача развития эволюционной морфологии утратила прежнюю актуальность. Одновременно происходило «растворение» смысла понятий «модуль» и «модульность». Показана продуктивность выделения автономно интегрированных единиц (модулей) при анализе практически любого типа систем. Понятия оказались универсальными. Их стали применять к самым разным явлениям, процессам, структурным и организационным уровням. «Модулярная идеология» была принята в эволюционной биологии развития, в молекулярной биологии, при изучении сетевых структур разной природы и генезиса (см. Нотов, 2016). О концепции модульной организации почти забыли. К ней обращались, прежде всего, при описании структур. Хотя были выполнены общие исследования по некоторым группам Cnidaria (Marfenin, Kosevich, 2004; Sánchez, 2004; Косевич, 2012 и др.), идея фронтального сравнительного анализа всего структурного разнообразия модульных организмов с эволюционных позиций стала исчезать подобно миражу.

Возобновление интереса к созданию общей эволюционной морфологии модульных организмов могло бы сейчас объединить усилия многих исследователей, стать важным фактором синтеза знаний. Ее формирование способствовало бы выявлению универсальных механизмов структурной эволюции. Фронтальный анализ морфологического разнообразия очень значим для развития концепции архитектурных моделей с учетом специфики модульной организации представителей разных царств и таксонов. Появилась бы возможность выявлять общие модусы трансформации архитектурных моделей, анализировать специфику и механизмы. Подобные исследования способствовали бы

реализации методологической функции морфологии, связанной с разработкой общих принципов сравнения и классификации сходств и различий. Актуально изучение всех групп модульных организмов с позиции концепций гомеозиса и псевдоциклов (Кузнецова, 1986; Notov, 2015; Нотов, 2016 и др.).

Гомеозисные трансформации играли в эволюции модульных организмов более существенную (по сравнению с унитарными) роль. Некоторые варианты гомеозиса оказались сопряженными со спецификой репродуктивных систем модульных объектов (Notov, 2015). Гомеозисные преобразования у высших растений могли быть основой для формирования важнейших структур, типов ветвления, некоторых ключевых групп жизненных форм, своеобразных архитектурных моделей и их вариантов. Для структурной и таксономической эволюции большое значение имели феномены вивипарии и эмбриоидогении, которые способствовали реализации новых репродуктивных и адаптационных стратегий. Масштабность и параллелизм этих преобразований обусловили широкое распространение у растений корнеотпрысковой биоморфы и вивипарии. Выявлены гомеозисные трансформации у грибов и лишайников, модульных животных.

Особенности морфогенеза, онтогенеза и системная специфика модульных организмов стали основой для разноплановых псевдоциклических преобразований. Они играли важную роль в формировании морфологического разнообразия сосудистых растений и модульных животных (Нотов, 2016). Псевдоциклический характер эволюции обусловил «более явное проявление номотетического аспекта эволюционного процесса» не только у растений. Выявляется значительный параллелизм преобразований колоний в разных группах модульных животных (Sánchez, 2004; Marfenin, Kosevich, 2004 и др.).

Отмечены лишь некоторые направления комплексных исследований, связанные с анализом всего структурного разнообразия модульных объектов. Путь к общей эволюционной морфологии модульных организмов долгий и сложный. Однако ее появление может стать тем «маяком», который облегчит наше движение к номотетической теории эволюции.

### Литература

*Гатиук Л.Е.* Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции // Вестн. ТвГУ. Сер. биол. и экол. 2008. Вып. 9, № 25. С. 29–41.

*Косевич И.А.* Морфогенетические основы эволюционных усложнений организации побегов текатных гидроидных (Cnidaria, Hydroidomedusa, Leptomedusae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 2. С. 213–227.

*Кузнецова Т.В.* О явлении псевдоциклического сходства у высших растений // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47, № 2. С. 218–233.

*Любищев А.А.* Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.

*Марфенин Н.Н.* Феномен колониальности. М.: МГУ, 1993. 239 с.

*Марфенин Н.Н.* Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 1. С. 6–17.

*Мейен С.В.* Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений // Современные проблемы эволюционной морфологии. М.: Наука, 1988. С. 91–103.

*Мейен С.В.* Нетривиальная биология (заметки о ...) // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 1. С. 4–14.

*Нотов А.А.* О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 60–79.

*Нотов А.А.* Псевдоциклические сходства и структурная эволюция модульных организмов // Изв. РАН. Сер. биол. 2016. № 3. С. 276–285.

*Расницын А.П.* Эволюционная теория: современный этап // Палеонтол. журн. 2014. № 1. С. 3–8.

*Серебрякова Т.И.* Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, Вып. 5. С. 112–128.

*Серебрякова Т.И.* О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 5. С. 579–593.

*Тимонин А.К.* Роль морфологии в ботанике // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. СПб., 2001. С. 10–17.

*Тимонин А.К.* Модульная организация высших растений и специфика эволюционной морфологии растений // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Казань: КГУ, 2006. Ч. 1. С. 105–107.

*Хохряков А.П.* Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 202 с.

*Dauget J.-M.* Application of tree architectural models to reef-coral growth forms // Mar. Biol. 1991. Vol. 111, № 1. P. 157–165.

*Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B.* Tropical trees and forest: an architectural analysis. Berlin etc.: Springer, 1978. 442 p.

*Marfenin N.N., Kosevich I.A.* Morphogenetic evolution of hydroid colony pattern // Hydrobiologia. 2004. Vol. 530–531. P. 319–327.

*Meyen S.V.* Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. 1973. Vol. 39, N 3. P. 205–260.

*Notov A.A.* Homeosis and evolution of modular organisms // Paleontol. J. 2015. Vol. 49. № 14. P. 1681–1690.

*Sánchez J.A.* Evolution and dynamics of branching colonial form in marine modular cnidarians: gorgonian octocorals // Hydrobiologia. 2004. Vol. 530, № 1. P. 283–290.

*Sattler R.* Homeosis in plants // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. P. 1606–1617.



**План строения фертильных и стерильных цветков  
*Osmoxylon* (Araliaceae) в свете анатомических  
и морфогенетических данных**

М.С. Нуралиев<sup>1</sup>, А.А. Оскольский<sup>2,3</sup>, А.С. Беэр<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва, max.nuraliev@gmail.com*

<sup>2</sup> *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург*

<sup>3</sup> *University of Johannesburg, Johannesburg, South Africa*

**Groundplan of fertile and sterile flowers  
of *Osmoxylon* (Araliaceae) in the light of anatomical  
and morphogenetic data**

M.S. Nuraliev, A.A. Oskolski, A.S. Beer

Род *Osmoxylon* включает около 60 видов, распространенных в Малезийской области и представленных деревьями и кустарниками. Наряду с несколькими другими группами семейства Araliaceae, этот род характеризуется значительным разнообразием плана строения цветка (Nuraliev et al., 2010). Оно проявляется, прежде всего, в вариабельности числа элементов цветка в пределах рода, а также с наличием у каждого вида рода цветков двух функциональных типов: фертильных и стерильных цветков (называемых также ягодovidные цветки, или «ложные плоды»). Соцветие *Osmoxylon* может быть описано как открытый зонтиковидный тирс из открытых зонтиков; иными словами, оно представляет собой зонтик, несущий дихазии из зонтиков. В каждом дихазии терминальный зонтик несет стерильные цветки, а два боковых – фертильные.

Фертильные цветки *Osmoxylon* обоеполые и имеют полный набор элементов. Чашечка обычно выглядит как еле заметное непрерывное кольцо (т.е. представлена только трубкой без свободных долей чашелистиков). Венчик высокий и массивный, на всем протяжении также представлен трубкой, однородной по окружности, т.е. не имеющей внешних границ между лепестками. Дистальный край венчика неровный; в бутоне венчик плотно замкнут в дистальной области, однако при распускании цветка отверстие венчика раскрывается (нередко растрескивается с физическими разрывами), и через него выставляются тычинки. Андроцей и гинецей у одних видов олигомерные (около 3–5 элементов в круге), у других полимерные (до 30 элементов в круге). Плодолистиков столько же или несколько больше, чем тычинок, благодаря чему некоторые виды имеют олигомерный андроцей и полимерный гинецей. Гинецей синкарпный, завязь нижняя.

Морфология стерильных цветков практически не изучена. Они описываются как сочные образования (обычно крупнее фертильных цветков), имеющие гнезда завязи, причем число этих гнезд, если оно известно, чаще всего заметно ниже, чем у фертильных цветков того же вида (для некоторых видов указано единственное гнездо завязи). Функция стерильных цветков и их роль в репродуктивной биологии также неясна.

Таким образом, для всего рода *Osmoxylon* неизвестны многие важные детали плана строения цветка. Полностью отсутствуют данные по мерности чашечки. Нет достоверных сведений и о мерности венчика: хотя для некоторых видов указывается число долей трубки венчика, обычно такие подсчеты основаны на внешнем осмотре распутившегося цветка, венчик которого механически растрескивается. Что касается стерильных цветков, то их части вообще затруднительно гомологизировать с теми или иными элементами фертильных цветков *Osmoxylon*. В то же время, данные о числе элементов цветка и иных особенностях его морфологии представляют большой интерес как для систематики рода *Osmoxylon* и изучения репродуктивной биологии его видов, так и для познания путей эволюции цветка в семействе Araliaceae. Целый ряд особенностей репродуктивной сферы делает род *Osmoxylon* уникальным в семействе Araliaceae, в том числе особый тип соцветия, ягодовидные цветки и незамкнутая трубка венчика фертильных цветков.

Мы предприняли морфологическое изучение цветков четырех видов *Osmoxylon*. По данным W.R. Philipson (1979), *O. lineare* (Merr.) Philipson характеризуется фертильными цветками с пятигнездной завязью, остальные же элементы цветка у этого вида и его стерильные цветки не описаны. Для *O. boerlagei* (Warb.) Philipson характерно около 13 лепестков, 8–13 тычинок, 10–14 гнезд завязи, 5–6-гнездные стерильные цветки. У *O. geelvinkianum* Весс. венчик растрескивается на четыре лопасти, тычинок 10–14, гнезд завязи 10–16, стерильные цветки 6–9-гнездные. У *O. insidiator* Весс. лепестки 4–5-лопастные и их число неизвестно, тычинок 15–26, гнезд завязи 13–25, стерильные цветки 6-гнездные.

Развитие цветков было изучено нами для трех видов: *O. lineare*, *O. boerlagei* и *O. geelvinkianum*. Морфогенез фертильных цветков у них протекает сходным образом. Круги цветка закладываются акропетально, при этом пластохрон между появлением чашечки и венчика практически незаметный. Чашелистики закладываются в виде отдельных примордиев, в то время как венчик появляется как единый кольцевой примордий, на котором вскоре закладываются примордии свободных долей лепестков. Возможное исключение составляет *O. lineare* (единственный вид из изученных нами, имеющий олигомерный цве-

ток), у которого по краю вогнутой поверхности флорального апекса обособляются примордии чашелистиков и лепестков, что не позволяет однозначно судить о наличии или отсутствии трубки венчика на самых ранних стадиях. В целом, околоцветник фертильных цветков *Osmoxylon* можно охарактеризовать как имеющий чашечку с поздней (конгенитальной) сростнолистностью и венчик с ранней (конгенитальной) спайнолепестностью. Развитие цветка с абаксиальной стороны запаздывает по сравнению с адаксиальной стороной, что обусловлено, вероятнее всего, давлением закрывающей цветок брактеей.

Наличие свободных долей чашелистиков и лепестков на ранних стадиях развития цветка позволило впервые произвести достоверные прямые подсчеты мерности чашечки и венчика у всех трех видов. Мы получили следующие результаты: *O. lineare* – (4)5(6) чашелистиков и (4)5(6) лепестков с соблюдением строгой изомерии цветка, *O. boerlagei* – около 10 чашелистиков и 12–16 лепестков и *O. geelvinkianum* – около 10 чашелистиков и 15–17 лепестков.

Развивающиеся стерильные цветки имеют хорошо заметный околоцветник, состоящий из чашечки и венчика. Чашечка представляет собой трубку с сильно неровным краем; в отличие от остальных элементов стерильных и фертильных цветков, она густо опушена. У *O. geelvinkianum* насчитывается около 10 свободных долей чашелистиков, у остальных видов их подсчет затруднен. Лепестки *O. boerlagei* выглядят практически свободными, по крайней мере на определенной стадии развития, их число – около 6–8. Венчик стерильных цветков *O. geelvinkianum*, напротив, представлен только массивной трубкой, края которой завернуты внутрь и сомкнуты. Сходным строением обладает венчик *O. lineare*, имеющий на поздних стадиях развития вид колпачка. Под венчиком у *O. lineare* и *O. geelvinkianum* располагается хорошо выраженный столбик. Для *O. lineare* впервые произведен подсчет гнезд завязи стерильного цветка: обычно их два, реже три.

Анатомическое строение цветков было изучено на серийных срезах у трех видов: *O. lineare*, *O. geelvinkianum* и *O. insidiator*. Венчик фертильного цветка *O. lineare* несет в дистальной части пять плотно сомкнутых в бутоне очень коротких свободных долей лепестков, в то время как у остальных двух видов свободные доли венчика не выявляются. Трубка венчика *O. lineare* иннервируется пятью проводящими пучками, чередующимися с тычинками, которые мы интерпретируем как пять медианных пучков лепестков. У *O. geelvinkianum* пучки венчика расположены сходным образом, что в совокупности с результатами морфогенетического исследования позволяет предполагать строгую изомерию венчика и андроея у этого вида. У *O. insidiator* помимо

пучков, чередующихся с тычинками, имеются более тонкие пучки, располагающиеся напротив тычинок. Хотя у этого вида развитие цветка не изучено, и прямой подсчет лепестков произведен не был, мы полагаем, что такая иннервация венчика также не противоречит гипотезе об изомерии венчика и андроцея. При этом более тонкие пучки мы трактуем как объединенные латеральные жилки соседних лепестков, сходные с теми, которые часто имеют место в трубках чашечки и венчика представителей других семейств группы euasterids, таких как Lamiaceae и Asteraceae. Наличие у *O. insidiator* дополнительных пучков венчика может быть связано с тем, что его цветок гораздо крупнее, чем цветки остальных изученных видов.

Анатомическое исследование стерильных цветков выявило, что они содержат в гнездах завязи семязачатки, внешне не отличающиеся от семязачатков фертильных цветков того же вида. Более того, нами выявлены предварительные эмбриологические свидетельства фертильности этих семязачатков, а именно наличие клеток зародышевого мешка. В свете этих данных функция ягодовидных цветков *Osmoxylon* становится еще более загадочной, так как ставится под сомнение их стерильность. Для прояснения этого аспекта биологии *Osmoxylon* требуются специальные исследования эмбриологии и процессов опыления и диссеминации.

Мы показали, что чашечка и венчик фертильных цветков *Osmoxylon* представлены трубкой и свободными долями элементов, что позволяет напрямую оценить мерность этих кругов. Время появления свободных долей в развитии чашечки и венчика различается. Строение васкулатуры венчика отражает число лепестков, что может быть использовано для их непрямого подсчета при невозможности изучения цветков в развитии. Ягодовидные цветки имеют чашечку и венчик, мерность и облик которых отличаются от таковых фертильных цветков. По всей видимости, ягодовидные цветки полностью лишены тычинок. Новые сведения о числе элементов в цветках *Osmoxylon* важны для филогенетики и систематики рода.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 15-04-05836).

#### Литература

Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Sokoloff D.D., Remizowa M.V. Flowers of Araliaceae: structural diversity, developmental and evolutionary aspects // Pl. Div. Evol. 2010. Vol. 128, N 1–2. P. 247–268.

Philipson W.R. Araliaceae // van Steenis C.G.G.J. (ed.) Flora Malesiana. The Hague, 1979. Vol. 9. P. 1–105.

**Использование геостатистических методов  
для выявления эколого-климатической ниши вида**

М.В. Олонова, Т.С. Высоких

*Томский государственный университет, Томск  
olonova@list.ru*

**Use of geostatistical methods in identification of ecological  
and climatic niche of a species**

M.V. Olonova, T.S. Vysokikh

Приверженность вида к тем или иным экологическим условиям, так называемая экологическая ниша, является наряду с географическим распространением и морфологическими особенностями неотъемлемой характеристикой вида, и дивергенция экологических ниш, так же как и морфологическое расхождение, может свидетельствовать о начале эволюционных преобразований.

Современный научный подход к исследованию экологической ниши видов предполагает выявление потенциальных возможностей их распространения (Селедец, Пробатова, 2007; Ward, 2007) или потенциальных ареалов.

Понятие потенциального ареала вида было дано Т.А. Работновым (1983). Под ним понимается область, где климатические условия благоприятны для произрастания вида. Эта характеристика вплотную приближается к понятию экологического ареала, сформулированного В.П. Селедцом (Селедец, Пробатова, 2007). Однако, в отличие от экологического ареала, который значительно более детально характеризует условия среды произрастания, выявление потенциального ареала не требует детального исследования и определения места вида в координатах экологических шкал. Потенциальный ареал опирается на климатические показатели и может быть определен с помощью биоклиматического моделирования, основанного на использовании ГИС-технологий. Биоклиматическое моделирование распространения видов может выявить территории, подходящие по своим климатическим характеристикам для произрастания того или иного вида, причем как в настоящее время, так и в прошедшие геологические периоды, и даже дать прогнозные карты для их вероятного распространения в будущем в соответствии с определенными сценариями изменения климата, и, что особенно ценно для систематиков, дает возможность сравнивать ареалы и установить наличие статистически достоверной разницы между ними. Следует, однако, подчеркнуть, что речь идет лишь о моделировании вероятностного распределения климатических условий, благоприятных

для произрастания того или иного вида, а не о его реальном распространении, которое может быть обусловлено историческими и геологическими причинами, антропогенным воздействием, конкурентными способностями вида, его биологическими особенностями.

Большинство методов биоклиматического моделирования основано на выявлении экологической ниши исследуемых видов, которая устанавливается путем комбинации данных географического распространения видов (географических координат) и климатических характеристик этих точек. Обычно для этой цели используется 19 биоклиматических параметров, которые содержатся в базе WORDCLIM (Hijmans et al., 2004) и свободно распространяются в сети. База включает сетку с пространственным разрешением 2,5 arc-min, в узлах которой размещены климатические характеристики, полученные путем экстраполяции данных метеостанций с 1950 по 2000 гг. Полученная модель затем проецируется на электронную карту изучаемого региона. Она показывает потенциальное распространение вида и градацией цветов или тона определяет области, где данный вид может произрастать и куда он может распространиться в будущем (Ward, 2007).

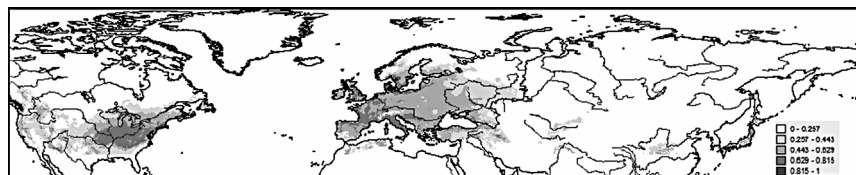
В настоящее время одним из самых эффективных методов моделирования распределения является MaxEnt (Elith et al., 2006), предложенный S.J. Phillips et al. (2006). Помимо потенциального ареала метод позволяет оценить вклад каждой климатической переменной, включенной в анализ, в полученную модель распространения вида. Однако для корректной оценки роли переменных в анализ включают лишь те, которые связаны между собой в наименьшей степени (Schelderman, van Zonneveld, 2010).

Оценка вклада каждой переменной производится в MaxEnt тремя независимыми способами: прямой оценки вклада в процентном отношении, оценки после пермутации и с помощью опции jackknife.

Климатическая ниша и потенциальный ареал были получены нами для *Poa compressa* L. Будучи обычным видом в Европе (Edmondson, 1980), включая европейскую часть России (Цвелев, 1976), и Северной Америке, куда он был предположительно интродуцирован (Hitchcock, 1935; Soreng, 2007), до последнего времени он был очень редким в Сибири. В течение долгого времени едва ли не единственное, подтвержденное местонахождение этого вида было зарегистрировано на территории Тулунской опытной станции в Иркутской области. Затем этот вид был обнаружен в Томске и в Кемеровской области на нарушенных местообитаниях – вдоль дорог и на железнодорожных насыпях, на отвалах шахт. Наблюдение за томской популяцией *P. compressa* в течение десяти лет показало, что этот вид, похоже,

весьма успешно гибридизирует с местными *P. palustris* L. и *P. nemoralis* L., принадлежащими той же секции. Популяция *P. compressa* из Кемеровской области также производит впечатление смешанной: типичные образцы *P. compressa* произрастали бок о бок с особями, сочетающими признаки *P. compressa* и аборигенного *P. nemoralis*, что может быть следствием интрогрессивной гибридизации. Сходная картина наблюдалась летом 2011 г. на Урале (Екатеринбург, железнодорожные пути возле товарных складов). Это говорит о том, что в Сибири *P. compressa* может реально изменить генофонд близких аборигенных видов. Для выявления потенциальных возможностей распространения *P. compressa* на территории Сибири потребовалось на основании биоклиматических параметров установить его эколого-климатическую нишу и составить прогнозную карту распространения.

Для выявления распространения *P. compressa* были использованы гербарные коллекции (BYU, LE, TK, US, UTC, Nevada), электронная база данных TROPICOS (Soreng et al., 2004), атлас E. Hulten (1971). Всего было учтено 528 точек, расположенных в Северном полушарии. Климатические данные – 19 переменных – были взяты из базы WORDCLIM (Hijmans et al., 2005). Из них были отобраны 7 (Bio1, Bio2, Bio5, Bio7, Bio8, Bio12, Bio15), коэффициент корреляции у которых не превышал 0,7. Модель, сконструированная при помощи программы MaxEnt (рис. 1), была спроецирована на карту, построенную с помощью программы ArcGIS 9 (ESRI, 2012).



**Рисунок 1. Потенциальный ареал *Poa compressa* L., построенный MaxEnt на основании семи биоклиматических переменных**

Согласно этой модели, основанной на эколого-климатической нише вида, его распространение возможно только в пределах Западной Сибири. Оценка модели показала, что AUC обучающей и тестирующей выборки составила, соответственно, 0,885 и 0,844. Оба эти значения попадают в диапазон  $0,8 < AUC < 0,9$  и могут считаться хорошими (Schelderman, van Zonneveld, 2010).

Роль каждой из семи включенных в анализ переменных оценивалась при помощи двух независимых методов – пермутации и Jackknife. После проведения процедуры пермутации наиболее значимыми факторами оказались среднегодовые осадки, среднегодовая температура, сезон-

ность осадков (соответственно, 47,9%, 28,8%, 9,5 %). Оценка с помощью Jackknife в целом подтвердила значение каждой переменной.

Таким образом, моделирование потенциального распространения *P. compressa* показало, что современные климатические условия в Сибири в целом неблагоприятны для произрастания этого вида, и вряд ли он будет стремительно распространяться на нашей территории. При этом нельзя утверждать, что температурные характеристики климата, или особенности увлажнения являются превалирующими или лимитирующими широкое распространение вида. Тем не менее, надо учитывать склонность этого вида к гибридизации и образование многочисленных гибридных популяций в местах расселения этого вида уже на территории Сибири. Принимая во внимание экспериментально доказанное обстоятельство, что гибридные поколения обладают большей толерантностью к неблагоприятным воздействиям среды, можно прогнозировать с одной стороны дальнейшее изменение генофонда *P. palustris* L. и *P. nemoralis* L., а с другой – микроэволюционные процессы в самом *P. compressa*, которые могут сделать его популяции более устойчивыми и конкурентоспособными, и значительно расширить его климатическую нишу.

Исследования поддержаны грантами РФФИ (16-04-01605) и Фондом им. Д.И. Менделеева ТГУ.

### Литература

- Работнов Т.А. Фитоценология. Изд. 2-е. М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток: Дальнаука, 2007. 98 с.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
- ArcGIS (ESRI) URL: <http://www.esri.com> (дата обращения: 27.01.2011).
- Edmondson J.R. *Poa* L. // *Flora Europaea*. V.5. Cambridge, 1980. P. 159–167.
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P. et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data // *Ecogeography*. 2006. Vol. 29. P. 129–151.
- ESRI (2012) ArcGIS Desktop and Spatial Analyst Extension: Release 10.1. Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA.
- Hijmans R.J., Guarino L., Jarvis A. et al. DIVA-GIS, version 5.2. Manual. 2005. URL: [http://www.diva-gis.org/DIVA-GIS5\\_manual.pdf](http://www.diva-gis.org/DIVA-GIS5_manual.pdf) (дата обращения: 22.05.2011).
- Hijmans R.J., Cameron S., Parra J. Climate data from Worldclim. 2004. URL: <http://www.worldclim.org> (дата обращения: 20.05.2011).
- Hitchcock A.S. Manual of the grasses of the United States. Washington: US Government Printing Office, 1935. 1040 p.



- Hulten E.* Atlas of the distribution of the vascular plants in Nowestern Europe. ed. 2. Stockholm, 1971. 515 p.
- Philips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E.* Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecol. Modeling.* 2006. Vol. 190. P. 231–259.
- Schelderman X., van Zonneveld M.* Training manual on spatial analysis of plant diversity and distribution. Biodiversity International. Rome, 2010. 180 p.
- Soreng R.J.* *Poa* L. – The Bluegrass // *Flora of North America.* New York, Oxford: Oxford Univesity Press, 2007. Vol. 24. P. 486–601.
- Soreng R.J., Davidse G., Peterson P.M., et al.,* TROPICOS 2004. URL: <http://mobot.mobot.org/W3T/Search/nwgc.html> (дата обращения: 20.05.2011).
- Ward D.F.* Modeling the potential geographic distribution of invasive ant in New Zealand // *Bio Invasions.* 2007. Vol. 9. P. 723–735.

## **Таксономический монизм vs. плюрализм**

И.Я. Павлинов

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

*ipvl2008@mail.ru*

### **Taxonomic monism vs. pluralism**

I.Ya. Pavlinov

Таксономическое разнообразие как предметная область систематики многоаспектно. Аспекты его рассмотрения задаются частными таксономическими теориями. В рамках каждой из них формализуются а) основные параметры данного аспекта таксономического разнообразия, б) принципы его исследования и в) способы его представления в форме классификации. Классический научный монизм утверждает, что среди разных аспектов таксономического разнообразия правомочно фиксировать некий «приоритетный», а исследующая его таксономическая теория (типология, фенетика, кладистика и т.п.) может претендовать на доминирующее положение в систематике. Пост-классический научный плюрализм утверждает равноценность разных аспектов таксономического разнообразия как объектов исследования. Это означает равноценность исследующих их таксономических теорий, каждая из которых хороша в той мере, в какой в её рамках корректно соблюдено соответствие между пунктами (а), (б) и (в). Каждая позиция имеет свои плюсы и минусы.

## **О морфологической интерпретации листа *Matonia* (*Matoniaceae*, *Gleicheniales*)**

А.Г. Платонова, В.Р. Филин

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

*platon-anna@yandex.ru*

## **On morphological interpretation of *Matonia* leaf (*Matoniaceae*, *Gleicheniales*)**

A.G. Platonova, V.R. Filin

Современные матониевые представлены двумя реликтовыми олиготипными родами – *Matonia* и *Phanerosorus*. Данные молекулярной систематики подтверждают высказывавшуюся ранее точку зрения о близости *Matoniaceae* с *Gleicheniaceae* и *Dipteridaceae*, и в настоящее время все три семейства объединяют в порядок *Gleicheniales*. Многие представители этого порядка обладают необычными по морфологии, одно или многократно разветвленными наподобие дихотомических систем побегов листьями, непохожими на «типичные» перистые листья папоротников.

В среднеюрских отложениях Курской и Московской областей были найдены два фрагмента молодых, свернутых в улитку листьев, морфологически сходных с листьями современной *Matonia pectinata* R. Вг. Фрагмент из Курской области (г. Железногорск, карьер Михайловский рудник) размером 5×5,3×1 мм представлен завернутым на два оборота спирали черешком, завершающимся небольшим зачатком центрального пера. С двух сторон от верхушки черешка отходят слегка завернутые на базископическую сторону массивные лопасти, несущие на акроскопической стороне по пять спирально свернутых зачатков перьев, сходных с зачатком центрального пера. У фрагмента из Московской области (с. Верхнее Мячково) размером 1,5×1,5×1 мм большая часть черешка не сохранилась, а аналогичным образом устроенная верхняя часть листа несет зачатки 13 перьев. Сходство этих фрагментов с современной *M. pectinata* подтверждает и анатомия их черешков. Большая часть С-образной с завернутыми внутрь под прямым углом концами стелы, выпуклой стороной обращенной к абаксиальной стороне черешка, состоит из недифференцированных клеток. Среди этих клеток выделяются многочисленные равномерно расположенные группы протоксилемных элементов. С-образная стела свойственна черешкам современных папоротников из порядков *Osmundales*, *Schizaeales* и *Gleicheniales*, в том числе и матонии. Матониевые папоротники были широко распространены в мезозое, и по изолированным листьям в на-

стоящее время признают около десяти родов, которые различают по строению сорусов. Отнести изученные фрагменты к какому-либо из этих родов невозможно, так как сорусы у молодых листьев отсутствуют, но строение этих фрагментов позволяет подвергнуть сомнению широко принимаемую трактовку листа матонии.

Стоповидный, веерообразный, несущий на двух симметричных серповидно загнутых на базископическую сторону укороченных боковых ветвях длинные неветвящиеся перья лист матонии Ф. Боуэр, полагая дихотомию в качестве исходного типа ветвления листьев папоротников, описывает как «замечательный пример катадромного спирального дихоподия» (Bower, 1926; p. 221), формирующегося в результате многократных неравных дихотомий базископических рахисов, при этом каждый акроскопический рахис завершается пером. Сходным образом Ф. Боуэр трактует и образованные двумя крупными равными широкими вееровидными боковыми лопастями (при полном отсутствии центральной лопасти) листья *Dipteris* (Dipteridaceae), относя их к анадромному, в отличие от листа матонии, спиральному дихотомическому (симподиальному) типу (Bower, 1923, 1926).

Схема листьев матонии и диптериса как спирального дихоподия или симподия с небольшими вариациями, касающимися наличия или отсутствия центрального пера, часто приводится в современных обзорах и учебниках. Но такая трактовка листьев этих двух папоротников плохо соотносится с морфологией листьев других представителей *Gleicheniales*, обладающих несомненным боковым ветвлением рахисов. Длинный свисающий лист *Phanerosorus* описывают как перистый, каждое перо которого образовано двумя первичными перышками с почкой между ними или одним перышком и почкой в его пазухе; такие почки со временем могут дать начало вторичным перышкам. Разнообразные по морфологии листья *Gleicheniaceae* формируются в результате ложных дихотомий рахисов, в развилках которых сохраняется замершая верхушка главной оси в виде покоящейся почки. Образование покоящихся почек у листьев этих папоротников упрощает определение порядков ветвления осей листа, а их отсутствие у листьев матонии и диптериса, напротив, не позволяет уверенно подтвердить или опровергнуть спиральную симподиально-дихоподиальную модель строения их листьев.

В литературе можно встретить упоминания о том, что центральное перо в листе матонии отсутствует или только кажется центральным, что, по-видимому, связано с желанием исследователей во что бы то ни стало представить этот лист как возникший из исходно дихотомического листа. Но центральное перо имеется у двух изученных нами ископаемых фрагментов и прослеживается на большинстве опубликованных

в интернете фотографий гербарных экземпляров матонии и растений в природе. Наличие центрального пера позволяет подвергнуть сомнению интерпретацию листа матонии как дихотомической системы осей, а морфология ювенильных листьев, которые часто бывают тройчато-рассеченными с перистыми сегментами (Tansley, Lulham, 1905), позволяет предположить, что и зрелый лист сформировался на основе «типичного» перистого листа. Боковое, а не верхушечное, ветвление листа, которое мы предполагаем у матонии, все же не исключает интерпретацию боковых «ветвей» листа как спиральной симподиальной системы осей, подобной некоторым цимозным соцветиям Boraginaceae. Но в такой системе оси более высоких порядков, как правило, заметно отстают в развитии от осей более низких порядков, чего мы не наблюдаем у ископаемых фрагментах и в листе матонии даже на ранней стадии его развития; все зачатки перьев находятся примерно на одной стадии развития и при распускании листа разворачиваются одновременно (Seward, 1899). К тому же, несомненная спиральная симподиальная организация листа не прослеживается и у ближайших родственников матонии.

Единовременное распускание перьев в зонтиковидном листе, несколько напоминающем по облику лист матонии, свойственно некоторым глейхениевым, листья которых формируются на основе двойных или тройных равных ложных дихотомий (например, *Gleichenia hirta* Blume, *G. cunninghamii* Heward ex Hook. и *Sticherus* spp.). Но все перья этих листьев принадлежат одному порядку ветвления и не различаются по размеру, в то время как в листе матонии длина перьев постепенно уменьшается акропетально в пределах боковой ветви. Кроме того, в зонтиковидном листе глейхениевых отсутствует единая боковая ветвь, от которой отходили бы все перья, и формирование такой ветви на основе ложнодихотомической системы рахисов представляется маловероятным.

Отмеченные выше особенности морфологии листа матонии можно вывести из моноподиально нарастающего перистого листа, являвшегося, как мы полагаем, исходным типом для всего порядка Gleicheniales. Представляется вероятным, что предок матонии обладал дважды перистым листом. От такого листа, допуская утрату способности главной оси к продолжительному верхушечному росту, можно вывести лист, у которого от листовой пластинки осталась лишь верхушка в виде центрального пера и два базальных боковых рахиса с перьями третьего порядка. Подобная «промежуточная стадия», но без центрального пера свойственна, к примеру, *Gleichenia circinnata* Sw. Редукция листовой пластинки могла привести к изменению ее ориентации с преимущественно вертикальной на преимущественно горизонтальную. От такого

листа, предполагая исчезновение перьев на базископической стороне боковых рахисов, сокращение этой поверхности и укорочение рахисов, можно вывести лист с завернутыми на базископическую сторону рахисами второго порядка с перьями только на акроскопической стороне. Расположенные по кругу, поникающие, не затеняющие друг друга перья этого листа могли удлиняться, что компенсировало бы уменьшение площади фотосинтетической поверхности, произошедшее в результате редукции листовой пластинки исходного типа. С редукцией главной оси и базископических перьев и заворачиванием рахисов на базископическую, а не на адаксиальную сторону было сопряжено увеличение свободного пространства для развития перьев внутри свернутой улитки, в результате чего все перья стали формироваться более или менее одинаково и разворачиваться одновременно.

Таким образом, лист матонии можно представить как лист с двумя серповидно загнутыми на базископическую сторону рахисами второго порядка, несущими на акроскопической стороне перья третьего порядка, морфологически неотличимые от центрального пера первого порядка. По-видимому, сходным образом можно интерпретировать и двулопастной лист диптериса, каждая лопасть которого представляет базальный боковой рахис второго порядка. Конечно, оценить достоверность предложенной нами модели листа матонии, отличной от традиционно принимаемой, можно лишь после детального изучения полной листовой серии и особенностей функционирования верхушечной меристемы листа матонии на ранних стадиях развития. В некоторой степени аналогичные предлагаемой нами модели листа матонии стоповидно-рассеченные листья можно встретить у некоторых *Agaceae*, таких, как *Philodendron goeldii* G.M. Barroso или *Sauromatum venosum* (Dryand. ex Aiton) Kunth. Две крупные базальные боковые серповидно загнутые к черешку жилки таких листьев несут сегменты, похожие на центральный сегмент, через который проходит главная жилка листа.

Работа выполнена в рамках госзадания МГУ имени М.В. Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

#### Литература

- Bower F.O. The ferns (Filicales). Vol. 1. Cambridge, 1923. 359 p.  
Bower F.O. The ferns (Filicales). Vol. 2. Cambridge, 1926. 344 p.  
Seward A.C. On the structure and affinities of *Matonia pectinata* R. Br., with notes on the geological history of the Matonineae // Phil. Trans. Royal Soc. London. Ser. B. 1899. Vol. 191. P. 171–209.  
Tansley A.G., Lulham R.B.G. A study of the vascular system of *Matonia pectinata* // Ann. Bot. 1905. Vol. 19. P. 475–519.

## **Триба *Amburaneae* (Fabaceae), «*Amburana-group*» или артефакт?**

М.Н. Повыдыш<sup>1</sup>, М.Ю. Гончаров<sup>1</sup>, Г.П. Яковлев<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия, Санкт-Петербург  
*provdysh@yandex.ru*

<sup>2</sup> Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН

## **Tribe *Amburaneae* (Fabaceae), «*Amburana-group*» or artefact?**

M.N. Povydysh, M.Yu. Goncharov, G.P. Yakovlev

Неформальная группа родов семейства Fabaceae подсемейства Papilionoideae, объединенная под названием «базальные мотыльковые», включает порядка 60 родов и около 600 видов тропических древесных родов, ранее относимых к трибам Swartzieae DC. (s. l.), Sophoreae Spreng. ex DC. (s. l.), Dipterygeae Polhill и Dalbergieae Bronn ex DC. (p. p.). Для большинства родов характерен не мотыльковый цветок (лепестки венчика либо свободные, либо не полностью сростаются, в некоторых случаях лепестки отсутствуют, либо лепесток один, тычинки чаще всего свободные, представители нескольких родов имеют радиально-симметричные цветки), что сближает их с представителями подсемейства цезальпиниевых (в широком смысле).

Результаты недавних молекулярно-генетических исследований хлоропластных генов *matK* и *trnL* показали, что трибы Sophoreae и Swartzieae не монофилетичны, а также подвергли сомнению положение отдельных родов в системе базальных мотыльковых. Однако состав большинства полученных монофилетических групп согласуется с принятым на основе морфологических признаков трибовым делением (Herendeen, 1995; Doyle et al., 2000; Ireland, Pennington, Preston, 2000; Повыдыш, 2016).

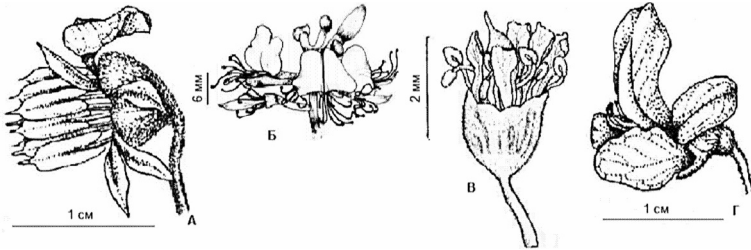
По итогам Международной легуминистической конференции (LPWG, 2013) были сформулированы предложения к созданию новой системы семейства бобовых. В частности, отмечена необходимость придавать таксономический статус (подсемейства, трибы, подтрибы) только монофилетическим группам, а предпочтение при обнародовании новых таксонов отдавать группам, имеющим помимо молекулярных и морфологические синапоморфии.

Одна из наиболее спорных групп в составе базальных мотыльковых, монофилетичность которой, однако, оказалась неизменной при анализе последовательностей хлоропластных генов *matK* и *trnL* в не-

скольких независимых исследованиях, объединяет 7 небольших, по большей части неотропических родов – *Dussia* Krug et Urb. ex Taub. (11 видов), *Myrocarpus* Allemão (5 видов), *Myroxylon* L. f. (2 вида), *Myrospermum* Jacq. (1 вид), *Amburana* Schwacke et Taub. (2 вида), *Mildbraedi dendron* Harms (1 вид) и *Cordyla* Lour. (7 видов) (Doyle et al., 1997; Pennington et al., 2001; Cardoso et al., 2012, 2013, Пovyдыш, 2016).

Этот неожиданный результат полностью опроверг устоявшиеся взгляды на положение данных родов в системе мотыльковых. Так, роды *Myrospermum*, *Myroxylon* и *Amburana* Г.П. Яковлев (1991) объединял в составе трибы Myrospermeae; *Myrocarpus* предлагалось относить к трибе Leptolobieae. Род *Dussia* традиционно относили к трибе Diplotropideae, роды *Mildbraedi dendron* и *Cordyla* входили в состав трибы Swartzieae (Polhill, 1981; Яковлев, 1991).

Данная группа крайне неоднородна с точки зрения морфологии цветков (рис. 1): представители *Dussia* и *Myrospermum* имеют мотыльковые цветки, венчик *Myroxylon* является «неясно-мотыльковым» – имеет четко дифференцированный флаг, тогда как остальные лепестки почти одинаковы и сильно редуцированы. Представители *Cordyla* и *Mildbraedi dendron* имеют «шварциоидные» цветки, лишённые лепестков и с большим числом тычинок. Венчик *Amburana* представлен одним лепестком. *Myrocarpus* Allemão – единственный представитель клады, имеющий радиально-симметричный венчик.



**Рис. 1. Цветок:** А. *Myroxylon balsamum* (El Salvador, G.P. Lewis, C.L. Hughes, 19.02.1989 – К); Б. *Amburana cearensis* (по Cardoso, 2008); В. *Myrocarpus fastigiatus* (по Sartori, Azevedo, 2004); Г. *Myrospermum frutescens* (Nicaragua, dept. Esteli. J. Chamberlain, J.J. Hellin, P. Elgaard, 14.03.1991 – К).

Несмотря на отсутствие общих морфологических признаков, было предложено рассматривать данную группу в качестве трибы Amburaneae (LPWG, 2013), на основании ряда «немолекулярных» синапоморфий, в том числе близких химических компонентов – бальзамы (*Myrocarpus*, *Myrospermum*, *Myroxylon*), кумарины (*Amburana*),



смолы (*Dussia*), а также наличие железок в эпидермисе листьев у ряда родов (*Cordyla*, *Mildbraediodendron*, *Myrocarpus*, *Myrospermum*, *Myroxylon*). Другие исследователи принимают более «осторожное» название «Amburana-group» (Cardoso et al., 2012, 2013).

В соответствии с современными представлениями, признаки строения цветка не играют решающей роли при реконструкции филогенетических взаимоотношений базальных мотыльковых (Cardoso et al., 2013), однако отвергать таксономическую значимость таких признаков, как симметрия венчика, число и степень срастания тычинок, на наш взгляд преждевременно.

При проведении таксономической ревизии обсуждаемых родов и молекулярно-филогенетического анализа базальных мотыльковых в целом, мы оставили вопрос о ранге и составе данной группы открытым по ряду причин. Так, в молекулярно-генетических исследованиях род *Dussia* был представлен лишь 3 видами, род *Cordyla* – 2 видами. Для всех родов группы гербарный материал крайне скуден. Это объясняется трудной доступностью представителей данных родов в природе. Новые сборы позволят включить в молекулярно-генетические исследования большее число видов, а также более детально изучить морфологию данных родов. Включение в анализ других молекулярных маркеров, в частности ядерных генов, может прояснить состав и положение этой морфологически неоднородной группы.

Такие неоднозначные примеры ставят под сомнение универсальность концепции строгой монофилии. По нашему мнению, определение границ таксонов и установление родственных отношений между ними всегда находится в большой зависимости от интуиции и опыта систематика и именно «субъективность» таксономических решений отражает личный вклад исследователя в систему изучаемой группы.

### Литература

Повыдыш М.Н. Систематика и филогения базальных мотыльковых. Дис. ... докт. биол. наук. СПб. 2016. 427 с.

Яковлев Г.П. Бобовые земного шара. Л. Наука, 1991. 144 с.

Cardoso D., de Queiroz L.P., Pennington R.T., de Lima H.C., Fonty É., Wojciechowski M.F., Lavin M. Revisiting the phylogeny of papilionoid legumes: New insights from comprehensively sampled early-branching lineages // Amer. J. Bot. 2012. Vol. 99, N 12. P. 1991–2013.

Cardoso D., de Queiroz P., de Lima H.C., Sukanuma E., Van den Berg C., Lavin M. A molecular phylogeny of the vataireoid legumes underscores floral evolvability that is general to many early-branching papilionoid lineages // Amer. J. Bot. 2013. Vol. 100, N 2. P. 403–421.

Doyle J.J., Doyle J.L., Ballenger J.A., Dickson E.E., Kajita T., Ohashi H. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the Leguminosae: taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 541–554.

Doyle J.J., Chappill J.A., Bailey C.D., Kajita T. Towards a comprehensive phylogeny of legumes: evidence from *rbcL* sequences and nonmolecular data // Advances in Legume Systematic. Pt. 9. Kew, Richmond, 2000. P. 1–20.

Herendeen P.S. Phylogenetic relationships of the Swartzieae // Advances in Legume Systematics. Pt. 7. Kew, Richmond, 1995. P. 123–133.

Ireland H., Pennington R., Preston J. Molecular systematic of the *Swartzia* // Advances in Legume Systematics. Vol. 9. Kew, Richmond, 2000. P. 217 – 233.

LPWG [Legume Phylogeny Working Group]. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades // Taxon. 2013. Vol. 62, N 2. P. 217–248.

Pennington R.T., Lavin M., Ireland H., Klitgaard B., Preston J., Hu J. M. 2001. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast *trnL* intron // Systematic Botany. 26 : 537–556.

Polhill R.M. Papilionoideae // Advances in Legume Systematics. Ed. R.M. Polhill, P.H. Raven, Pt. 1. Kew, Richmond, 1981. P. 191–208.

## **Морфологическая эволюция – филогенез, семофилез, морфогенез или метаморфоз?**

А.Е. Пожидаев

*Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН,  
Санкт-Петербург  
rae62@mail.ru*

## **Morphological evolution – phylogenesis, semophytesis, morphogenesis or metamorphosis?**

A.E. Pozhidaev

Мы неправильно понимаем и описываем современную наблюдаемую биологическую изменчивость, а значит не можем верно описать ее возникновение и эволюционирование.

**Наблюдение.** На примере морфологических структур как гаметофитного поколения (форма пыльцы), так и спорофитного поколения (цветок, лист) наблюдаемо, что многообразие форм живых тел имеет непрерывную, геометрически упорядоченную, транзитивную (таксон- и мерон-неспецифичную и рангово независимую) структуру.

Непрерывность многообразия признаков формы дискретных (в силу поголовной смертности) живых тел приводит к парадоксальному свойству *неопределенности* формы индивидуальных живых тел. Многообразии потому и непрерывно, что никакие дискретные формы в нем не существуют – не *о-предéлены*, не выделены, не отграничены.

Непрерывное многообразие не может быть описано никакой классификацией. Делить непрерывное многообразие на дискретные формы такое же бесперспективное занятие, как перечислять бесконечность. Континуум – самая мощная бесконечность.

Закономерности наблюдаемого многообразия транзитивны (по С.В. Мейену) – перекрывают границы таксонов и меронов – результатов классифицирования на дискретные неперекрывающиеся классы, неосуществимого в принципе в случае непрерывного многообразия. Транзитивность закономерностей многообразия означает, что параллелизмы закономерного сходства форм живых тел существенно перекрывают те границы, которые могут быть объяснены на основе представлений о генетической наследственности (матричное копирование), родстве (монофилетичности) таксонов и гомологии структур (меронов).

Биологическое многообразие оказывается упорядоченным и без нашего классифицирования (Ариаднина нить Линнеевской классификации). Упорядочены не таксоны, типы и классы (универсалии), онтологический статус и способы полагания которых мы можем добросо-

вестно обсуждать. Таксоны всегда существуют в каком-то смысле, поэтому и имеют автора и типовой таксон или типовой образец. В закономерное многообразие оказываются геометрически-наглядно упорядочены сами наблюдаемые живые тела – единичные предметы абсолютной реальности (натуралии), онтологический статус которых явлен нам самым недвусмысленным образом в непосредственное чувственное восприятие. Он *очевиден*, наблюдаем и абсолютно достоверен.

Структура многообразия живых тел симметрична и периодична и поэтому не имеет преимущественного направления. Вместе с направлением формально возникает представление о цели, которая тут же порождает проблему целеполагания и финальности развития (морфологической эволюции) – еще одна теоретическая мина из целого веера «вечных проблем» которым теперь нет нужды искать натурального соответствия. Многообразие совершенно (Платоновы тела) и усовершенствовано быть не может.

Отклонения нетипичной (новой) для таксона формы (новый тип организации, родовой признак таксономической группы надвидового ранга) – возникает закономерно, сразу в совершенном виде, за одно поколение, скачком. Без случайных мутаций, генетического полиморфизма, наследования, перестроек генома, гибридизации, горизонтального переноса; без влияния среды обитания и лимитирующих факторов, борьбы, отбора и поиска; без дивергентной и постепенной приспособительной эволюции, длительного совершенствования функции, постепенной трансформации из предшествующего состояния; без морфогенеза. То есть, без всех тех аспектов биологической эволюционной теории, которые в рамках современных представлений являются ее содержательной стороной, биологическим смыслом.

Таким образом, наблюдаются совершенно иные свойства многообразия форм живых тел, далекие от используемых теоретических моделей (ароморфоз, типогенез, счастливые монстры, макро-мутации, геномные перестройки и др.).

**Цель.** Эволюция непосредственно наблюдается и может быть задокументирована как натуральное явление только и исключительно в смене морфологии фоссилизированных живых тел в слоях геологических отложений (палеонтологическая летопись). Никаких других наблюдаемых свидетельств эволюции у нас нет. Поэтому объяснить явление эволюции – это значит объяснить или хотя бы корректно и достоверно описать, а потом и правдоподобно смоделировать именно морфологическую эволюцию.

**Филогенез** дает ответ не на тот вопрос. Нас интересует не родство и не последовательность возникновения монофилетических таксонов,

а именно сходство – наблюдаемое многообразие форм живых тел и свойства этого многообразия.

Родство не наблюдаемо в принципе. Родство – это отношение, а не свойство. Свечи мы не держали и свидетелями события не были, достоверно родство можно подтвердить только косвенно – по генетически наследуемым матрично копируемым структурам (кодирование, транскрипция, трансляция).

Развитие молекулярных методов привело к распаду синтеза морфологической эволюции и генетики, предложенного в синтетической теории эволюции (СТЭ). Молекулярные подходы уже не ставят своей задачей объяснять причинно морфологическую и приспособительную эволюцию. Однако все таксоны определены морфологически, и эволюция наблюдается как смена именно морфологии живых тел. Если же сходство не может быть объяснено родством, значит – сходство не определяется генетически.

Филогенетическая гипотеза строится на принципе парсимонии – экономии, минимизации параллелизмов и реверсий, что полностью не учитывает наблюдаемой изменчивости.

**Семофилетические** построения обычно исходят из геометрии и строятся по логике, которую диктует сама биологическая форма. Поэтому часто бывают не верны больше в том смысле, что этот граф укоренен. В него введено направление, процессуальность, после чего граф читается как ряды, направленная последовательность, траектория трансформации, история развития.

**Морфогенеза** как исторической последовательности преемственных форм не существует. Генезис формы невозможен – ни одна форма не является причиной другой, так как в непрерывном многообразии дискретных форм не существует (поэтому оно и непрерывно, а форма индивидуальных живых тел обладает свойством неопределенности).

Не имеет смысла задаваться вопросом – плавно и медленно (градуализм), или быстро и резко (пунтуализм, сальтационизм) протекает морфологическая эволюция. И сама типичная форма, и ее варианты, и резко уклоняющиеся формы – все формы одинаково закономерны и принадлежат одному многообразию.

**Метаморфоз.** Наблюдаемо, что во всех таксонах в каждом поколении и во всех жизненных циклах, параллельно возникают одни и те же отклоняющиеся формы, их ряды и многообразие в целом (непрерывное, симметричное, периодичное и транзитивное).

Отклоняющиеся формы вполне фертильны и определенно участвуют в дальнейшем размножении. Таким образом, в каждом жизненном цикле и в ряду поколений постоянно с определенной частотой

происходит параллельное возникновение отклоняющихся форм и их «моментальная» реверсии к типичному состоянию в следующем жизненном цикле прямых потомков. Очевидно, что форма (и отклоняющаяся, и типичная) не наследуется (не повторяет родительские признаки, и с большой вероятностью не будет повторена в фенотипе потомков уже следующего жизненного цикла), а воспроизводится (одна из форм закономерного и непрерывного многообразия). Предположение же о возможности индивидуального наследования всего непрерывного многообразия делает на свой лад бессмысленной саму идею наследственности, как физической передачи зачатков своеобразия и уникальности. Текущая, неопределенная форма не может копироваться, а значит не может наследоваться генетически по матричному принципу.

Индивидуальная изменчивость повторяет изменчивость высших таксонов. Появление среди типичных пыльцевых зерен в качестве отклонения формы, характерной для далекого, неродственного таксона, означает, что те же самые морфогенетические и онтогенетические изменения, возникновение которых в ходе исторического процесса мы называем макроэволюцией – происходят вокруг нас, сейчас, в настоящее время и чуть ли не ежедневно, как в гаметофитном (пыльца), так и в спорофитном поколениях (лист, цветок).

Таким образом, требует наблюдения, а не определений и логических доказательств, что сегодня, у современных растений отклоняющиеся формы могут возникать без действия предполагаемых и принципиально ненаблюдаемых явлений и причин, таких как родство (это отношение и потому не наблюдаемо) и дивергенция (в силу исторической длительности не наблюдаема в принципе).

Эволюция может быть описана на основе представлений о метаморфозе формы (текущей по Гете, транзитивной по Мейену, неопределенной в оригинальной концепции). Явление метаморфоза может быть понято не как появление (процесс, генезис, изменчивость), а как состояние (паттерн, структура многообразия). Метаморфоз – это трансформизм (историческое изменение, эволюция) иного рода, где вполне статичные соображения о симметрии, изомерии, периодичности (свойства структуры многообразия) приобретают смысл естественной причины биологического многообразия.

Причины метаморфоза (текуести, транзитивности) формы не в упорядоченности многообразия, а в его непрерывности, неизбежным следствием которой является свойство неопределенности формы индивидуального (уникального) дискретного (смертного) живого тела. Дискретность – это следствие смертности живых тел, а не свойство их формы. Индивидуально, неделимо, непрерываемо бытие живого тела,

сама жизнь (теория ее возникновения – биопоэз). Форма многообразия непрерывна (не имеет частей), а индивидуальная форма – текуча, транзитивна, обладает неопределенностью.

**Метафизика.** Современная биология самым своим языком, способом описания, (иерархическая классификация, типологическое описание) и способом полагания своего предмета, привязана к идее-сущности-форме-роду-классу (типология). Вопрос о структуре многообразия для нас решен еще до начала исследования – биологическое многообразие имеет для нас однозначно родо-видовую структуру (каждое естественное живое тело должно быть определено до вида; каждый монофилитический таксон может быть выделен с точностью до живого тела; каждый вид входит в один род). Это определяет и способ представления своего предмета, способ его описания и моделирования, и представление о причинности, достоверности и познавательную позицию.

Номотетизация биологии (программа Мейена) не осуществима в типологическом контексте, так как закономерности, способ упорядоченности, структура многообразия – не типологичны.

Задача описания наблюдаемого непрерывного и транзитивно упорядоченного многообразия живых тел требует радикальной перестройки естественно-научного дискурса. С точки зрения биологического многообразия представление о предмете и объекте эволюционной теории, способы описания, критерии достоверности, познавательная позиция и сама субъект-объектная аппозиция выглядят иначе.

Живое тело – это не явление, а событие, не объект, а предмет (натуралия), чье существование (и наше знание о нем) абсолютно достоверно. Субъект (внутреннее Я, которое знает, что существует) – это тоже живое тело (познать самого себя). Смертность живого тела означает фундаментальную ограниченность и конечность всякого опыта и всякого познания. Поэтому метафизика неизбежна, отказ от метафизики невозможен (просто метафизики могут быть разные).

Для достижения достоверного знания о морфологии живых тел мы можем занять познавательную позицию свидетеля уникальных событий, предпочтя ее позиции наблюдателя повторяющихся явлений.

Неопределенность формы живого тела означает неопределенность будущего (будущего нет).

# Гранулярные структуры в развивающихся и зрелых спородермах мохообразных

С.В. Полева

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова,  
Москва

svetlanapolevova@mail.ru

## Granular structures in developing and definitive sporoderms of bryophytes

S.V. Polevova

Ультраструктура спородермы в трех главных группах мохообразных устроена существенно разным образом. Спородерма основной массы настоящих мхов сочетает в себе гранулярные структуры в наружном слое и ламеллятные элементы во внутреннем. В спородерме печеночников описаны только ламеллятные структуры. Небольшая группа антоцеротовых имеет исключительно гранулярную спородерму (Schuette, Renzaglia, 2010; Polevova, 2012).

Клеточная стенка спор мохообразных начинает формироваться одинаково на стадии спороцитов. Во всех группах мохообразных, прежде чем приступить к мейозу, спороциты формируют инициальную оболочку, а под ней начинают откладывать полисахаридную специальную оболочку. Претерпев мейоз, как правило, по симультанному типу, спороциты формируют тетраэдрические тетрады спор. В редких случаях мейоз протекает по сукцессивному типу (*Amblystegium*, *Aneura*, *Riccardia*) и формируются тетрады других типов (Brown, Lemmon, 1988). Получившиеся в результате мейоза четыре молодых споры продолжают откладывать специальную оболочку в первую очередь между молодыми спорами. Специальная оболочка, отложенная спороцитом, обычно не отличается по структуре и электронной плотности от специальной оболочки отложенной молодыми спорами. Межспоровые участки в тетраде спор точно маркируют ту часть, специальной оболочки, которая сформирована спорами после мейоза. На этой стадии сходство между печеночниками, мхами и антоцеротовыми заканчивается, и дальнейшее построение спородермы происходит в трех основных группах мохообразных по разным сценариям.

У печеночников после мейоза в хорошо развитой специальной оболочке формируются трехслойные ламеллы (TPL tripartitelamellae, WLCL white-line-centredlamellae). Они начинают формироваться над плазмалеммой сначала на дистальной полусфере, затем этот процесс захватывает всю поверхность споры. Новые ламеллы закладываются



между плазмалеммой и первой и последующими ламеллами центростремительно. Постепенно на TPL начинает откладываться спорополленин. Под самой внутренней ламеллой формируется эндоспорий. Процесс созревания экзоспория начинается с самых внутренних ламелл и распространяется на все более наружные, параллельно, также изнутри наружу, начинает разрыхляться и исчезать специальная оболочка. Периспорий у печеночников не формируется. Гранулы ни на одной стадии развития спородермы не выявлены. Хотя у всех изученных представителей отмечены предшественники экины (*capitulateprecursors*, *exineprecursors*) в виде шапочки, которые венчают цитоплазматические выступы на дистальной полусфере молодых спор и не имеют следов ламеллярности (Renzaglia et al., 2015).

У настоящих мхов археспориальные клетки формируют инициальную оболочку, затем начинают откладывать специальную оболочку, но эти процессы протекают быстро и оболочка не бывает толстой. После мейоза под тонким слоем специальной оболочки формируется тонкий электронно-темный слой молодого экзоспория, на дистальной полусфере более толстый, на проксимальной гораздо тоньше. В молодом экзоспории выявляются ламеллы, которые интерпретируются как TPL (WLCL). До разрушения инициальной оболочки в специальной оболочке выявляются электронно-плотные гранулы (Филина, Филин, 1987). После разрушения инициальной и специальной оболочек над плазмалеммой начинает центростремительно откладываться эндоспорий, а снаружи экзоспория центробежно-гранулярный материал периспория (Wallace et al., 2011). Так происходит формирование спородермы на дистальной полусфере. На проксимальном полюсе очень рано формируется апертура как линзовидное тело, которое обрамляется валиком электронно-контрастного материала. Однако имеются несколько существенных исключений у *Sphagnopsida* и *Andreaeopsida*.

Спородерма сфагновых мхов устроена гораздо толще и сложнее, чем у большинства мхов. Он состоит из наружного, легко опадающего периспория (перина, скульптина), электронно-светлого слоя с ламеллами, которые соединяют периспорий с экзоспорием. Экзоспорий состоит из двух частей: наружный гомогенный слой В и внутренний ламеллярный слой А. Эндоспорий тоже неоднородный, в нем можно различить гранулярный наружный слой, гранулы которого устойчивы к ацетолузу, что дает аргумент относить этот слой к экзоспорию и два внутренних слоя, неравномерно утолщенных. Слой А экзоспория первым возникает между специальной оболочкой и плазмалеммой как темный слой, в котором выявляются ламеллы. В конце формирования слоя А, когда тетрада спор еще объединена инициальной оболочкой,

начинает центростремительно откладываться эндоспорий. На проксимальном полюсе под экзоспорием А начинает откладываться материал гранулярного слоя, формируя апертуру. Слой В также формируется еще под инициальной и специальной оболочками, но завершает формирование раньше эндоспория. После разрушения инициальной оболочки на поверхности молодого экзоспория откладывается светлый слой с ламеллами, а снаружи от него – гранулярный периспорий (Renzaglia et al., 2015) = скульптина (Филина, Филин, 1985). Периспорий у зрелых спор легко опадает, а вот судьба эндоспория имеет важное продолжение, так как при прорастании в протонему этот слой сильно и неравномерно утолщается.

У *Andreaea* и *Andreaebryum* спорциты отходят от инициальной оболочки и формируют довольно толстую специальную оболочку, проходят мейоз и продолжают откладывать специальную оболочку уже вокруг каждой молодой споры. В специальной оболочке над плазмалеммой появляются осмиофильные глобулы, которые вскоре выявляются по всей толщине специальной оболочки. Осмиофильные глобулы (пластины) появляются сначала на дистальной полусфере, но вскоре вся поверхность споры становится окруженной слоем глобул. Инициальная оболочка разрыхляется, специальная оболочка перестает выявляться и осмиофильные глобулы заполняют все пространство между спорами. Самый внутренний слой глобул имеет меньшую электронную плотность, наружные электронно-темные глобулы располагаются более рыхло. Одновременно изнутри споры начинает откладываться светлый эндоспорий (Renzaglia et al., 2015). Только самые первые осмиофильные глобулы (пластины) на дистальной полусфере можно в какой то мере сопоставить с короткими TPL нагруженными спорополленином (Филина, Филин, 1984). Все остальные картины построения спородермы не позволяют сомневаться в их гранулярной природе. Следов апертуры не выявлено ни на одной стадии развития спородермы.

У антоцеротовых под инициальной оболочкой развивается мощная специальная оболочка, которая позволяет молодым спорам заполнять все пространство внутри цилиндрической по всей длине коробочки. У *Anthoceros agrestis* на расстоянии 2,7 мм от стопы в специальной оболочке начинают появляться электронно-плотные гранулы, их становится все больше, они начинают формировать слой над плазмалеммой. На расстоянии 3,6 мм гранулы сливаются в плотный покровный слой с белой линией в центре, которая очень быстро становится толще и серее. Специальная оболочка очищается от гранул. Вскоре к покровному слою изнутри начинают присоединяться электронно-плотные гранулы, а на проксимальном полюсе формируется выпячивание по-

кровного слоя, заполненное небольшим количеством гранул двух размерных классов, характерных для лезуры. К расстоянию 4,1 мм, когда под покровным слоем лежит один слой свободных гранул, а покров становится гомогенным, в специальной оболочке снова появляются электронно-плотные гранулы, которые откладываются на покровный слой. При длине коробочки 7,6 мм спородерма имеет наибольшую толщину – 10 слоев гранул под покровным слоем, начинают увеличиваться размеры протопластов спор, специальная оболочка перестает выявляться. На расстоянии 10 мм экзоспорий достигает зрелости по толщине и химизму, протопласт достигает максимальных размеров так, что споры занимают весь просвет коробочки и под экзоспорием формируется тонкий эндоспорий.

Сравнивая строение и развитие спородермы базальных групп сфагновых и андреевых с более продвинутыми мхами видно, что настоящие мхи демонстрируют ускорение развития оболочки спор, в результате она становится тоньше и в ней большую роль начинает играть апертура, как в процессе развития, так и при прорастании споры. Однако мхи не теряют способности формировать и гранулы и ламеллы в процессе развития оболочки, что, вероятно, способствовало их высокой пластичности и широкому распространению. Ламеллятные структуры в оболочке гораздо эффективнее выполняют барьерные функции, чем гранулярные. Разнообразие печеночников достаточно высокое, по сравнению с антоцеротовыми. При развитии гранулярного компонента спородермы антоцеротовых, барьерную функцию берет на себя необычайно мощная специальная оболочка. Поэтому, несмотря на привлекательность интеркалярно нарастающей коробочки для изучения хода спорогенеза, работ по формированию спородермы антоцеротовых опубликовано так мало. Ставка исключительно на гранулярные структуры в спородерме, видимо, не способствует процветанию антоцеротовых, и они остаются скромной группой растений.

Работа поддержана грантом РФФИ № 14-04-00044 А.

### Литература

*Brown R.C., Lemmon B.E.* Sporogenesis in Bryophytes // *Advances in Bryology*. 1988. Vol. 3. P. 159–223.

*Brown R.C., Lemmon B.E., Shimamura M., Villareal J.C., Renzaglia K.S.* Spores of relictual bryophytes: diverse adaptations to life on land // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2015. Vol. 216. P. 1–17.

*Renzaglia K.S., Lopez R.A., Johnson E.E.* Callose is integral to the development of permanent tetrads in the liverwort *Sphaerocarpos* // *Planta*. 2015. Vol. 241. P. 615–627.

*Schuette S., Renzaglia K.S.* Development of multicellular spores in the hornwort genus *Dendroceros* (Dendrocerotaceae, Anthocerotophyta) and the occurrence of endospory in Bryophytes // *Nova Hedwigia*. 2010. Vol. 91, N 3–4. P. 301–316.

*Wallace S., Fleming A., Wellman C.H., Beerling D.J.* Evolutionary development of the plant and spore wall // *AoB PLANTS*. 2011. plr027.

*Филина Н.И., Филин В.Р.* Развитие и строение спородермы *Plagiothecium laetum* (Ehrh.) B.S.G. (Plagiotheciaceae, Musci) // *Вестн. Моск. Ун-та. Сер.16. Биол.* 1987. № 1. С. 29–37.

*Филина Н.И., Филин В.Р.* Развитие и строение спородермы *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw. (Sphagnaceae, Musci) // *Вестн. Моск. Ун-та. Сер. 16. Биол.* 1985. № 1. С. 51–60.

*Филина Н.И., Филин В.Р.* Развитие и строение спородермы *Andreaea rupestris* Hedw. (Andreaeaceae, Musci) // *Вестн. Моск. Ун-та. Сер.16. Биол.* 1984. № 3. С. 86–100.

*Polevova S.V.* Sporoderm ultrastructure in *Anthoceros agrestis* Paton 1979 // *Arctoa*. 2012. Vol. 21. P. 63–69.

**Ультраструктура и развитие спородермы  
*Andreaeobryum macrosporum* (Andreaeobryopsida)**

С.В. Полева<sup>1</sup>, М.А. Колесникова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

*svetlanapolevova@mail.ru*

<sup>2</sup> *Московский Физико-Технический институт, Долгопрудный*

**Ultrastructure and development of sporoderm in  
*Andreaeobryum macrosporum* (Andreaeobryopsida)**

S.V. Polevova, M.A. Kolesnikova

*Andreaeobryum macrosporum* Steere et В.М. Murray был открыт и описан Steere et Murray (1976) как новый вид и новый род. В дальнейшем его выделили в отдельный порядок Andreaeobryales в составе класса Andreaeopsida (Murray, 1988). Murray (1988) отметила сходства *Andreaeobryum* с *Takakia* и некоторыми примитивными печеночниками из Haplomitriopsida. Молекулярно-генетические работы подтвердили обособленное положение *Andreaeobryum*. Ранг класса Andreaeobryopsida был присвоен В. Goffinet и W.R. Buck (2004). Однако согласно молекулярно-генетическим работам Andreaeobryopsida располагается не между примитивными печеночниками и мхами, а сближается с *Andreaea* (Newton et al., 2000; Shaw, Renzaglia, 2004; Chang, Graham, 2011).

До недавнего времени *Andreaeobryum* был известен на Аляске и в сопредельных районах Канады, но в 2015 его нашли в Якутии на хребте Сетте-Дабан в Верхоянье, примерно в 3000 км западнее ближайшего известного местонахождения на Аляске (Ignatov et al., 2015). Это первая находка и рода, и класса Andreaeobryopsida за пределами Северной Америки. Вид рос на выходах известняка выше границы леса в поясе кедрового стланика. В данной работе обсуждается строение спор азиатских растений, которые были собраны в 2015 и 2016 годах.

Споры в закрытых коробочках были ярко оранжевого цвета при рассмотрении в отраженном свете, но при изучении в проходящем свете были хорошо заметны хлоропласты. Все изученные коробочки содержали некоторое количество abortивных спор. Такие споры имели более интенсивный цвет и хорошо отличались как на светооптическом уровне (СМ), так и при изучении на трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ). В ультраструктуре таких спор перина и экзина выражена лучше, а интина менее толстая, чем у нормальных спор. Форма abortивных спор сильно зависит от степени сжатия со-

седними нормальными спорами в коробочке. На светооптическом уровне споры имеют грануляно-морщинистую поверхность. На сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) видно, что споры имеют гранулярную поверхность, гранулы располагаются тесными агрегатами, между которыми в узких щелях видны очень мелкие гранулы или даже гладкая поверхность.

При изучении ультраструктуры зрелой спородермы на ТЭМ выявляются два слоя спородермы, наружный – гранулярный и внутренний – гомогенный. Гомогенный слой можно подразделить на наружную и внутреннюю части. Самая внутренняя часть гомогенного слоя – наиболее электронно-прозрачная, но не на всех срезах ее удается выявить. Она нечувствительно сливается с клеточными стенками, если спора многоклеточная. Наружная часть гомогенного слоя имеет серые пятна, которые становятся темнее кнаружи. Изучение гомогенного слоя при помощи конфокального микроскопа и флуоресцентного красителя на целлюлозу (berberine) показало неоднородность этого слоя. Внутренняя его часть окрашивается в голубой цвет, а наружная – в желтый, который соответствует присутствию целлюлозы в клеточной стенке. Снаружи от гомогенного располагается гранулярный слой, который тоже неоднороден и содержит во внутренней части тесно расположенные серые и темные гранулы, а в наружной части состоит только из электронно-темных гранул. Темные гранулы наружного слоя располагаются большими группами, между которыми видны глубокие щели, достигающие обычно до внутренних гранул, а у некоторых спор и до гомогенного слоя. Темные гранулы во внутренней части имеют более стабильные размеры 0,1–0,5 мкм. Темные гранулы в наружном рыхлом слое крупнее и сильно изменчивы по размерам (0,5–2,0 мкм). У ацетолизированных спор гомогенный слой не сохраняется. Гранулярный слой ацетолизоустойчивый, но часто растрескивается и даже распадается на фрагменты.

В процессе формирования спор спорозит формирует тонкую, гранулярную электронно-серую инициальную оболочку, а под ней начинает откладывать электронно-прозрачную специальную оболочку. Специальная оболочка откладывается глобулами, между которыми видны электронно-темные мелкие включения. После мейоза специальная оболочка продолжает откладываться между молодыми спорами и достигает толщины 5–10 мкм. Во внутренней части специальной оболочки начинают выявляться электронно-плотные мелкие гранулы, включения между глобулами специальной оболочки к этому времени не видны. Количество гранул в специальной оболочке все возрастает,

они начинают отличаться по электронной плотности и размерам. Таким образом, паттерн зрелой спородермы *Andreaeobryum* формируется по всей толщине специальной оболочки задолго до её разрушения и высвобождения молодых спор в полость коробочки, что имеет значительное сходство с картиной, описанной Н.И. Филиной и В.Р. Филиным (1984) для *Andreaea*.

По ультраструктуре спородермы *Andreaeobryum* отличается от всех прочих мхов, кроме *Andreaea*. Ультраструктура и развитие спородермы у последнего рода было изучено у двух видов, *A. rothii* (Brown, Lemmon, 1984) и *A. rupestris* (Филина и Филин, 1984). Результаты этих исследований сходны, хотя авторы пользуются разной терминологией. Основное отличие касается интерпретации наружного гранулярного слоя, для которого Brown, Lemmon (1984, 1988; Brown et al., 2015) используют термин перина, а Филина и Филин (1984) называют этот слой экзиной. Обе группы исследователей согласны в том, что у *Andreaea* не выявляются ламеллятные структуры в спородерме, в том числе и в развитии (Brown et al., 2015; Schuette et al., 2009). Brown, Lemmon (1984, 1988; Brown et al., 2015) описывают формирование спородермы, как отложение осмиофильных гранул между специальной оболочкой и плазмалеммой споры, а Филина и Филин (1984) описывают формирование осмиофильных гранул как преобразование внутренних слоев специальной оболочки в экзину. Внутренний слой – интину – оба коллектива авторов описывают как формирующуюся в последнюю очередь над плазмалеммой центростремительно.

В.Е. Brown и R.C. Lemmon (1988) опубликовали несколько микрографий спородермы *Andreaeobryum*, однако из текста и подписей остается неясным где авторы проводят границу между экзиной и периной. Внутренний гомогенный слой достаточно обоснованно интерпретируется как интина, что согласуется с мнением В.Е. Brown и R.C. Lemmon (1988) для Американских растений *Andreaeobryum*. Наружная часть гранулярного слоя из крупных электронно-темных гранул хорошо согласуется с периной, наружным слоем, который обычно отмечается в спородерме большинства мхов. Интерпретация внутренней части гранулярного слоя встречает определенные трудности. Наличие мелких гранул в специальной оболочке до распада тетрад спор по нашим данным и на микрографиях опубликованных В.Е. Brown и R.C. Lemmon (1988) говорит в пользу мнения Н.И. Филиной и В.Р. Филина (1984), которые выявили подобные гранулы в специальной оболочке у *Andreaea*, о том, что гранулы можно считать элементами экзины, поскольку перина не может формироваться, пока сохра-

няется специальная оболочка. При сравнении нормально развитых спор и abortивных можно заметить, что гранулярный слой у abortивных спор толще и гранулы располагаются концентрированно. У нормальных спор по мере роста гранулярный слой сильно растягивается, утончается и даже фрагментируется, что особенно заметно у многоклеточных спор. Именно эти щели и выявляются на поверхности спор между массивами гранул на СЭМ.

Вслед за В.Е. Brown и R.C. Lemmon (1984, 1988), мы интерпретируем наружную часть гранулярного слоя как перину, внутреннюю часть вслед за Н.И. Филиной и В.Р. Филиным (1984) как экзину, а гомогенный слой как интину. При этом у *Andreaeobryum* и *Andreaea* экзина имеет уникальное для мхов гранулярное строение, причем у *Andreaeobryum* экзина состоит из двух типов гранул (электронно-серых и электронно-темных). Споры *Andreaeobryum* имеют эндоспорический тип прорастания и высыпаются из коробочки уже многоклеточными (до 11 клеток в исследованных спорах), хотя бы у части спор коробочки. Подобное явление отмечено и для *Andreaea* (Nishida, 1978; Nehira, 1983; Schuette, Renzaglia, 2010).

#### Литература

Филина Н.И., Филин В.Р. Развитие и строение спородермы *Andreaea rupestris* Hedw. (Andreaeaceae, Musci) // Вестник Моск. ун-та, Сер. 16, Биология. 1984. Т. 89. С. 86–100.

Brown R.C., Lemmon B.E. Spore wall development in *Andreaea* (Musci: Andreaeopsida) // Amer. J. Bot. 1984. V. 71. P. 412–420.

Brown R.C., Lemmon B.E. Sporogenesis in bryophytes // Advances in Bryology. 1988. Vol. 3. P. 159–223.

Brown R.C., Lemmon B.E., Shimamura M., Villareal J.C., Renzaglia K.S. Spores of relictual bryophytes: diverse adaptations to life on land // Rev. Palaeobot. Palynol. 2015. Vol. 216. P. 1–17.

Goffinet B., Buck W.R. Systematics of the Bryophyta (mosses): from molecules to a revised classification // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 2004. Vol. 98. P. 205–239.

Ignatov M.S., Spirina U.N., Ignatova E.A., Krug M., Quandt D. On the systematic position of the moss genus *Catoscopium*, with a new approach to the peristome reduction study. // Arctoa. 2015. Vol. 24, N. 2. P. 389–415.

Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanov O.V., Ivanova E.I., Kolesnikova M.A., Polevova S.V., Spirina U.N., Voronkova T.V. *Andreaeobryum macrosporum* (Andreaeobryuopsida) in Russia, with additional data on its morphology // Arctoa. 2016. Vol. 25. P. 1–51.

Murray B.M. Systematics of the Andreaeopsida (Bryophyta): two orders with links to Takakia // Nova Hedwigia, Beih. 1988. Vol. 90. P. 289–336.



*Nehira K.* Spore germination, protonema development and sporeling development // Schuster R.M. (ed.) *New Manual of Bryology*. Nichinan: The Hattori Botanical Laboratory, 1983. P. 343–379.

*Nishida Y.* Studies on the sporeling types in mosses // *J. Hattori Bot. Lab.* 1978. Vol. 44. P. 371–454.

*Schuette S., Wood A.J., Geisler M., Geisler-Lee J., Ligrone R., Renzaglia K.S.* Novel localization of callose in the spores of *Physcomitrella patens* and phylogenomics of the callose synthase gene family // *Ann. Bot.* 2009. Vol. 103. P. 749–756.

*Schuette S., Renzaglia K.S.* Development of multicellular spores in the hornwort genus *Dendroceros* (Dendrocerotaceae, Anthocerotophyta) and the occurrence of endospory in Bryophytes // *Nova Hedwigia*. 2010. Vol. 91. P. 301–316.

*Steere W.C., Murray B.M.* *Andreaebryum macrosporum*, a new genus and species of Musci from northern Alaska and Canada // *Phytologia*. 1976. Vol. 33. P. 407–410.

## **О различиях в способах перехода к псевдомонокотилии у зародышей *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae)**

Л.А. Пушкарева

Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН,

Санкт-Петербург

*pushkareva-lubov@mail.ru*

## **On differences in modes of transitions to pseudomonocotily in embryos of *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae)**

L.A. Pushkareva

Вопрос о способе перехода к псевдомонокотилии (образованию односемядольных зародышей у двудольных растений) является дискуссионным. Как известно, различные точки зрения в отношении способа перехода от двусемядольности к односемядольности привели к возникновению различных гипотез его происхождения, а также гипотез происхождения зародыша однодольных растений (например, гипотезы синкотилии, гетерокотилии, недоразвития).

К числу двудольных видов, которые характеризуются явлением псевдомонокотилии, относятся виды рода *Pinguicula* – многолетние травянистые насекомоядные растения из сем. Lentibulariaceae. Среди них имеются как двусемядольные, так и односемядольные виды. По мнению одних авторов, единственная семядоля в зародыше этих видов возникла в результате редукции одной из двух семядолей, по мнению других – на основе их конгенитального срастания. Также интересен факт, что разные односемядольные виды рода *Pinguicula* различаются по форме и типу сложения семядолей: большинство из них (например, *P. alpina*, *P. vulgaris*) имеют пликатный тип сложения семядоли, тогда как некоторые (*P. grandiflora*) – свернутый; у ряда видов (*P. grandiflora* ssp. *caussensis*) обнаружен промежуточный тип сложения семядоли; при этом семядоля зародышей может быть симметричной (например, *P. alpina*, *P. primuliflora*) и асимметричной (например, *P. balcanica*, *P. vulgaris*) (Degtjareva et al., 2004). Различия в типе сложения и симметрии семядолей у односемядольных видов являются важным систематическим признаком, однако причины их возникновения остаются неясными.

Объектом нашего исследования явилась *P. vulgaris* – в норме односемядольный вид, который, однако, проявляет стабильную способность к образованию двусемядольных проростков и разнообразных переходных форм с различной степенью одностороннего конгенитального срастания семядолей (популяция в р-не пос. Глядино, Ленин-

градская обл.); при этом для исследуемой популяции характерен сильно выраженный полиморфизм проростков (Титова, 2012). В связи с этим данный вид представляет собой перспективный модельный объект для выяснения вопроса о природе псевдомонокотилии у *Pinguicula*, а также причин возникновения различий в структуре семядолей их разных видов.

Цель нашего исследования состояла в выявлении особенностей структуры зародышей, формирующихся в пределах коробочек *P. vulgaris*, а также детальный анализ ее изменений при переходе от дикотилии к монокотилии посредством унимаргинальной синкотилии. В работе использовали методы световой и сканирующей микроскопии.

Выявлено, что в плодах *P. vulgaris* формируются многочисленные мелкие семена, расположенные на центральной плаценте. Семена в пределах коробочек варьируют по форме, размерам, степени изгиба морфологической оси (микропиле–халаза), а также по строению зародышей, т.е. проявляют гетероспермию.

Установлено, что в пределах каждой коробочки *P. vulgaris* формируются семена, содержащие зародыши шести типов: (I) крупные (0,5 мм) двусемядольные без срастания семядолей и (II) с их частичным срастанием в основании; (III) крупные (0,5 мм) односемядольные с бороздой на верхушке семядоли и (IV) без борозды; (V) мелкие (0,35–0,40 мм) односемядольные с бороздой на верхушке семядоли и (VI) без борозды. Все шесть типов зародышей дифференцированы на семядолю, гипокотиль, апекс корня и апекс побега; клетки паренхимы семядолей и первичной коры гипокотилия заполнены запасными веществами и покрыты с поверхности четким слоем эпидермы; организация апикальной меристемы зародышевого корня сходна; апикальная меристема побега без признаков заложения листовых примордиев. Однако зародыши разных типов различаются по размерам, степени изогнутости оси, способу сложения и симметрии семядоли(-ей), объему и положению апикальной меристемы побега, и некоторым другим признакам.

Зародыши I–II-го типов прямые, с плоскими, равными по длине гипокотилу и сомкнутыми семядолями, полностью скрывающими плоскую (из 3 слоев клеток) апикальную меристему побега, причем последняя S-образно изогнута, а у зародышей II-го типа слегка смещена в наклонное положение с незначительной переориентацией в сторону одной из семядолей.

Зародыши III–IV-го типов также прямые, их единственная синтетическая семядоля симметричная, пликратно сложенная, равная по длине гипокотилу, ее края слегка раздвинуты и приоткрывают лате-

ральную часть апикальной меристемы побега, которая сходна по строению с апикальной меристемой зародышей I–II-го типов. Однако у зародышей данных типов наблюдается усиление сдвига симметрии: смещение основания проводящих пучков в сторону одной из частей синтетической семядоли и переориентация апикальной меристемы побега в этом направлении (без изменения объема меристемы); причем смещение апикальной меристемы в наклонное положение становится более выраженным.

В отличие от этого, более мелкие односемядольные зародыши V–VI-го типов имеют слегка изогнутую ось и обладают асимметричной, свернутой и более короткой синтетической семядолей; причем уровни краев последней слегка смещены относительно друг друга по вертикали и раздвинуты, приоткрывая увеличенную в объеме апикальную меристему (5–6 слоев клеток). У зародышей данного типа наблюдается еще более существенный сдвиг их общей симметрии и смещение увеличенной апикальной меристемы побега из горизонтального положения в почти вертикальное.

Таким образом, односемядольность у *P. vulgaris* может достигаться на основе двух форм синкотилии – симметричной (III–IV типы зародышей) и асимметричной (V–VI типы), причем каждая форма вызывает характерный тип изменений в структуре зародыша. Выявленные различия в способе перехода к односемядольности также позволяют объяснить причины различий в строении семядолей разных односемядольных видов *Pinguicula* (Degtjareva et al., 2004). Зародыши с симметричной пликатной семядолей могут возникать в результате симметричной унимаргинальной синкотилии, тогда как зародыши со свернутой асимметричной семядолей, а также с семядолей промежуточного типа – в результате асимметричной унимаргинальной синкотилии. Однако для подтверждения этого предположения и более полного понимания закономерностей эволюции односемядольности в роде *Pinguicula* необходимы дальнейшие исследования.

### Литература

Тумова Г.Е. Биология прорастания *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) // Бот. журн. 2012. Т.97, № 9. С. 1137–1162.

Degtjareva G., Casper J., Hellwig F., Sokoloff D. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny // Bot. Jahrb. Syst. 2004. Bd. 125. S. 431–452.

## **Краев не видно: о некоторых особенностях строения плодолистиков у однодольных растений**

М.В. Ремизова

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

*margarita.remizowa@gmail.com*

## **Where are the margins? Some structural aspects of carpels in monocots**

M.V. Remizowa

Общеизвестно, что гинецей покрытосеменных является сложной конструкцией. Подтверждением этому служат многочисленные типологии гинецеев. Сложность строения гинецея во многом обусловлена сложностью самих структурных элементов, его составляющих, т.е. плодолистиков, или карпелл. Выяснение гомологий плодолистика с теми репродуктивными структурами, которые имеются у голосеменных, и выдвигание гипотез о его происхождении являются одними из самых важных направлений эволюционной морфологии растений. В целом, до сих пор не ясно, как и когда в эволюции семенных растений отделилась линия цветковых растений, как и каким образом произошло становление покрытосемянности, как и каким образом возникли цветки. Относительно происхождения цветка существует множество теорий. Важным местом всех этих теорий является становление покрытосемянности и приобретение плодолистика. Плодолистик, неважно когда он появился и какие морфологические преобразования были вовлечены в его становление, является той структурой, которая эту самую покрытосемянность и обеспечивает. В самом русском названии заключена гомология плодолистика с листом-мега-спорофиллом. Не-фолиарные гипотезы сходны в том, что стенка плодолистика и плацента, несущая семязачатки, представляют собой две отдельные структуры. Плаценту обычно понимают как некую осевую или листовидную структуру, занимающую терминальное или пазушное положение. Лист или листья, дающие начало стенке плодолистика, обворачиваются вокруг плаценты и срастаются с ней.

Вне зависимости от происхождения, в разнообразии плодолистиков хорошо выявляются два крайних типа – пликатный и асцидиатный. Их эволюционные взаимоотношения являются предметом дискуссий, в результате чего появились одноименные теории примитивности плодолистика. В настоящее время утвердилась точка зрения об исходности асцидиатного плодолистика у покрытосеменных. Как правило (но не

всегда!), в завязи полностью асцидиатного плодолистика может поместиться только один семязачаток. Можно предположить, что для увеличения числа семязачатков над мешковидной частью путем искривления устья плодолистика появилась пликатная часть. Она удлинилась, что дало возможность разместить большее число семязачатков. Для того, чтобы закрыть плодолистик на брюшной стороне, появилось постгенитальное срастание. Варьируя длину асцидиатной и пликатной зон вплоть до полного отсутствия одной из них можно получить все разнообразие плодолистиков. Итак, плодолистиков могут быть целиком асцидиатные, с асцидиатной и пликатной зонами разной длины и целиком пликатные, что покрывает все наблюдаемое разнообразие.

Как правило, эволюционные преобразования плодолистика рассматриваются на примере «двудольных» растений. В применении к асцидиатному плодолистiku его исходным типом, по-видимому, является плодолистик с сидячим рыльцем и свисающей с верхнего края семяпочкой. Отверстие на верхушке такого плодолистика «запечатано» при помощи слизи и дополнительно закрыто рыльцевыми папиллами (при их наличии). При эволюционном становлении пликатной зоны у двудольных края плодолистика в месте прикрепления семяпочки не удлинялись, и эта часть стала поперечной зоной. Именно из-за этой особенности «понадобилось» постгенитальное зарастание брюшного шва. Рыльцевые поверхности сместились на удлинившуюся пликатную зону. В таком плодолистике верхний край асцидиатной зоны (т.е. поперечная зона) не участвует в постгенитальном зарастании брюшного шва. В апокарпных гинецеях двудольных (и некоторых однодольных) растений на границе брюшного шва и поперечной зоны часто остается узкое отверстие.

Очевидно, что появление пликатной зоны было связано не только с необходимостью разместить дополнительные семязачатки вдоль вновь образованных краев. Удлинение плодолистика и расположение рылец на достаточном удалении от завязи так или иначе способствует лучшему опылению. Некоторые однодольные для удлинения верхней части плодолистика воспользовались несколько другим способом. Например, у большого числа представителей порядка *Alismatales*, имеющих апокарпный гинецей, в частности у *Alisma*, при длинном пликатном столбике (стилодии) выше места прикрепления семязачатка имеется некоторый массив тканей, т.е. в основании столбик кажется образованным асцидиатной зоной. Эта их особенность известна, но не получила должного внимания и осмысления. Если принять, что положение семяпочки в поперечной зоне краевое, т.е. на образование плаценты расходуется именно край плодолистика, а не субмаргинальные

ткани, то приходится признать, что над поперечной зоной формируется вторичный край плодолистика. В морфогенезе стенки плодолистика как бы обрастают семяпочку со всех сторон. В подобных случаях вторичный край над поперечной зоной наряду с краями в пликатной зоне участвует в образовании брюшного шва, при этом кажущаяся граница асцидиатной зоны оказывается выше ее истинной (исходной) границы. В результате постгенитального зарастания брюшного шва область над поперечной зоной оказывается изолированной от внешней среды.

Удлинение краев плодолистика может быть равномерным без видимого образования пликатной части столбика. Примером могут служить, рода тех же *Alismatales* с апокарпным гинецеем и плодолистами, которые традиционно описывают как целиком асцидиатные, – *Posidonia*, *Potamogeton*, *Najas*, *Ruppia*, *Althenia*, *Zostera*. Рыльцевая поверхность, расположенная вокруг верхушечного отверстия, обычно отделена от завязи довольно длинным столбиком, который не имеет следов постгенитального срастания и с самого начала развивается как целостная структура. Вторичный и первичный участки края плодолистика удлиняются согласованно, что и приводит к формированию полого столбика. Важно отметить, что у этих растений становится возможным постгенитальное зарастание отверстия на верхушке плодолистика. Оно чаще реализуется в плодолистиках, у которых верхушечное отверстие представляет собой щель (удлиненное, а не округлое в сечении отверстие), например у *Posidonia* и *Potamogeton*.

Работа выполнена при поддержке РФФ, проект 14–14–00250.

**«Новый вид?» для Средней России – Кипрей Лами  
(*Epilobium lamyi* F. Schultz): морфологические признаки  
и распространение**

Н.М. Решетникова

Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина,

Москва

*n.m.reshet@yandex.ru*

**«A new species?» for Middle Russia – *Epilobium lamyi*  
F. Schultz: morphological characters and distribution**

N.M. Reshetnikova

Во «Флоре Восточной Европы» А.К. Скворцов (Скворцов, 1996) основными диагностическими признаками Кипрея четырехгранного (*Epilobium tetragonum* L.) считал стеблевые листья ланцетные с наибольшей шириной ниже середины на коротких черешках или сидячие; опушение завязей из прямых простых волосков; своеобразную форму бутонов – треугольно-ланцетные сужающиеся к вершине; отсутствие укореняющихся ветвей и столонов. В личной беседе он упоминал, что листья у этого вида могут быть разнообразными. Однако в старых изданиях определителей по Средней России (Маевский, 1940; Определитель..., 1995) указывают сидячие листья с низбегающими основаниями, образующими как бы четыре грани на стебле. В сборах, хранящихся с территории Средней России в гербариях МНА и MW у всех образцов, собранных до 2000-х годов, этот признак хорошо выражен. Н.Н. Цвелёв (2007) в своей статье о кипреях Восточной Европы обращал внимание на еще один признак присущей этому виду – хорошо выраженные относительно крупные городчатые зубчики по краю листа.

В последние годы мы наблюдаем резкий прогресс *Epilobium tetragonum*: например, в Калужской области этот вид вначале А.Ф. Флёровым (1912) отмечен лишь в окрестностях Калуги на Оке по «болота: ольшаник, болотистые кустарники», в начале XXI века был широко распространен в долине Оки и в низовьях рек Угра и Жиздра и регистрировался по пойменным лугам, на залежах, нередко на песках, однако в 2010-х найдены отдельные точки по всей области, как правило, у обочин дорог, на лугах, в поймах, всего отмечен уже в 14 (из 25) административных районах региона на 44 обследованных участках. В Смоленской области пока не найден. В Московской губернии не был зарегистрирован (Сырейщиков, 1927), в середине XX века отмечен редко в приокских районах области у ручьев и по влажным склонам (Ворошилов и др., 1966), в настоящее время (наблюдения



В.Д. Бочкина) встречается чаще и также по обочинам дорог. Во Владимирской области отнесен к прогрессирующим, впервые найден в 2006 г. на залежах, обочинах дорог, ж.д. насыпях и суходольных лугах, речным пляжам – в настоящее время зарегистрирован при сеточном картировании уже на 1/5 ячеек области (Серёгин, 2012, 2014). В современной флоре Средней России указывается как свойственный степи и лесостепи (Маевский, 2014) однако ранее и в лесостепных областях он регистрировался лишь в отдельных районах (Цингер, 1885; Маевский, 1940). В настоящее время нередок в черноземной полосе по сырым и солонцеватым лугам, берегам, встречается и рос ранее и на залежах (Цингер, 1885; наблюдения в Белгородской области, в Курской области – Полуянов, 2005). Севернее отмечен, например, в Ленинградской и Новгородской областях: редко по берегам озер и у дорог (Цвелёв, 2002).

По-видимому, изменился не только характер распространения вида. А.К. Скворцов выделил на нашей территории сформировавшийся во вторичном ареале за относительно эволюционно короткий срок Кипрей краснеющий *Epilobium pseudorubescens* A. Skvorts. (из другой группы кипреев – родства американских *E. adenocaulon* Hausskn). Возможно, то же самое происходит и с *E. tetragonum*, большая семенная продуктивность и короткие сроки развития побегов позволяют этому виду быстро расселяться и эволюционировать. В последние годы в Средней России в Калужской (МНА – 2005: Перемышльский, Сухиничский р-ны; 2012 г.: Куйбышевский, Дзержинский р-ны; 2015 г.: Тарусский, Перемышльский, Ульяновский р-ны) и Московской (МНА – 2013 г.: г. Москва) областях отмечен не только типичный с низбегающими листьями *E. tetragonum*, но и растения, морфологически отличающиеся от типичной формы – они имеют сужающиеся к основанию листья, у нижних стеблевых листьев с черешками около 1–2 мм и несколько более крупные (6–7 мм) и более ярко-розовые цветки с яркими жилками на лепестках. Такие растения, согласно Н.Н. Цвелёву (2007), относятся к отдельному виду *Epilobium lamyi* F. Schultz, который А.К. Скворцов (1996) включал в состав *E. tetragonum*. По мнению Н.Н. Цвелёва, основным диагностическим признаком этого вида, кроме вышеперечисленных, по которым «практически различить эти виды невозможно», является следующий: *E. tetragonum* s. str. имеет средние и верхние стеблевые листья по краям голые, а у *E. lamyi* они покрыты очень короткими курчавыми волосками. Ранее в Европейской России *E. lamyi* был отмечен только на юге и в Крыму, а *E. tetragonum* рос по всей территории (Федченко, Флёров, 1910). Не-

давно *E. lamyi* указан и во Владимирской (Серегин, 2013), но гербарные образцы в МВ отсутствуют.

Диагностика этих видов затруднена: при просмотре материала по *Epilobium tetragonum* в гербарии МНА видно, что действительно, большинство образцов типичных *E. tetragonum* чаще имеют голые листья, но, к сожалению, среди растений, имеющих хорошо выраженные избегающие листья и мелкие цветки, находятся образцы с коротким курчавым опушением по краю верхних листьев.

В то же время наблюдения за этими формами в природе убеждают, что, вероятно, мы имеем дело все же с двумя видами, которые плохо различаются, но в настоящее время существуют в реальности. Например, *Epilobium tetragonum* s. str. растет по отмелям и лугам на более или менее сухих участках, а *E. lamyi* предпочитает сыроватые отмели, берега обводненных канав, обводненные участки известняковых карьеров. Оба этих «вида» произрастают рядом на песчаных карьерах у Оки (например, у д. Кузминичи Тарусского р-на Калужской области – МНА), причем образцов с переходными признаками не встречено наблюдалось. Растения *E. lamyi* нередко в той или иной степени поражаются мучнистой росой и выглядят тусклыми, их листья (даже здоровые) имеют сизоватый оттенок и не блестят на солнце, побеги часто ветвятся от основания, в то время как произрастающий рядом *E. tetragonum* не имеет поражений, его листья ярко-зеленые немного блестящие и стебли ветвятся в верхней половине или трети. В определителе высших растений Украины (Доброчаева, 1987) эти два вида также разделяют, и замечают, что *E. lamyi* свойственны более влажные условия произрастания и характерно прижатое опушение стебля и жилок листьев, в то время как *E. tetragonum* обычно голый (у нас он нередко тоже опушен на стебле).

Вероятно, окончательный ответ о разграничении этих видов можно получить молекулярными методами, и мне кажется, этот объект может быть очень перспективным для изучения.

### Литература

Ворошилов В.Н., Скворцов А.К., Тихомиров В.Н. Определитель растений Московской области. М, 1966. 368 с.

Доброчаева Д.Н. Семейство Кипрейные (Онагрові) – Onagraceae // Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. С. 206–210.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 7-е изд., испр. и доп. / В.Л. Комаров (ред.). М.–Л.: Колос, 1940. 824 с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд., М.: Т-во науч. изданий КМК, 2014. 640 с.

Определитель Сосудистых растений европейской центра европейской России. 2-е изд., доп. и перераб. / И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. М., 1995. 559 с.

Полуянов А.В. Флора Курской области. Курск, 2005. 264 с.

Серёгин А.П. Новая флора национального парка «Мещёра» (Владимирская область): Конспект, атлас, характерные черты, динамика в распространении видов за десять лет (2002–2012). Тула, 2013. 296 с., 819 карт.

Серёгин А.П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас. Тула, 2012. 620 с.

Серёгин А.П. Флора Владимирской области: анализ данных сеточного картирования. М., 2012. 441 с.

Скворцов А.К. Сем. *Onagraceae* // Флора Восточной Европы. СПб, 1996. Т. 9. С. 299–316.

Сырейчиков Д.П. Определитель растений Московской губернии М., 1927. 294 с.

Федченко Б.А., Флёров А.Ф. Флора европейской России. Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма. СПб., 1910. 1199 с.

Флёров А.Ф. Флора Калужской губернии. В 3-х частях. Калуга, 1912. Ч. 1: Литература по флоре Калужской губернии. 61с. Ч.2.: Собственные исследования. 435 с. Ч. 3: Список растений Калужской губернии. 264 с.

Цвелёв Н.Н. О роде *Epilobium* L. (*Onagraceae*) в Восточной Европе. Новости систематики высших растений. Т. 39. М., 2007. С. 241–259.

Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Цингер В.Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1885. 520 с.

**Система риботипов у видов рода *Elymus* (Poaceae)  
не согласуется ни с одной из систем секций и подсекций,  
предложенными систематиками на основании  
сравнительно-морфологического анализа**

А.В. Родионов, К.С. Добрякова, Н.Н. Носов, Е.О. Пунина  
Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН,  
Санкт-Петербург  
avrodionov@mail.ru

**The system of ribotypes in species of *Elymus* (Poaceae)  
does not agree with any system of sections and subsections  
proposed by taxonomists on the basis of comparative  
morphology**

A.V. Rodionov, K.S. Dobryakova, N.N. Nosov, E.O. Punina

Объем и границы рода *Elymus* L. флоры России многократно, иногда радикально, пересматривались (Агафонов, 2007, 2009; Цвелев, Пробатова, 2010). По современным представлениям (Цвелёв, Пробатова, 2010) во флоре России произрастают 53 вида четырех секций этого рода. В связи с трудностями в разделении рода по морфологическим признакам в последнее время для решения проблем происхождения и родственных отношений видов *Elymus* неоднократно пытались использовать методы молекулярной систематики (Mason-Gamer et al., 2002; Добрякова, Носов, 2015; Wu et al., 2016 и др.). Полученные результаты разочаровывали: генетические расстояния (p-distance) между видами рода *Elymus* s. l. были низкими, так при межвидовых сравнениях ITS-последовательности варьировали в пределах от 0,1–3,5%. Как следствие, построенные на основании сравнения секвенированных последовательностей генома хлоропластов и ITS-последовательностей *Elymus* выглядели примерно так, как древо, представленное на рис. 1: клады на древе имели низкую степень статистической поддержки, при этом последовательности одного вида или заведомо близких видов могли располагаться на разных ветвях получаемого древа. Клады на древе никогда не совпадали ни с одной из предложенных систем секций и подсекций рода.

Поскольку не только виды одной секции располагаются на разных ветвях филогенетического дерева, но и образцы одного вида, например, *E. dahuricus* или *E. excelsus* попадают на разные ветви дерева, мы детально изучили внутривидовую и межвидовую изменчивость ITS-последовательностей видов *Elymus*, обработав как секвенированные нами последовательности, так и последовательности видов *Elymus* из базы данных Genbank (табл. 1).

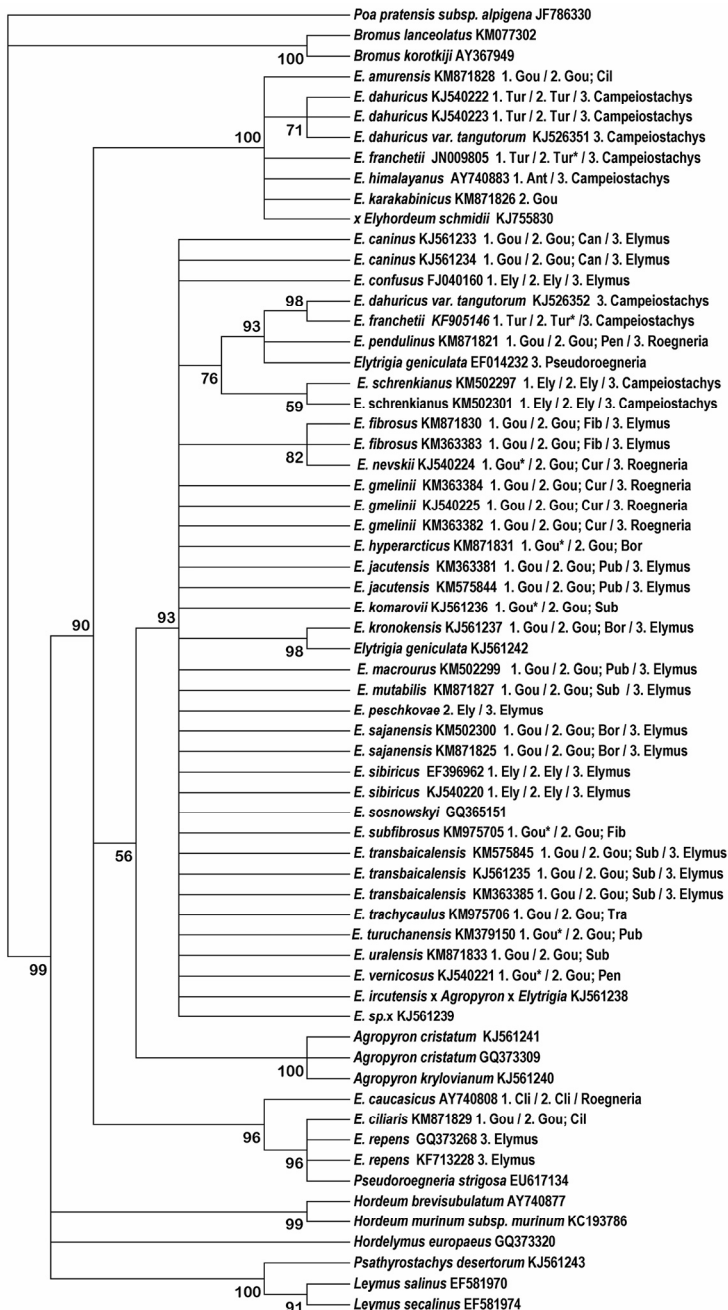


Рис. 1. Филогенетическое древо, построенное по результатам анализа участка ITS1-5.8SрНК-ITS2 методом Байеса (см. продолжение подписи на стр. 333)

Для последовательностей *Elymus* под цифрой 1 указана секция согласно системе Н.Н. Цвелева (1976): Tur – *Turczaninovia*, Gou – *Goulardia*, Cli – *Clinelymopsis*, Ant – *Anthosachne*, Ely – *Elymus*. Под цифрой 2 указана секция согласно системе Н.Н. Цвелева (2008): Tur – *Turczaninovia*, Gou – *Goulardia*, Cli – *Clinelymopsis*, Ely – *Elymus*. Для секции *Goulardia* указаны следующие подсекции (Цвелев, 2008): Cur – *Curvati*, Sub – *Subsecundi*, Pen – *Pendulini*, Cil – *Ciliares*, Can – *Canini*, Tra – *Trachycauli*, Bor – *Boreales*, Pub – *Pubescentes*, Fib – *Fibrosi*. Под номером 3 указана система родов трибы Triticeae в соответствии с геномной конституцией: *Elymus* (StStHH), *Roegneria* (StStYY), *Campeiostrachys* (StStHHYY). Секции, в которых представлены синонимичные названия видов, отмечены знаком «\*»

Таблица 1

Типы ITS-последовательностей у видов рода *Elymus*  
и рода *Pseudoroegneria*

	1860497481234282795608674	
	1334455677835899599002884446677889	
	109290847851111113334444455555555	
	GCCTGCCGTGCCCTTAGTCGCACCTGCCCAACACGG	
CONSENSUS		
Consensus Aa		
1 <i>P.kosanini</i> EF014236 TUR	.....	} a
2 <i>P.cognata</i> EF014226 CHI	.....	
3 <i>E.fedtschenkoi</i> AY740838 CHI	.....	
4 <i>P.sosnowskiyi</i> GQ365150 <sup>12</sup> TUR	..... A.....	
5 <i>P.stipifolia</i> EF014240 STAV	.....	
6 <i>P.stipifolia</i> EU617039 UN	..... A.....	
Consensus Ab	..... T..... A	
7 <i>P.geniculata</i> EU617141 USDA	..... G..... T..... A	} b
8 <i>P.geniculata</i> EF014228 RUS	..... T..... A	
9 <i>P.tauri</i> EU617155 UN	..... T..... A	
10 <i>E.kronokensis</i> KJ561237 ALT	..... T..... A	} c
Consensus Ac	..... T.....	
11 <i>P.strigosa</i> JQ360134 UN	..... T.....	
12 <i>E.gmelinii</i> KM363382 ALT	..... T.....	} d
13 <i>E.jakutensis</i> KM575844 ALT	..... W.....	
Consensus Ad	..... W..... A..... WR.....	
14 <i>E.subfibrosus</i> KM975705 YAK	..... TG.....	
15 <i>E.jakutensis</i> KM363381 YAK	..... K..... WR.....	
16 <i>E.turuchanensis</i> KM379150 ALT	..... A..... WR.....	
17 <i>E.vernicosus</i> KJ540221 ALT	..... A..... WR..... M.....	
18 <i>Elymus</i> sp. KJ561239 ALT	..... W..... W..... WR.....	
19 <i>E.transbaicalensis</i> KM363385 ALT	..... R..... W..... C.....	
20 <i>E.transbaicalensis</i> KM575845 ALT	..... A..... A..... A.....	
21 <i>E.transbaicalensis</i> KJ561235 ALT	..... W..... A..... WR.....	
22 <i>E.trachycaulus</i> KM975706 PRI	..... W..... A..... WR.....	
23 <i>E.gmelinii</i> KM363384 <sup>13</sup> KEM	..... W..... A..... WR.....	
24 <i>E.caninus</i> KJ561233 ALTK	..... A..... W..... WR.....	
25 <i>E.caninus</i> KJ561234 KAV	..... W..... W..... TG.....	
26 <i>E.komarovii</i> KJ561236 ALT	..... W..... A..... WR.....	
27 <i>E.ircutensis</i> KJ561238 ALT	..... W..... N..... WR.....	
28 <i>E.confusus</i> FJ040160 CHI	..... A..... A..... TG.....	
29 <i>E.macrourus</i> KM502299 YAK	..... A..... A..... N.....	
30 <i>E.sajanensis</i> KM871825 TUVU	..... A..... A..... NN.....	
31 <i>E.hyperarcticus</i> KM871831 CHU	..... A..... A..... TT.....	
Consensus Ae	..... A..... A.....	} e
32 <i>E.peschkovae</i> KM871824 YAK	..... A..... A.....	
33 <i>E.dahuricus</i> JN009823 <sup>14</sup> CHI	..... A..... A.....	
34 <i>E.fibrosus</i> KM871830 FIN	..... A..... A..... T.....	
35 <i>E.fibrosus</i> KM363383 ALT	..... A..... A.....	
36 <i>E.nevskii</i> KJ540224 ALT	..... A..... A.....	
37 <i>E.mutabilis</i> KM871827 ALT	..... A..... A.....	
38 <i>E.sajanensis</i> KM502300 ALT	..... A..... A.....	
39 <i>E.uralensis</i> KM871833 ALT	..... A..... A.....	
40 <i>E.sibiricus</i> KJ540220 ALT	..... R..... A..... A..... M.....	
41 <i>E.sibiricus</i> EF396962 CHI	..... A..... A.....	

proto A (northern St)

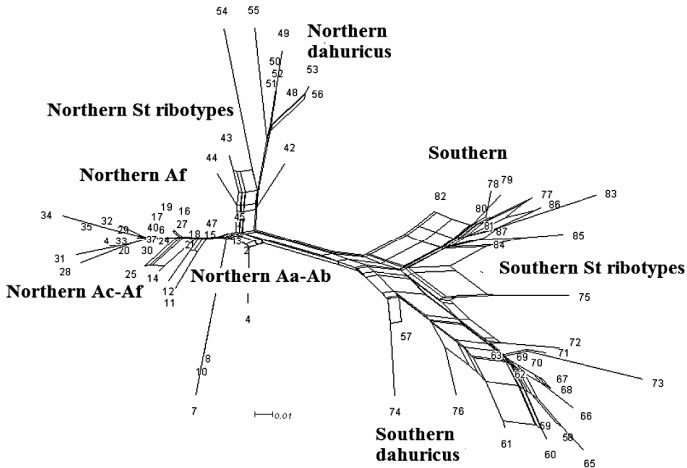
Consensus Af		.....R.....M.....		}	proto A (northern St)
42	<i>E. dolichatherus</i> EU617245 <sup>15</sup> USDA	T.....TA.....T.....			
43	<i>P. elytrigoides</i> AY740798 C-TIB	.....A.....			
44	<i>E. schrenkianus</i> KM502297 ALT	.....A.....A.....			
45	<i>E. schrenkianus</i> KM502301 ALT	.....A.....M.....			
46	<i>E. schrenkianus</i> KJ776788 ALT	.....G.....T.....			
47	<i>E. schrenkianus</i> KM502298 TUVa	.....R.....M.WR.....			
	<i>Dahuricus</i> A	.....TT.....A.....A.....			
48	<i>E. cylindricus</i> KF905180 CHI	.....TT.....A.....A.....			
49	<i>E. excelsus</i> KJ526343 CHI	.....TT.....A.....A.....			
50	<i>E. tangutorum</i> KF526352 CHI	.....TT.....A.....A.....			
51	<i>E. dahuricus</i> KF905152 CHI	.....TT.....A.....A.....			
52	<i>E. dahuricus</i> KF905178 CHI	.....TT.....A.....A.A.....			
53	<i>E. pednulinus</i> KM871821 ALT	.....T.....A.....A.....T.....K			
54	<i>E. gmelinii</i> AY740832 C-ALT	.....T.....A.....A.....T.....			
55	<i>E. excelsus</i> KJ526342 CHI	.....C.....T.....A.....A.....			
56	<i>E. gmelinii</i> AY740843 C-ALT	.....C.....T.....A.....D.....TT.....T.....			
	<i>Dahuricus</i> B	.....C.....GT.D.....CT.....D.....TT.....T.....			
57	<i>E. dahuricus</i> KJ526339 CHI	.....C.....GT.D.....C.....A.....			
58	<i>E. cylindricus</i> KJ526337 CHI	.....C.....GT.D.....CT.....D.....TT.....T.....			
59	<i>E. cylindricus</i> JN009805 CHI	.....C.....GT.D.....CT.....D.....TT.....T.....			
60	<i>E. dahuricus</i> KF713222 KOR	.....C.....GT.D.....CT.....D.....TT.....T.....			
61	<i>E. excelsus</i> KJ526341 CHI	.....C.....GT.D.....T.....D.....TT.....T.....			
62	<i>E. excelsus</i> JN009803 CHI	.....C.....GT.D.....CT.....D.....TT.....T.....			
63	<i>E. excelsus</i> JN009809 UN	.....C.....GT.D.....C.R.....D.....TT.....T.....			
64	<i>L. angustus</i> JQ360093 CHI	.....C.....GT.D.....CT.....D.....TT.....T.....			
65	<i>E. dahuricus</i> KJ526338 CHI	.....C.....GT.D.....CTA.....D.....TT.....T.A.			
66	<i>E. cylindricus</i> KJ526336 CHI	.....C.....GT.D.....C.....D.....TT.....T.A.			
67	<i>E. dahuricus</i> KJ540223 ALT	.....C.....GT.D.....C.....D.....TT.....T.A.			
68	<i>E. dahuricus</i> KJ540222 KHAK	.....C.....GT.D.....C.S.....D.....TT.....T.A.			
69	<i>E. karakabiniukus</i> KM871826 ALT	.....C.....GT.D.....CYR.....D.....TT.....T.R.			
70	<i>E. tangutorum</i> KJ526351 CHI	.....C.....GT.D.....C.....D.....TT.....T.A.			
71	<i>E. himalayanus</i> AY740883 PAK	.....C.....GT.D.....C.....D.....TT.....TT.....			
72	<i>E. amurensis</i> KM871828 PRI	.....C.....AT.D.....C.....T.D.....TT.....T.....			
73	<i>E. dolichatherus</i> EU617242 USDA	TDCA...GT.D.....C.....D.....TT.....TG..			
74	<i>E. dolichatherus</i> EU617246 USDA	TDCA...GT.D.....C.....D.....			
75	<i>P. stipifolia</i> EU617047 STAV	.....AGT.D.....C.....C.D.....T.....T.....			
	Consensus B	.....GT.....C.....T.TD.....T.....			
76	<i>E. dahuricus</i> HQ600520 KOR	.....T.....CT.....C.D.....TT.....T.....			
77	<i>P. spicata</i> AY740793 USA	.....GT.....C.....T.TT.....T.....T.....			
78	<i>P. stipifolia</i> EU617052 USDA	.....GT.....C.....T.TD.....T.....			
79	<i>P. strigosa</i> EF014241 UN	.....AGT.....C.....T.TD.....T.....			
80	<i>P. kosanini</i> EF014235 TURK	.....GT.....C.....T.TD.....T.....			
81	<i>E. ciliaris</i> KM871829 PRI	.....GT.....C.....T.TD.....T.....			
82	<i>P. repens</i> KF713228 KOR	.....T.....C.....T.TD.....T.....			
83	<i>P. stipifolia</i> EU617041 STAV	.....GT.....C.....C.....T.TD.....T.....A			
84	<i>P. taurii</i> EU617173 USDA	.....GT.....C.....C.....TD.....T.....			
85	<i>E. caucasicus</i> AY740808 ARM	.....AGT...C.....C.....TD.....T.....			
86	<i>P. libanotica</i> EF014238 IRAN	.....GT...C.....C.....TT.....T.....T.....			
87	<i>P. libanotica</i> EU617123 USDA	.....GT...C.....C.....TD.....T.....			

**Примечания:** Происхождение образцов: ALT – Республика Алтай, ALTK– Алтайский край, ARM – Армения, C-ALT – Китайский Алтай, C-TIB – Китайский Тибет, CHI – Китай, CHU – Чукотка, EST – Эстония, FIN – Финляндия, IRAN – Иран, KAV – Северный Кавказ, КЕМ – Кемеровская обл., KHAK – Хакассия, KOR – Южная Корея, PAK – Пакистан, PRI – Приморский край, RUS – Россия, STAV – Ставропольский край, TURK – Турция, TUVa– Тува, UN – неизвестно, USA – США, USDA – образец из коллекции Департамента сельского хозяйства США, YAK – Якутия. Образцы растений, собранные на территории РФ выделены шрифтом bold, виды рода *Pseudoroegneria* – курсив. D – однонуклеотидная делеция.

Из табл. 1 следует, что все типы последовательностей ITS видов *Elymus sensu lato*, взятые в анализ, можно разделить на 4 группы, на четыре разных риботипа и в каждой из этих групп мы видим образцы, определенные как виды из комплекса *E. dahuricus* aggr. Все 4 вида *E. dahu-*

*ricus* agg., включая гималайский *E. tangutorum*, представлены в общностях, названных нами, учитывая географическое происхождение большинства образцов этих двух риботипов, Northern dahuricus St-rDNA и Southern dahuricus St-rDNA. Легко видеть, что вариант ITS, названный нами Southern dahuricus St-rDNA, есть измененный (4 однонуклеотидных замены) вариант ITS Southern St-rDNA, а риботип Northern dahuricus St-rDNA, для которого характерны две однонуклеотидных делеции и пять замен нуклеотидов, произошел от варианта ITS, названного нами Southern St-rDNA. Вариант ITS Northern St-rDNA широко распространен среди видов *Elymus* флоры Сибири, Дальнего Востока РФ и Северного Китая представлен несколькими вариантами (варианты Aa-Af).

Для описания дивергенции видов у гибридных таксонов традиционные модели эволюции, предполагающие постепенное накопление мутаций, сопровождаемое дихотомическим ветвлением филогенетических ветвей, подходят плохо, поэтому мы обработали результаты секвенирования ITS-последовательностей с помощью алгоритма Splits Tree4 (сеть NeighbourNet), предложенного для исследования сетчатой эволюции (Huson, Bryant, 2006). Полученная при этом схема родства (рис. 2) подтвердила описанное выше разделение евразийских видов рода *Elymus* на две группы родства – группу с риботипом Northern St-rDNA и риботипом Southern St-rDNA, при этом риботипы Northern dahuricus St-rDNA и Southern dahuricus St-rDNA являются дериватами этих двух базисных типов рДНК (геномов).



**Рис. 2.** Сеть NeighbourNet (SplitsTree4) последовательностей ITS видов *Elymus* и других видов трибы *Triticeae*

ITS-последовательности видов *Triticeae* указаны на рисунке цифрами, расшифровка номеров – см. табл. 1.



Существование ITS-последовательностей двух контрастных типов Northern dahuricus St-rDNA и Southern dahuricus St-rDNA, говорит о том, что в Сибири, на Дальнем Востоке и в северном Китае существует, по крайней мере, две надежно различающихся по ITS-последовательностям, а значит не скрещивающихся, группы популяции (две расы) *E. dahuricus* agg. В каждой из рас представлены все морфологические формы, относимые сейчас к 4 разным видам по современной классификации видов рода *Elymus* или к роду *Campeiostrachys*.

Наиболее веским аргументом в пользу отдельного существования видов с риботипами ITS Northern dahuricus St и Southern dahuricus St могло бы служить доказательство относительно высокой репродуктивной изоляции между этими расами при высокой фертильности гибридов, полученных при перекрестном опылении форм, относящихся к одной расе. Такие эксперименты пока не проведены, но А.В. Агафоновым и соавт. (Agafonov et al., 2001) показано, что семенная фертильность при разных комбинациях родителей из *E. dahuricus* agg. зависит не столько от комбинации определенных по морфологии таксонов (скрещиваемых форм), а связана, прежде всего, с близостью местообитаний (географическим происхождением). Есть все основания думать, что в рамках комплекса видов *E. dahuricus* agg. существуют, по крайней мере, два разных, возможно, репродуктивно изолированных криптических вида или две репродуктивно изолированных группы видов. Эти виды (группы видов) могут иметь разное происхождение.

Взятые в комплексе, наши результаты и результаты группы А.В. Агафонова показывают, что система видов в роде *Elymus* и, в частности, в группе видов, называемой *E. dahuricus* agg. должна быть пересмотрена. Прежде всего, необходимо определить местообитания и ареалы растений *Elymus* с геномом (риботипом) Northern dahuricus St-rDNA и растений с геномом (риботипом) Southern dahuricus St-rDNA. Далее, вероятно, надо пересмотреть систему таксономически значимых признаков и попробовать найти морфологические характеристики, присущие только растениям с риботипом Northern dahuricus St-r DNA и растениям с риботипом Southern dahuricus St-rDNA.

Работа выполнена на средства грантов РФФИ 14-04-01416 и 15-04-06438 а также по госзаданию № 0126-2014-0028 «Кариологическое и молекулярно-филогенетическое исследование дивергенции таксонов цветковых растений».

## Литература

Агафонов А.В. Дифференциация рода *Elymus* L. (Triticeae: Poaceae) в азиатской части России с позиций таксономической генетики // Сибирский бот. журн. 2007. Т. 2, вып. 1. С. 5–15.

Агафонов А.В. Современное описание и признание новых видов растений: один из тупиковых путей в развитии отечественной систематики и его методологические истоки. Сообщение 1. Особенности некоторых «новых для науки» видов рода *Elymus* L. (Poaceae) на территории Азиатской России и Казахстана // Сибирский бот. вестн.: электронный журнал. 2009. Т. 4, вып. 1–2. С. 7–16.

Добрякова К.С., Носов Н.Н. Изменчивость последовательностей ITS1-5.8S рРНК-ITS2 и trnL-trnF в ходе дивергенции видов рода *Elymus* L. флоры Сибири и Дальнего Востока // Вестн. С-Петербург. ун-та. Сер. 3, Биол. 2015. Вып. 4. С. 4–17.

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. Роды *Elymus* L., *Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn., *Psathyrostachys* Nevski и *Leymus* Hochst. (Poaceae: Triticeae) во флоре России // Комаровские чтения. Владивосток, 2010. Вып. 57. С. 5–102.

Agafonov A.V., Baum B.R., Bailey L.G., Agafonova O.V. Differentiation in the *Elymus dahuricus* complex (Poaceae): evidence from grain proteins, DNA, and crossability // Hereditas. 2001. Vol. 135. P. 277–289.

Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // Mol. Biol. Evol. 2006. Vol. 23. P. 254–267.

Mason-Gamer R.J., Orme N.L., Anderson C.M. Phylogenetic analysis of North American *Elymus* and the monogenomic Triticeae (Poaceae) using three chloroplast DNA data sets // Genome. 2002. Vol. 45. P. 991–1002.

Wu P.-P., Zuo H.-W., Sun G., Wu D.-X., Salomon B., Hu Q.-W., Dong Z.-R. Comparison of gene flow among species that occur within the same geographic locations versus gene flow among populations within species reveals introgression among several *Elymus* species // J. Syst. Evol. 2016. Vol. 54. P. 152–161.

**Эволюционные гомологии листьев высших растений:  
позволили ли молекулярно-генетические данные  
разрешить вопрос?**

М.А. Романова<sup>1</sup>, А.И. Евкайкина<sup>2</sup>, Е.А. Климова<sup>1,2</sup>, Е.В. Тютерева<sup>2</sup>,  
К.С. Добрякова<sup>2</sup>, А.Н. Иванова<sup>1,2</sup>, К. Павловский<sup>3</sup>, Л. Берке<sup>4</sup>,  
Э. Проукс-Вера<sup>3</sup>, О.В. Войцеховская<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный университет,  
Санкт-Петербург  
m.romanova@spbu.ru

<sup>2</sup> Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург  
<sup>3</sup> Stockholm University, Sweden

<sup>4</sup> Wageningen University, Netherlands

**Evolutionary homologies of leaves in higher plants:  
do molecular genetic data allow resolving the question?**

M.A. Romanova, A.I. Evkaikina, E.A. Klimova, E.V. Tyutereva,  
K.S. Dobryakova, A.N. Ivanova, K. Pawlowski, L. Berke,  
E. Proux-Wera, O.V. Voitsekhovskaja

Появление специализированных для фотосинтеза органов – листьев, произошедшее вскоре после выхода растений на сушу явилось важнейшим событием как в морфологической эволюции растений, так и в экологии Земли. Однако и на сегодняшний день вопрос о способе их возникновения в разных таксонах растений остается дискуссионным. Различные точки зрения можно свести у трем основным: (1) листья всех растений гомологичны системе теломов Rhyniophyta, а их различия определяются последующими редукцией или усложнением у представителей разных таксонов; (2) листья одних растений возникли как результат преобразования системы теломов (теломные листья), а у других растений – *de novo* как выросты коры и эпидермы теломов (энации или микрофиллы); (3) листья в разных таксонах растений возникали независимо и многократно различными способами. Палеоботаническая и анатомическая аргументация, приводимая сторонниками разных концепций не привела к формированию единой точки зрения.

Поскольку листья образуются из апикальной меристемы побега (АМП), изучение ее органогенной функции в эволюционном контексте могло бы дать дополнительные аргументы для решения этого дискуссионного вопроса. Существует три структурных типа АМП. АМП с тераэдрической апикальной инициальной (АИ) в поверхностном слое называется моноплексной, а с группой АИ подразделяется на сим-

плексный и дуплексный типы. Отличительной особенностью последнего считается наличие одного или нескольких поверхностных слоев клонально обособленных клеток – туники. Таксономическая приуроченность разных типов АМП и их связь с морфологической природой листьев не очевидны. Моноплексная АМП характерна для плаунообразных из пор. Selaginellales с микрофилльными листьями, а также для несеменных растений с теломными листьями, объединяемых в группу Monilophytes. Симплексная – для двух порядков плаунообразных с микрофилльными листьями: (Lycopodiales и Isoetales), а также большей части голосеменных растений с теломными листьями. Дуплексная АМП характерна для имеющих теломные листья голосеменных из класса Gnetopsida и покрытосеменных растений. Число АИ коррелирует со способом формирования плазмодесм (цитокинетический или пост-цитокинетический), а вопрос об исходном для высших растений типе АМП: моноплексный или симплексный неоднозначен.

Клеточные аспекты образования листа коррелируют со структурным типом АМП, но не с морфологической природой листа (Романова и др, 2010). Так, в моноплексной АМП заложение как микрофилльных, так и теломных листьев происходит путем возникновения новых АИ – апикальных клеток листа. Заложение теломных листьев голосеменных и энационных листьев плаунов в симплексной АМП происходит путем скоординированной пролиферации группы клеток периферической зоны (ПЗ). Особенность органогенеза в дуплексной АМ в том, что клетки наружного слоя туники (L1) не участвуют в образовании листового зачатка. Таким образом, нельзя утверждать что микрофилльные и теломные листья различаются по способу заложения.

Дополнительные аргументы к вопросу об эволюционных гомологиях листьев могло бы дать сравнение генетической регуляции их заложения и развития у представителей разных таксонов. На примере модельных цветковых растений показано, что происходящая при образовании листа в ПЗ АМП смена программы «меристематичности» на органогенную определяется антагонистическим взаимодействием между транскрипционными факторами из семейства *KNOTTED-1 (KNOX)* – маркерами недифференцированных клеток и двумя группами «листовых» маркеров: (1) транскрипционными факторами (ТФ) *ARP* (названными по аббревиатуре *ASYMMETRIC LEAVES1*, *ROUGH SHEATH2* и *PHANTASTICA*) и (2) ТФ из семейства *YABBY*. Третья группа «листовых» ТФ, играющих важную роль в инициации и дальнейшем морфогенезе листа – представители III класса семейства *HD-Zip*, действующих не антагонистично, но комплементарно *KNOX* при возникновении АМП в эмбриогенезе и в регуляции заложения пазушных почек.

Транскрипционная поляризация «листовых» ТФ в ходе дальнейшего развития листового зачатка обуславливает возникновение маргинальной меристемы и развитие дорсовентральной листовой пластинки, а также регулирует дифференцировку тканей адаксиального (*ARP* и *HD-Zip III*) и абаксиального (*YABBY*) доменов.

Транскрипция гомологов *KNOX* характерна для клеток АМП представителей всех таксонов растений, указывая на общий молекулярный механизм поддержания клеток в недифференцированном состоянии. Неожиданно то, что сама тетраэдрическая АИ и ее ближайшие производные характеризуются отсутствием экспрессии *KNOX* или ее низким по сравнению с клетками ПЗ уровнем (Ambrose, Vasco, 2016).

Экспрессия гомологов *ARP* маркирует заложение и теломных листьев папоротников, и микрофилльных листьев плаунов, однако в отличие от цветковых, *KNOX/ARP* взаимодействия в обеих группах не являются антагонистичными. Так, у плауна *Selaginella kraussiana* транскрипты *KNOX* и *ARP* колокализуются в АМП, а у папоротника *Osmunda regalis* – в листовых зачатках. Т.о. в АМП плаунов не происходит подавления транскрипции «листового» *ARP* (Harrison et al, 2005), а при заложении листьев папоротников не выключается транскрипция меристемспецифичного *KNOX* (Sano et al, 2005). Способность гомологов *ARP* (*SkARP*) и *KNOX* (*CrKNOX*) плауна и папоротника комментировать мутации этих ТФ у арабидопсис показывает, что они функционально аналогичны своим гомологам у цветковых растений (Harrison et al., 2005; Sano et al., 2005). У голосеменных растений при заложении листа в АМП симплексного (*Picea abies*) и дуплексного (*Welwitschia mirabilis*) типов происходит подавление транскрипции *KNOX* также, как у покрытосеменных. Данные о участии ТФ *ARP* в инициации листа голосеменных с симплексной АМП противоречивы: в геноме *Picea abies* не выявлено гомологов *ARP* (Nystedt et al, 2013).

Экспрессия гомологов *YABBY* у голосеменных с симплексной и дуплексной АМП так же, как у покрытосеменных приурочена к абаксиальной стороне листового зачатка. На основании того, что гомологи *YABBY* не обнаружены в геноме единственного секвенированного высшего спорового растения – *S. moelendorffii* сформировалась точка зрения о том, что они являются уникальными для семенных растений (Floyd, Bowman, 2006). Остается неясным, как в таком случае происходили аб/адаксиальная поляризация и развитие листовой пластинки несеманных растений.

Экспрессия гомологов *HD-Zip III* у голосеменных с симплексной АМП приурочена к адаксиальному домену листа так же, как у цветковых растений, а данные по их экспрессии в моноплексной АМП несе-

менных растений противоречивы. По одним данным она маркирует все клетки моноплексной АМП и у плаунов, и у папоротников; по другим гомологи *HD-Zip III* плаунов маркируют только места предполагаемого заложения листьев (Floyd, Bowman, 2006; Vasco et al., 2016). В ходе последующего развития листьев гомологи *HD-Zip III* локализируются у папоротников на адаксиальной стороне листа, как у семенных растений, а у плаунов только в прокамбии листовых следов. Экспрессия *HD-Zip III* как у плаунов, так и у Monilophytes маркирует не только будущие листовые зачатки, но и спорангии.

Итак, имеющиеся на настоящий момент молекулярно-генетические данные противоречивы и интерпретируются как аргументы в пользу разных взглядов на эволюционные гомологии листьев: (1) колокализация гомологов *KNOX* и *ARP* в АМП плаунов указывает на то, что их исходная функция – в контроле дихотомического ветвления побегов; впоследствии эта программа была использована и модифицирована для регуляции образования листьев. Поскольку гомологи *KNOX* и *ARP* регулируют органогенез в АМП и плаунов и папоротников, листья всех высших растений гомологичны между собой (Harrison et al, 2005); (2) предполагается, что *KNOX/ARP* взаимодействия были задействованы независимо у плаунообразных для поэтапного возникновения выростов-микрофиллов и у остальных растений для подавления недетерминированного роста систем теломов, а опосредованное *ARP* подавление *KNOX* не требовалось для развития микрофиллов, поскольку они никогда не обладали неограниченным ростом (Floyd and Bowman, 2006); (3) различия в регуляции экспрессии *KNOX* у плаунообразных, папоротникообразных и цветковых подтверждают точку зрения о независимом возникновении листа в этих таксонах и свидетельствуют в пользу того, что лист папоротников еще обладает неограниченным ростом (Floyd, Bowman, 2006; Sano et al, 2005); (4) *HD-Zip III* – независимые морфогенез и поляризация листьев плаунов расцениваются как дополнительные аргументы в пользу точки зрения о независимом возникновении микрофилльных и теломных листьев; (5) экспрессия гомологов *HD-Zip III* в зачатках листьев и спорангиев плаунов и Monilophytes рассматривается как подтверждение гипотезы происхождения листьев плаунов в результате модификации программы заложения спорангиев и указания на такой же способ возникновения листьев папоротников.

Исследования коллектива посвящены изучению клеточных и молекулярных аспектов заложения листа в АМП симплексного типа у плаунообразных (сведения о которых полностью отсутствуют) и

голосеменных растений путем секвенирования их транскриптомов, поиска в них гомологов ТФ *KNOX*, *ARP* и *YABBY* и картирования их экспрессии.

Работа ведется при поддержке РФФИ (07-04-00851, 12-04-32168, 13-04-02000, 14-04-01397).

### Литература

*Романова М.А., Науменко А.Н., Евкайкина А.И.* Особенности апикального морфогенеза в разных таксонах несеменных растений // Вестн. С-Петерб. ун-та. Сер. 3, Биол. 2010, вып. 3. С. 29–41.

*Ambrose B., Vasco A.* Bringing the multicellular fern meristem into focus // *New Phytol.* 2016. N 210. P. 790–793.

*Floyd S.K., Bowman J.L.* Distinct developmental mechanisms reflect the independent origins of leaves in vascular plants // *Curr. Biol.* 2006. Vol. 16. P. 1911–1917.

*Harrison C.J., Corley S.B., Moylan E.C., Alexander D.L., Schotland R.W., Langdale J.A.* Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution // *Nature.* 2005. N 434. P. 509–514.

*Nystedt B. et al.* The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution // *Nature.* 2013. N 497. P. 579–584.

*Sano R., Juarez C.M., Hass B., Sakakibara K., Ito M., Banks J.A., Hasebe M.* *KNOX* homeobox genes potentially have similar function in both diploid unicellular and multicellular meristems, but not in haploid meristems // *Evol. Dev.* 2005. N 7. P 69–78.

*Vasco A., Smalls T.L., Graham S.W., Cooper E.D., Wong G.K., Stevenson D.W., Moran R.C., Ambrose B.A.* Challenging the paradigms of leaf evolution: Class III HD-Zips in ferns and lycophytes // *New Phytol.* 2016. Vol. 212, N 3. P. 745–758.

## **Программы развития и эволюционные преобразования тканей и органов растений**

И.В. Рудский<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> *Лаборатория научных проектов, Санкт-Петербург  
rudskiy@labnp.ru*

<sup>2</sup> *Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург*

## **Developmental programs and evolutionary transformations of plant tissues and organs**

I.V. Rudskiy

Структурная организация каждого растения, с одной стороны, является результатом эволюционных соматических преобразований, история которых отображается в его облике. С другой стороны, она представляет собой набор морфогенетических процессов, которые выполняются в текущий момент онтогенеза и подчиняются видоспецифичной программе. Подобно структурной «летописи», программа развития несёт в себе преобразованные фрагменты инструкций, выполнявшихся у предков данного растения. Реконструкция эволюционных преобразований программ развития позволяет установить филогенетические взаимосвязи между растениями разных групп.

Для анализа программ развития необходимо иметь её описание и понимать её логическую структуру. Любая программа вместе с исполнительным устройством, на котором она выполняется, является динамической системой. Динамическая система характеризуется структурой и поведением, которое отображает ход выполнения программы. Поэтому система может находиться в различных состояниях и переходить из одного состояния в другое, не меняя своей структуры. В представленной работе сформулированы принципы описания наблюдаемой соматической организации растения как состояние динамической системы, в которой действуют управляемые морфогенетические процессы.

Динамическая система строится на основании математического представления пространственного строения тканей растений и образовательных процессов, которые взаимосвязаны следующим образом. Видоспецифичная пространственная организация тканей и органов возникает в результате деятельности образовательных тканей. Она представляет собой тончайшую транспортную сеть, соединяющую каждую клетку тела растения потоком веществ. Деятельность образовательных тканей заключается в преобразовании транспортных потоков в потоки клеток, исходящие из меристем, которые пополняют и обновляют соматические ткани. Последние, в свою очередь, преобра-



зуют входящий поток клеток в транспортные потоки веществ, которые потребляются образовательными тканями. Данные потоки и их преобразования управляются в соответствии с видоспецифической программой развития.

Мы используем формализованное представление транспортных потоков и клеточной архитектуры растений при помощи математического языка графов, моноидальных категорий и сетей Петри. Далее мы строим взаимные отображения потоков веществ и потоков клеток и рассматриваем сопряжение этих отображений. В результате мы можем:

1) рассмотреть внутриклеточный и тканевой транспорт и химические преобразования веществ, как результат компартиментации трафика в соответствии с клеточной архитектурой;

2) рассмотреть деление клеток и возникающую в этом процессе пространственную организацию, как форму трафика и взаимодействия веществ;

3) построить схему программного контроля транспортных и морфогенетических процессов.

Фрагменты программ развития построены для следующих видов для следующих этапов онтогенеза и образовательных тканей.

Развитие семязачатка (по материалам Шамрова, 2008): *Gentiana cruciata*, *Gymnadenia conopsea*, *Luzula pedemontana*.

Развитие зародыша: *Calla palustris*, *Anubias heterophylla*.

Деятельность апекса побега: *Calla palustris*.

Деятельность стеблевого камбия: *Pinus pumila*.

Для каждого типа образовательной ткани мы приводим схему программного контроля процессов роста и делений клеток. Обсуждаются эволюционные преобразования программ развития, предопределяющие отличия в организации и деятельности меристем у представителей изученных видов.

### Литература

Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. 350 с.

## **Additions to Indian Musaceae since Hooker's Flora of British India (1892)**

M. Sabu, A. Joe

*University of Calicut, Kerala, Thrissur, India, msabu9@gmail.com*

## **Дополнения к индийским Musaceae после Флоры Британской Индии Гукера (1892)**

М. Сабу, А. Джо

The family Musaceae consists of large rhizomatous perennial herbs with well developed aerial shoots. Inflorescence is terminal on the large pseudostem formed by the folding of leaf sheaths. In India, Musaceae are mainly distributed in Northeastern States, Western Ghats, Eastern Ghats and Andaman and Nicobar Islands.

Musaceae are commonly known as 'banana family', with a lot of wild seeded species to seedless cultivars. The cultivated bananas have attracted a good deal of research in many countries over many years as they have great economic importance in agriculture. The wild relatives, however, have attracted much less attention as they are taxonomically difficult group due to the large fleshy nature of the plants, ephemeral aspect of the flowers and poor representation in herbaria.

Musaceae form the second largest family of the order Zingiberales in India with great economic potential as food, medicine and ornamental. India, especially North East India, is considered as one of the centres of origin of bananas with two genera and 41 taxa. The taxonomy of Indian Musaceae is still in a state of flux as no comprehensive taxonomic work on the family has been done since 1892.

Baker (1892), British botanist and Keeper of the Herbarium, Royal Botanic Gardens, Kew studied the Scitamineae fraction of Hooker's monumental work, a Flora of British India. It was the first authentic botanical work on the Indian subcontinent and also a comprehensive work on Indian Musaceae. He provided an account of six *Musa* species. He also included several cultivated and wild cultivars and subspecies under *M. sapientum* from India. He also added six species as 'imperfectly known' under *M. sanguinea*.

Some of the major works on Indian Musaceae include Cheesman, Simmonds, Uma et al. etc. *Ensete* is represented by two species, *E. superbum* and *E. glaucum*. Since Hooker a few species viz. *M. kattuvazhana*, *M. swarnaphalya*, *M. sankari* etc. were described from India. Recently we have described viz. *M. arunachalensis*, *M. sabuana*, *M. velutina* subsp. *markkuana*, *M. velutina* var. *variegata*, etc. as new taxa. *M. chunii* and *M. laterita* are new records to Indian Flora. *M. pushpanjaliae*, *M. markkui* are described very recently from NE India. A live germplasm of Indian Musaceae

(two genera, 40 taxa and 180 accessions) is established in the Calicut University Botanical Garden (CUBG). We could rediscover *M. flaviflora*, *M. mannii*, *M. nagensium*, *M. ochracea* and *M. thomsonii*, after a lapse of 57, 121, 109, 49 and 84 years respectively. This present work includes all wild taxa added after 1892 from India, endemism, IUCN status, ecology etc.

In India, the maximum diversity and distribution of Musaceae is located in the northeastern States, with 30 taxa of which 22 are endemic to the region. This represents about 81% of the total wild Musaceae diversity in India. This also indicate that the region bordering with Bangladesh, China and Myanmar is a biodiversity-rich area for Musaceae and strengthen the view that this region is considered as one of the major centers of origin of family Musaceae. The second largest Musaceae diversity in India is found in Andaman and Nicobar Islands, where three taxa are present all of which are endemic. In the Western Ghats, three taxa are present, including one endemic taxon, and the same is the case in Eastern Ghats. During this work, two species are found to be extinct from the wild and 19 taxa are categorized as threatened.

Present study revealed that 28 taxa are endemic to India. *M. indandamanensis* and *M. sabuana* are endemic to Andaman and Nicobar Islands and 22 taxa are endemic to Northeastern region viz. *M. acuminata* var. 1–2, *M. argentii*, *M. arunachalensis*, *M. balbisiana* var. 1–6, *M. cheesmanii*, *M. cylindrica*, *M. flaviflora*, *M. mannii*, *M. markkui*, *M. nagalandiana*, *M. ochracea*, *M. puspanjaliae*, *M. sanguinea*, *M. sikkimensis* var. 1, *M. velutina* subsp. *markkuana* and *M. velutina* var. *variegata*, that expose the species richness of Musaceae in the area. *M. thomsonii* is present in Northeastern States and also in Sikkim and West Bengal. Distribution of *M. balbisiana* var. *andamanica* is restricted to Andaman and Nicobar Islands and Tripura and *M. balbisiana* var. *elavazhai* is endemic to South India. One species is endemic to West Bengal viz. *Musa* sp. 1.

IUCN conservation statuses of almost all taxa were evaluated using the IUCN Red list categories and criteria version 9 (IUCN, 2011). *E. superbum*, *M. acuminata*, *M. balbisiana*, *M. balbisiana* var. *andamanica*, *M. balbisiana* var. *elavazhai*, *M. balbisiana* var. 6, *M. cheesmanii*, *M. itinerrans*, *M. nagensium*, *M. ochracea*, *M. puspanjaliae*, *M. rubra*, *M. sikkimensis*, *M. velutina* and *M. velutina* subsp. *markkuana* are evaluated as Least Concern (LC). *E. glaucum*, *M. acuminata* var. 1, *M. argentii*, *M. cylindrica*, *M. flaviflora*, *M. kattuvazhana*, *M. mannii*, *M. markkui*, *M. sabuana*, *M. sikkimensis* var. 1 and *M. velutina* var. *variegata* are coming under Critically Endangered (CR) category. *M. acuminata* var. 1, *M. arunachalensis*, *M. ornata* and *M. thomsonii* comes under Endangered (EN) category, *M. auranziaca* in Near Threatened (NT) and *M. chunii* in Vulnerable (VU) category. *M. sanguinea* is identified as Extinct in the Wild (EW) and statuses of eight taxa are Not Evaluated.

# **Формирование запасающих органов у растений в местах с переменным увлажнением в ходе эволюции**

Н.П. Савиных, С.В. Шабалкина

*Вятский государственный университет, Киров*

*savva\_09@mail.ru*

## **Formation of storage organs in plants of habitats with unstable dampness in course of evolution**

N.P. Savinykh, S.V. Shabalkina

В определённых условиях среды, благодаря естественной реакции, в результате конвергенции возникают сходные адаптации у организмов различных таксономических групп. Мы проанализировали и изучили побегообразование, особенности онтогенеза и онтоморфогенеза у более 50 видов растений, встречающихся в местах с переменным увлажнением<sup>1</sup>. Традиционно в определителях, сводках по флорам регионов, даже в Красных книгах эти растения называют многолетними. Действительно, многие из них цветут и плодоносят многократно, не теряя при этом морфологической и физиологической целостности. Однако, определение жизненной формы у вегетативно подвижных видов с учётом имеющихся современных в отечественной литературе данных, не всегда корректно. Исследования последних лет (Лапиров, 1995; Савиных, 2006; Мальцева, 2009; Шабалкина, 2013; Беляков, 2016 и др.) показали, что многолетние органы возрастом более 2–3 лет у многих из них отсутствуют. Отдельные рамы живут короткое время (от одного до трёх лет) и являются моно- или дикарпическими. При этом генета остаётся в целом поликарпической. Такой тип онтоморфогенеза обеспечивается особыми адаптациями организмов к среде, особенно временем морфологической дезинтеграции, органами, обеспечивающими расселение особи, структурами запаса и строением диаспор. Многие из последних, выполняя функцию вегетативного воспроизведения, являются также и органами запаса.

У растений, встречающихся в местах с переменным увлажнением, мы определили следующие запасающие образования побегового происхождения: клубни и подобные им структуры со столонами (*Stachys*

---

<sup>1</sup> Переменное увлажнение наблюдается на территориях с закреплённым субстратом – берега водоёмов и водотоков, в том числе пойменные луга с разным уровнем увлажнения; с незакреплённым субстратом – пляжи, приречные места, зона мелководий. Кроме того, это – участки на месте бывших небольших удалённых от русла водоёмов, заболоченные территории по поймам рек, заросли пойменных кустарников, высыхающие старицы, колеи дорог и придорожные каналы.

*palustris* L., *Lycopus europaeus* L., *Mentha arvensis* L.), стеблеродные запасающие органы эпигеогенного происхождения (*Rorippa amphibia* (L.) Bess.), луковицы на верхушках эпигеогенных корневищ (*Allium angulosum* L.), горизонтальные (*Bistorta major* S.F. Gray, *Iris sibirica* L., *Geum rivale* L., *Sanguisorba officinalis* L.) и вертикальные (*Caltha palustris* L., *Cicuta virosa* L., *Valeriana officinalis* L.) эпигеогенные корневища. У *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. встречаются оба этих варианта корневищ. Запасающие вещества откладываются в придаточных корнях у *Lythrum salicaria* L., *Ficaria verna* Huds. В данном сообщении предпринята попытка оценки полученных данных с позиций модусов морфологической эволюции, предложенных Т.И. Серебряковой (1983).

В рассматриваемых условиях для поликарпиков выявлены две стратегии выживания: 1) короткая жизнь рамет, определяемая преобладающим бесполом вегетативным образованием потомков, подобно эксплерентам, и обеспечивающая поликарпичность генеты в целом; 2) длительное сохранение морфологической и физиологической целостности особи с преимущественным семенным размножением, подобно виолентам.

Первый вариант образования запасающих структур, особенно клубней, встречается у растений в местах с переменным увлажнением нечасто, возникает путём *медиальной девиации побега*: при реализации запасающей функции на средних этапах жизненного цикла побега – после развития расселяющего плагиотропного участка stolона в стебле его 3–4 верхних метамеров осенью, как у *Stachys palustris*. В совокупности с *ранней морфологической дезинтеграцией* (уже в середине будущего вегетационного сезона) обеспечивается пролонгация онтогенеза целостной особи. Стеблеродные запасающие органы у *Rorippa amphibia* возникают в ходе *базальной девиации побега* путем утолщения оси в виде клубня и также сопровождаются ранней морфологической дезинтеграцией в виде перегнивания удлинённого фрагмента исходного полегающего дициклического полурозеточного побега.

У кистекорневых растений (*Caltha palustris*, *Valeriana officinalis* и им подобных) в коротких ортотропных эпигеогенных корневищах в результате медулярного утолщения (*базальной девиации побега*) запасаются питательные вещества. Но особенности габитуса при ранней морфологической дезинтеграции (базальной пролонгации в онтогенезе особи) приводят к формированию особой жизненной формы – малолетник, а при усилении тенденции в изменении фактора среды, сопровождающейся акселерацией и терминальной аббревиацией, – и к одностолетникам вегетативного происхождения, как у *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. У некоторых растений, как у *Ranunculus repens* L., это сопро-

вождается базальной девиацией с образованием специализированных наземных побегов. Запасющие органы (у розеточных растений – стебель вместе с листьями розеточного участка) в этой стратегии жизни выполняют роль своеобразных диаспор. Монокарпичность их обеспечивает в обоих случаях поликарпичность растения во времени.

Неявнополицентрические многолетние травы с эпигеогенными долгоживущими корневищами (*Bistorta major*, *Filipendula ulmaria*, *Iris sibirica*) способны сохранять целостность и удерживать занятую территорию в течение многих лет. У *Bistorta major* для этого служат не только горизонтальные корневища, но и побеги, которые развиваются из спящих почек на них после разрастания особи и освобождения территории в её центре. Они представлены небольшим удлинённым геофильным побегом с клубеньком на верхушке. Ось его также утолщена, междоузлия короткие, листья редуцированы. Эта структура имеет гипогеогенное происхождение. По мере выхода его верхушечной почки на поверхность образуются новые скелетные оси по моноподиальной розеточной модели побегообразования, а растение по-прежнему будет существовать на изначально занятой территории. В этом случае органы запаса являются еще и местом сосредоточения почек регулярного и нерегулярного (спящих) возобновления, за счёт которых обеспечивается, как у кустарников, пролонгация онтогенеза особи в целом.

У *Filipendula ulmaria* при базальных девиациях в онтогенезе побега (медуллярное утолщение и укорочение междоузлий) запасаются питательные вещества. При использовании весной на их месте формируется воздушная полость, обеспечивающая газообмен растению в условиях подтопления. У него также по мере освобождения центра особи и разрастания её по краям, как у *Bistorta major*, пробуждаются спящие почки. Это также можно рассматривать как пролонгацию онтогенеза, но уже не раннюю, как у вегетативно подвижных, а терминальную. Кроме того, в условиях пойменных лугов (Комаревцева, Черёмушкина, 2016) пролонгацию онтогенеза у *Filipendula ulmaria* обеспечивают формирующиеся на придаточных корнях корневые отпрыски.

*Lythrum salicaria* отличается наличием корневых систем из длинных толстых придаточных горизонтально расположенных (параллельно поверхности грунта и воды или почвы – в местах схода воды) корней. Они одревесневают и служат для укрепления особи, увеличивая площадь опоры растению. В зависимости от уровня воды почки возобновления находятся в травяной ветоши, или у поверхности воды/почвы. Это растение моноцентрическое, редко – на крупных кочках посередине водоемов – неявнополицентрическое. Морфологическая целостность даже при отсутствии физиологической целостности обеспечивает дополни-

тельную опору растению. Смену геотропичности корней возможно рассматривать как девиацию в их онтогенезе.

У *Sanguisorba officinalis*, произрастающей на разных по степени увлажнения пойменных лугах, сочетаются особенности *Bistorta major* (формирование длинных осей из корневищ с короткими междоузлиями по моноподиальной розеточной модели побегообразования) и *Lythrum salicaria* (наличие горизонтальных толстых корней).

Модели побегообразования растений второй группы различны: симподиальная полурозеточная у *Filipendula ulmaria* и *Iris sibirica*, моноподиальная розеточная – у *Bistorta major*, *Geum rivale* и *Sanguisorba officinalis*.

Таким образом, запасющие органы, возникшие путём медиальной или базальной девиаций, способствуют с одной стороны пролонгации онтогенеза поликарпиков через серию регулярно развивающихся вегетативно однолетних и малолетних рамет и занятия новых территорий, с другой – пролонгация онтогенеза обеспечивается наличием почек нерегулярного возобновления и длительным удержанием участков благодаря им.

### Литература

Беляков Е.А. Биология некоторых представителей рода *Sparganium* L. (сем. Typhaceae). Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2016. 307 с.

Комаревцева Е.К., Черемушкина В.А. Развитие *Filipendula ulmaria* (Rosaceae) и онтогенетическая структура его ценопопуляций на юго-западе Сибири // Раст. мир Азиатской России. 2016. № 1(21). С. 35–41.

Лапиров А.Г. Рдест гребенчатый // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. / под ред. В.Н. Павлова, В.Н. Тихомирова. М.: Изд-во МГУ и «Аргус», 1995. С. 37–55.

Мальцева Т.А. Биоморфология некоторых кистекорневых гигрогелофитов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 22 с.

Савиных Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.

Серебрякова Г.И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 69, № 5. С. 579–593.

Шабалкина С.В. Биоморфология некоторых видов рода *Rorippa* Scopoli (сем. Cruciferae Juss.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2013. 19 с.

**Полные последовательности шести хлоропластных геномов представителей подсемейств Papilionoideae и Caesalpinioideae семейства Fabaceae**

Т.Х. Самигуллин, К.М. Вальехо-Роман, Г.В. Дегтярева,  
Е.И. Терентьева

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва  
samigul@genebee.msu.su*

**Complete sequences of six plastid genomes of members of subfamilies Papilionoideae and Caesalpinioideae (Fabaceae)**

T.H. Samigullin, C.M. Valiejo-Roman, G.V. Degtjareva,  
E.I. Terentieva

Семейство Fabaceae примечательно тем, что содержит одну из наиболее известных групп высших растений, утративших обращенный повтор пластидной ДНК (Lavin et al., 1990). Молекулярно-филогенетические данные указывают на то, что утрата обращенного повтора имела место один раз в эволюции бобовых, а именно, в одной из линий эволюции подсемейства мотыльковые (Wojciechowski et al., 2004). Выделяемая на основе этого события монофилетическая группа противоречит традиционным представлениям об эволюции семейства. Большая часть мотыльковых, не имеющих обращенного повтора, относятся к числу так называемых «temperate herbaceous» групп (английский термин, устоявшийся в литературе, отмечает тенденцию к распространению этих групп в умеренном климате и преобладание трав, а не деревьев в этих таксонах). Детальные сравнительно-морфологические исследования позволили выявить целый комплекс структурных признаков (апоморфий), общих для большинства представителей «temperate herbaceous» групп (Dormer, 1945, 1946; Polhill, 1981), что позволяло предполагать монофилию всего комплекса. Оказалось, однако, что одна из «классических» «умеренно-травянистых» групп – триба Loteae – имеет обращенный повтор пластидной ДНК, а несколько «классических» древесных тропических форм (например, *Wisteria*) попадают в группу мотыльковых, лишенных обращенного повтора. В настоящее время в связи с развитием методов высокопроизводительного секвенирования возникли технические возможности для получения и сравнительного анализа полных пластидных геномов. На сегодняшний день в открытом доступе имеется 56 полных хлоропластных геномов (пластомов) бобовых, 49 из которых принадлежат к подсемейству Papilionoideae. Нами отсеквенированы 6 новых пластид-



ных геномов из двух подсемейств: пять из Papilionoideae и один из Caesalpinioideae. Пластомы цезальпиниевых высококонсервативны в содержании и порядке генов и имеют типичную предковую организацию пластомов покрытосеменных.

В настоящей работе были определены полные последовательности хлоропластных геномов *Wisteria sinensis*, *Carmichaelia solandri* и *Glyzyrrhiza echinata* (Papilionoideae), относящихся к группе, утратившей обращенный повтор пластидной ДНК, и трех видов семейства, имеющих обращенный повтор пластидной ДНК и относящихся к двум подсемействам, Caesalpinioideae (*Bauhinia rosea*) и Papilionoideae (*Arachis hypogaea*, *Robinia pseudoacacia*).

Полные последовательности пластидных геномов были собраны de novo из данных высокопроизводительного секвенирования с помощью программы CLC Genomics Workbench (<http://www.clcbio.com>). В результате сборки было получено 1, 2 и 3 контига для *Glyzyrrhiza*, *Wisteria* и *Carmichaelia*, соответственно. Эти контиги были использованы для получения полной последовательности генома. Общая длина пластома *Wisteria sinensis* составляет 130 936 п.н., у *Carmichaelia solandri* – 122 805 п.н., а у *Glyzyrrhiza echinata* – 127 958, что соответствует общей длине пластомов, утративших обращенный повтор, которая варьирует от 121 020 до 144 763. Проведенная аннотация этих геномов позволила определить в них состав и порядок генов. В пластидных геномах *Wisteria*, *Carmichaelia* и *Glyzyrrhiza* были идентифицированы 110 уникальных генов. К ним относятся 30 генов тРНК, 4 гена рРНК и 76 белок-кодирующих генов. Как и другие представители «бесповторной» клады, *Wisteria*, *Carmichaelia* и *Glyzyrrhiza* характеризуются потерей гена *rps16*, интрона гена *rps12* и первого интрона гена *clpP*. Проведенный нами предварительный эволюционный анализ структур пластомов также выявил новую отличительную черту для подсемейства мотыльковых – это появление в инвертированном повторе дублированного фрагмента гена *ycf2* длиной около 300 оснований. У представителей «бесповторной» клады, включая *Wisteria*, *Carmichaelia* и *Glyzyrrhiza* наблюдается частичная редукция псевдогена *ycf2*. Литературные данные (Ruhlman, Jansen, 2014; Scharz et al., 2015) указывают потерю гена *rpl22* у всех изученных пластомов бобовых. Однако согласно нашим данным на примере пластомов баугинии, арахиса и робинии, последовательность *rpl22* присутствует в виде псевдогена и выявляется поиском по гомологии с помощью BLAST, поэтому правильнее было бы говорить не о потере, а о псевдогенизации гена *rpl22*.

Также проведена сборка полных последовательностей пластидных геномов трех видов семейства, имеющих обращенный повтор пла-

стидной ДНК и относящихся к двум подсемействам, Caesalpinioideae (*Bauhinia rosea*) и Papilionoideae (*Arachis hypogaea*, *Robinia pseudoacacia*). В результате сборки было получено 7, 9 и 3 контига для *Bauhinia*, *Arachis* и *Robinia* соответственно. Эти контиги были использованы для получения полной последовательности генома. Общая длина пластома *Bauhinia rosea* составляет 154 630 п.н., *Arachis hypogaea* – 156 389 п.н. и *Robinia pseudoacacia* – 155 301 п.н. Полученные последовательности хлоропластных геномов трех видов бобовых характеризуются сходной организацией, как и у других бобовых, имеющих обращенный повтор. У баугинии, арахиса и робинии размеры большой уникальной области (LSC) составляют 85 552, 85 945 и 85 369 п.н., малой уникальной области (SSC) 18 290, 18 796 и 18 594 п.н. и обращенного повтора (IR) 25 394, 25 824 и 25 669 п.н. Проведен предварительный эволюционный анализ структур вновь полученных хлоропластных геномов с известными к настоящему времени таксонами из семейства Leguminosae, имеющих инвертированный повтор и утративших его. Общая длина пластома, имеющих обращенный повтор, варьирует в довольно широких пределах: от 150 285 п.н. у *Phaseolus vulgaris* до 175 489 п.н. у *Inga leiocalycina*. При этом отмечается (Scharz et al., 2015), что в подсемействе Caesalpinioideae хлоропластные геномы обладают большей длиной (в среднем примерно 160 тысяч п.н.) по сравнению с подсемейством Papilionoideae. Однако полученная нами последовательность баугинии характеризуется самой короткой длиной по сравнению с другими известными к настоящему времени цезальпиниевыми, более характерной для подсемейства мотыльковых. Наблюдаемые различия по длине связаны с укорочением спейсерных областей. Порядок и состав генов у баугинии не отличается от других цезальпиниевых. В отличие от двух других подсемейств, для подсемейства мотыльковых свойственны структурные перестройки, связанные как с инверсиями, так и с изменением числа генов. Полученные нами геномы арахиса и робинии характеризуются общей для всех мотыльковых инверсией размером 50 тысяч п.н., локализованной в большой уникальной области вблизи генов *rbcL* и *rps16*. Дополнительно у робинии имеется инверсия размером 39 тысяч п.н., локализованная в пределах большой инверсии (50 тысяч п.н.) между генами *trnS-GGA* и *trnS-GCU*.

Новые данные о пластидных геномах шести представителей бобовых, в том числе – базальных элементов клады, лишенной обращенного повтора, а также ближайших к ним форм, сохранивших повтор, позволили проанализировать тонкую генетическую структуру эволюционных изменений пластидного генома. Утрата обращенного повтора

вызвала существенные изменения в характере преобразований пластома в одной эволюционной линии бобовых. Она не связана непосредственно с какими-то ключевыми событиями в морфологической эволюции группы растений, имеющей исключительный эволюционный успех как в отношении числа видов, так и в отношении их роли в биомах.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-50-00029.

### Литература

*Winkworth R.C., Grau J., Robertson A.W., Lockhart P.J.* The origins and evolution of the genus *Myosotis* L. (Boraginaceae) // *Mol. Phyl. Evol.* 2002. Vol. 24, N 2. P. 180–193.

*Lavin M., Doyle J.J., Palmer J.D.* Evolutionary significance of the loss of the chloroplast-DNA inverted repeat in the Leguminosae subfamily Papilionoideae // *Evolution.* 1990. Vol. 44. P. 390–402.

*Wojciechowski M.F., Lavin M., Sanderson M.J.* A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid matK gene resolves many well-supported subclades within the family // *Amer. J. Bot.* 2004. Vol. 91. P. 1846–1862.

*Dormer K.J.* Vegetative morphology as a guide to the classification of the Papilionatae // *New Phytol.* 1946. P. 145–161.

*Dormer K.J.* An investigation of the taxonomic value of shoot structure in angiosperms with especial reference to Leguminosae // *Ann. Bot.* 1945. N. 9. P. 141–153.

*Polhill R.M.* Papilionoideae // *Polhill R.M., Raven P.H. (eds.)* Advances in Legume Systematics. 1981. Vol. 2, Pt. 1. P. 191–208.

*Schwarz E.N., Ruhlman T.A., Sabir J.S.M., Hajrah N.H., Alharbi N.S., Al-Malki A.L., Bailey C. D., Jansen R.K.* Plastid genome sequences of legumes reveal parallel inversions and multiple losses of *rps16* in papilionoids // *J. Syst. Evol.* 2015. Vol. 53. P. 458–468.

*Ruhlman T.A., Jansen R.K.* The plastid genomes of flowering plants // *Maliga P. (ed.)* Chloroplast biotechnology: Methods and protocols. Methods in molecular biology. 2014. Vol. 1132. P. 3–38. New York: Springer Science and Business Media.

# **Taxonomic circumscription and ranking as major difficulties in plant classification**

A.N. Sennikov<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> *Botanical Museum, Museum of Natural History, University of Helsinki,  
Finland*

*alexander.sennikov@helsinki.fi*

<sup>2</sup> *Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia*

## **Таксономическое описание и присвоение ранга как важнейшие сложности в систематике растений**

А.Н. СЕННИКОВ

Although the questions of taxonomic circumscription and ranking have been debated for a long time in botanical literature, random screening of recent taxonomic publications reveals significant difficulties and inconsistencies in approaches and opinions.

The argument for acceptance of paraphyletic taxa (Brummitt, 2002, etc.) is largely based on the assumption that in order to preserve monophyly, ancestral taxa cannot be classified into any taxon other than that including all their descendants, thus making the whole evolutionary tree collapsing into a single taxon. This assumption is methodologically incorrect as it ignores the limitation that phylogenetic methods are not applicable to groups that are linked by direct genealogical relationships. This means that every ranked classification is necessarily synchronous, designed for taxonomic groups as captured by a researcher for a certain period of time; thus diachronous organisms (which lived in different times and were possibly linked by genealogical descent) fall outside phylogenetic classifications and can be included only at exceptional terms (Mishler, Theriot, 2000).

This conclusion means that paraphyletic taxa are not really inherent in Linnaean classification as it was argued by Brummitt and Sosef (1998). Under their concept acceptance of a particular group (presumably a clade) as a separate taxon and its ranking relies entirely on its morphological characters which may indicate a major change that had occurred to the ancestor of this line (Brummitt, 2002). In rather closely related groups such changes may lead to the development of small lineages or single species that possess noticeably different characters, as *Cucubalus* in *Silene* or *Ascyron* in *Hypericum*, both deviating in fleshy fruits within large genera with otherwise predominantly dry fruits. It was observed that well-expressed and deviating characters may have been acquired rapidly by changes in a limited number of genes, and even such a character that was

commonly perceived as evolutionarily major, the possession of actinomorphic vs. zygomorphic flowers, may have evolved repeatedly «at least 199 times» in the angiosperm evolution (Reyes et al., 2016). Many more formerly distinct genera are continuously having been found based on autapomorphic characters (rendering the relatives paraphyletic), such as generic segregates of *Hypericum* s. l. that are different in the number or fusion of stamens (Robson, 2016).

There are many «iconic» groups which may have been defined and ranked according to tradition. Such groups are rather commonly paraphyletic or make their relatives paraphyletic, with the characters manifesting such groups being autapomorphic or symplesiomorphic. In an issue ‘*Arctium* vs. *Cousinia*’, both traditionally defined using the involucre and leaves, long ago the latter genus was found innaturally circumscribed and containing taxa with arctioid pollen. Subsequent phylogenetic studies (López-Vinyallonga et al., 2011) confirmed the conclusions based on morphology and redefined *Arctium*, which lost its iconic gross morphology but acquired the other species with the arctioid type of pollen.

Not all members of iconic groups, even in their traditional circumscription, necessarily possess the characters that are perceived as manifesting those groups. Thus, *Taraxacum* has nearly always been kept intact in its circumscription, although its members may show white flowers, or filiform undivided leaves, or even unbeaked fruits looking more like those of some *Crepis* (Ge et al., 2011).

When a generic segregate is found excluded from its paraphyletic relative, it may be subsumed into the larger group or the larger group needs to be split in order to achieve monophyly. Either way may be preferred depending on tradition or taste, and conflicting classifications may exist. When *Hebe* was found nested in *Veronica*, merging this traditional group was preferred to avoid splitting *Veronica* into morphologically ill-defined segregates, one of which should be represented by *V. chamaedrys* (Albach, Meudt, 2010). This merger has not been protested, unlike the expanding definition of *Iris* s. l. (Wilson, 2011) which received opposition from those who opted for separating almost every section of this group in order to preserve a few morphologically deviating monospecific generic segregates (Mavrodiev et al., 2014). Solutions to such situations may be practical: one may sacrifice not a large and otherwise solid genus but rather a single deviating branch of that genus because other branches are practically indistinguishable and better to be ranked as sections in view of a low level of differences achieved.

When certain groups are found sister and not profoundly diverged, taxonomic decisions may vary and not necessarily have a close connection

with morphological characters. Thus, in realignments of *Rhamnus* and *Frangula* s. l., Hauenschild et al. (2016) decided for assigning the rank of genus to *Oreoherzogia* and *Ventia* which differed in incompletely distinct morphology, whereas Ferreira et al. (2015) believed that a certain level of similarity is more important in generic ranking than a complex of distinct characters in *Andryala* s. l. (incl. *Pietrosia*). Similarly, apparent differences were set aside in merging part of *Otostegia* with *Moluccella* (Bendiksby et al., 2011), and numerous differences were disregarded in favour of a traditionally broader circumscription when Boraginaceae was formed as a single family in its order (APG IV, 2016) as opposing to the decision of the Boraginales Working Group (2016).

Species-rich groups with rapid and parallel evolution may achieve a great diversity of morphotypes which can be formally similar in essential characters in different clades but highly diverse within a single of those clades, like with *Lactuca* s. l. (Wang et al., 2013), or *Crepis* s. l. (Enke, Gemeinholzer, 2008), or *Iris* s. l. (Mavrodiev et al., 2014). In such cases monophyletic segregate genera may appear to be unreasonably numerous or morphologically ill-defined, leading to the preference for lumping.

Reticulate evolution may obscure the phylogenetic pattern significantly, thus being a major difficulty in classifications, and it was found at different levels of evolutionary trees. Ancient hybridization may affect taxonomic placement of groups of sections or segregate genera, as with *Notoseris* and *Paraprenanthes* (Wang et al., 2013), up to the higher levels of classification, as with the Celastrales, Oxalidales and Malpighiales clade (APG IV, 2016). Depending on the process, taxonomic decision may be different. When complete genomes are contributed to hybridogeneous taxa (as in Triticeae), segregate genera are established to achieve monophyletic classification (Kellogg et al., 1996), whereas in cases of gene flow (introgression), as with *Andryala* and *Pilosella*, hybrid contribution is disregarded (Ferreira et al., 2015).

Since it is only species and clades that belong to nature whereas taxa at other ranks are rather mental constructs (Schmidt-Lebuhn, 2012), circumscription and ranking of supraspecific taxa («how to chop up a tree» in words of Brummitt) appear to be concept-dependent. In morphology-based classifications it has been proposed to have taxonomic ranks correlated with ranks of characters (Lubarsky, 1996), in order to achieve a universal and evenly ranked system of living objects. In practical phylogenetic work, circumscription and ranking are determined by morphological diagnosability and integrity, relative group size, and tradition (APG III, 2009), whereas on theoretical grounds monophyly is a prerequisite, sister groups should receive the same rank, and ancestors

(nodal taxa) are not assigned with any formal rank in the same classification (Schmidt-Lebuhn, 2012). The ultimate goal of classification is a maximally informative and stable taxonomy (Vences et al., 2013).

### References

*Albach D.C., Meudt H.M.* Phylogeny of *Veronica* in the Southern and Northern Hemispheres based on plastid, nuclear ribosomal and nuclear low-copy DNA // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2010. Vol. 54. P. 457–471.

*APG III.* An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // *Bot. J. Linn. Soc.* 2009. Vol. 161. P. 105–121.

*APG IV.* An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Bot. J. Linn. Soc.* 2016. Vol. 181. P. 1–20.

*Bendiksby M., Thorbek L., Scheen A.-C., Lindqvist C., Ryding O.* An updated phylogeny and classification of Lamiaceae subfamily Lamioideae // *Taxon.* 2011. Vol. 60. P. 471–484.

*Boraginales Working Group.* Familial classification of the Boraginales // *Taxon.* 2016. Vol. 65. P. 502–522.

*Brummitt R.K.* How to chop up a tree // *Taxon.* 2002. Vol. 51. P. 31–41.

*Brummitt R.K., Sosef M.S.M.* Paraphyletic taxa are inherent in Linnaean classification – a reply to Freudenstein // *Taxon.* 1998. Vol. 47. P. 411–412.

*Enke N., Gemeinholzer B.* Babcock revisited: new insights into generic delimitation and character evolution in *Crepis* L. (Compositae: Cichorieae) from ITS and *matK* sequence data // *Taxon.* 2008. Vol. 57. P. 756–768.

*Ferreira M.Z., Zahradníček J., Kadlecová J., Sequeira M.M. de, Chrtek Jr. J., Fehrer J.* Tracing the evolutionary history of the little-known Mediterranean-Macaronesian genus *Andryala* (Asteraceae) by multigene sequencing // *Taxon.* 2015. Vol. 64. P. 535–551.

*Ge X., Kirschner J., Štěpánek J.* *Taraxacum* F.H. Wiggers // Wu Z., Raven P.H. (eds.). *Flora of China.* Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 2011. Vol. 20–21. P. 270–325.

*Hauenschild F., Favre A., Salazar G.A., Muellner-Riehl A.N.* Analysis of the cosmopolitan buckthorn genera *Frangula* and *Rhamnus s.l.* supports the description of a new genus, *Ventia* // *Taxon.* 2016. Vol. 65. P. 65–78.

*Kellogg E.E., Appels A., Mason-Gamer R.J.* When genes tell different stories: the diploid genera of Triticeae (Gramineae) // *Syst. Bot.* 1996. Vol. 21. P. 321–347.

*López-Vinyallonga S., Romaschenko K., Susanna A., Garcia-Jacas N.* Systematics of the Arctioid group: Disentangling *Arctium* and *Cousinia* (Cardueae, Carduinae) // *Taxon.* 2011. Vol. 60. P. 539–554.

*Lubarsky G.Yu.* Archetype, style and rank in biological systematics. Moscow: KMK Scientific Press, 1996. 434 p.

*Mavrodiev E.V., Martínez-Azorín M., Dranishnikov P., Crespo M.B.* At least 23 genera instead of one: The case of *Iris* L. s. l. (Iridaceae) // PLoS ONE. 2014. Vol. 9: e106459.

*Mishler B.D., Theriot E.C.* The Phylogenetic Species Concept (*sensu* Mishler and Theriot): Monophyly, Apomorphy, and Phylogenetic Species Concepts // Wheeler Q.D., Meier R. (eds.). Species concepts and phylogenetic theory: A debate. New York: Columbia University Press, 2000. P. 44–54.

*Reyes E., Sauquet H., Nadot S.* Perianth symmetry changed at least 199 times in angiosperm evolution // Taxon. 2016. Vol. 65. P. 945–964.

*Robson N.K.B.* And then came molecular phylogenetics – Reactions to a monographic study of *Hypericum* (Hypericaceae) // Phytotaxa. 2016. Vol. 255. P. 181–198.

*Schmidt-Lebuhn A.N.* Fallacies and false premises – a critical assessment of the arguments for the recognition of paraphyletic taxa in botany // Cladistics. 2012. Vol. 28. P. 174–187.

*Vences M., Guayasamin J.M., Miralles A., de la Riva I.* To name or not to name: Criteria to promote economy of change in Linnaean classification schemes // Zootaxa. 2013. Vol. 3636. P. 201–244.

*Wang Z.-H., Peng H., Kilian N.* Molecular phylogeny of the *Lactuca* alliance (Cichorieae subtribe Lactucinae, Asteraceae) with focus on their Chinese centre of diversity detects potential events of reticulation and chloroplast capture // PLoS ONE. 2013. Vol. 8: e82692.

*Wilson C.A.* Subgeneric classification in *Iris* reexamined using chloroplast sequence data // Taxon. 2011. Vol. 60. P. 27–35.



**Basic chromosome number and genome size changes during dysploidy in the genus *Reichardia* (Asteraceae, Cichorieae): evolutionary implications of heterochromatin and rRNA genes**

S. Siljak-Yakovlev<sup>1</sup>, O. Hidalgo<sup>2</sup>, T. Garnatje<sup>3</sup>, J. Vallès<sup>4</sup>

<sup>1</sup>*Ecologie Systématique Evolution, Univ. Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, Orsay, France*

<sup>2</sup>*Comparative Plant & Fungal Biology, Royal Botanic Gardens, Kew, UK*

<sup>3</sup>*Institut Botànic de Barcelona (IBB-CSIC-ICUB), Barcelona, Catalonia, Spain*

<sup>4</sup>*Laboratori de Botànica – Unitat associada CSIC, Facultat de Farmàcia i Ciències de l'Alimentació, Universitat de Barcelona, Barcelona, Catalonia, Spain  
joanvalles@ub.edu*

**Основное число хромосом и размер генома изменяются в ходе диспloidии в роде *Reichardia* (Asteraceae, Cichorieae): эволюционное значение гетерохроматина и генов рибосомальной РНК**

С. Сильяк-Яковлев, О. Идальго, Т. Гарнатже, Ж. Валлес

The implications of constitutive heterochromatin, GC-rich DNA and rDNA in chromosomal rearrangements during the changing of basic chromosome number (dysploidy) were observed in the genus *Reichardia* (Cichorieae, Asteraceae). This small Mediterranean genus comprises 8–10 species and presents three basic chromosome numbers ( $x=9$ , 8 and 7). Cytogenetic studies were conducted in a dysploid series of six species: *R. dichotoma*, *R. macrophylla* and *R. albanica* ( $2n=18$ ), *R. tingitana* and *R. gaditana* ( $2n=16$ ), and *R. picroides* ( $2n=14$ ). The molecular phylogeny reconstruction comprised three additional species (*R. crystallina* and *R. ligulata* with  $2n=16$  and *R. intermedia*,  $2n=14$ ). During the process of decreasing dysploidy a positive correlation was observed between chromosome number and genome size, rDNA loci number and pollen size, although only the correlation between chromosome number and genome size is still recovered significant once considering the phylogenetic effect. Fluorescence *in situ* hybridisation (FISH) also displayed changes in number, position and organisation of two rDNA families (35S and 5S), including the reduction of loci number and, consequently, reduction in the number of secondary constrictions and nuclear organising regions from three to one per diploid genome. The possible mechanisms of chromosomal and genome evolution, strongly implicating heterochromatin (with first increasing then decreasing of heterochromatin regions), are proposed and discussed in general, with particular consideration for the genus *Reichardia*.

**Beyond trends of floral evolution in Leguminosae:  
no need to be stable**

A.A. Sinjushin

*M.V. Lomonosov Moscow State University,  
Moscow,  
asinjushin@mail.ru*

**Эволюция цветка Leguminosae:  
нет необходимости быть стабильным**

А.А. СИНЮШИН

A correlation between size of biological structure and its variability (i.e., how precisely it is reproduced in ontogeny) was previously found negative: larger structures are less variable in their size characteristics (Soulé, 1984). Although this regularity was ruled out for animal objects and its mechanisms are yet debatable, a similar relation between size and stability is actual for plants too. However, the converse rule works for number of serially homologous structures (body segments, scales, leaflets of a compound leaf, floral organs per whorl etc.). When an average number is large, it is more prone to fluctuations. This pattern can be finely illustrated by flower merism (merosity): flowers with higher merism tend to deviate from a «typical» morphology more than those with lower merism (pers. obs.). Although numeral exclusions exist for any biological rule, one can hardly imagine more stable structures than a single-flowered inflorescence, a monomerous gynoeceum or a leaf of a single leaflet.

Animal evolution is interpreted as a process of consequential reduction, with decreasing number of segments and deeper specialization of any certain body part. That is why, for instance, variations in a number of limbs or vertebrae are crucial and clearly inadapative, as these numbers are precisely fixed and every member of a homologous series is engaged for a special function. Plants seem to be less sensitive to fluctuations of some kind displaying a wide range of variation both within a single organism (e.g., in leaves of the same shoot) and between individuals.

Possibly one of the most illustrious examples of adaptation towards a fixed number of serially homologous structures and strong specialization of each of them in plants deals with floral symmetry. Monosymmetric (zygomorphic) flowers are especially required to be stable in ontogeny, as their functioning is connected with an intimate orchestration of all floral parts. Insertion or loss of any single petal would impair this function, so additional mechanisms are needed to make ontogenetic reproduction of a monosymmetric flower more precise. In different angiosperm lineages,

floral (mono)symmetry is governed by *CYCLOIDEA*-like genes which are typically expressed in adaxial domain of developing floral meristem (FM) and negatively regulate its size (see Sinjushin, 2015 for review). In mutants, flowers become polysymmetric and variable in their meristem.

The third largest angiosperm family, Leguminosae (=Fabaceae s.l.), exhibits many variants in a floral morphology. Although many of leguminous flowers are pentamerous and pentacyclic, many other types exist. One of early-diverging lineages of subfamily Papilionoideae is a group previously treated as Swartzieae tribe but recently subdivided into few distinct clades (Prenner et al., 2015). Among them, there are some representatives with more or less typical floral morphology, i.e. with a monosymmetric pentamerous corolla, pentamerous androecium in two whorls and a monomerous gynoecium (e.g., *Petaladenium*: Prenner et al., 2015). A genus *Swartzia* itself has some unusual floral features, such as closed calyx, reduction of all or some petals (usually only adaxial petal is present), a polymerous androecium and, in few species, a bicarpellate gynoecium. Androecium often initiates via so-called ring meristem, when an adaxial ring of meristem is initiated later splitting into numerous stamens. The abaxial stamens are usually large and have diverse morphology.

During a survey on legumes with a polymerous gynoecium, I studied a floral ontogeny in an African swartzioid legume *Cordyla pinnata* (A. Rich.) Milne-Redh. collected in Mali. This genus was traditionally included into Swartzieae tribe, but now is treated as a part of Angylocalyceae-Dipterygeae-Amburaneae (ADA) clade, see Prenner et al. (2015) for more details. As *Swartzia*, it has some unusual floral features which seem to be derived from a «typical» morphology. Flowers are produced in simple bracteate racemes and bear two bracteoles. The calyx is initiated in three primordia which completely fuse soon, so anthesis begins with a rupture of calyx into three or four irregular lobes. The corolla is completely absent. The androecium is polymerous, its initiation begins more or less simultaneously on the whole periphery of FM. The gynoecium is usually monomerous, with a long gynophore; however, in some flowers additional carpel arises, seemingly delayed in ontogeny compared with the main one and having its cleft oriented towards a center of receptacle. A similar morphology was observed in a herbarium specimen from Mali stored in MW herbarium. Such coincidence ensures that a multicarpellate gynoecium is typical at least for *C. pinnata*, not resulting from environmental influences or peculiarities of a certain tree. The whole complex of floral features in *C. pinnata* is much more typical for Swartzia clade rather than for ADA clade.

A polymerous gynoecium was never recorded in any available descriptions of *Cordyla*, although present in some other swartzioid legumes, such as *Swartzia* p.p. and at least one species of *Aldina* (see Sinjushin, 2014 for more details), both genera also remarkable with a polymerous androecium. As *Cordyla* has a large and fleshy fruit, it is inadaptable to have all carpels reaching maturity. Moreover, only a small portion of flowers in a raceme produce fruits, as in distal floral buds a developing gynoecium senesces long before anthesis, so the whole tree is functionally andromonoecious.

As noticed earlier, polymerous gynoecia in legumes are found only in taxa lacking a typical «flag blossom» (Paulino et al., 2014), i.e. it is a counterpart of a joint «syndrome»: polysymmetry – polymerous androecium – multicarpellate gynoecium. The whole order Fabales includes two families with polysymmetric and (mostly) monocarpellate gynoecia, Surianaceae and Quillajaceae, and two families which evolved towards a monosymmetric flower and reduction of carpel number, viz. Polygalaceae and Leguminosae. As discussed previously, a monosymmetric flower requires a strict control of FM size. Additional regulation of FM size is lost together with a monosymmetry, so variable number of organs can be initiated in all floral domains. That is the case of multicarpellate mimosoids (*Inga* p.p., *Acacia* p.p.) and swartzioid species including *Cordyla*. The discussed genus is of special interest, as a multicarpellate state seems inadaptable but unavailable, being a kind of evolutionary «spandrels» sensu (Gould, Lewontin, 1979) which arise not for a certain purpose but due to certain reasons.

A similar increase of merism in all floral domains including gynoecium can be achieved via flower fasciation, as in some legume mutants (Sinjushin, 2016). However, in these cases alterations in merism are not associated with a loss of floral symmetry. For example, all petal types are present more or less on their proper places with a respect to abaxial-adaxial polarity, but usually in an increased number.

No doubts that the main trend of evolution of a leguminous flower is its stabilization aimed at fixation of proper numbers of organs, their mutual position and symmetry. Alongside with this, few lineages independently took the path of destabilization of all listed floral features. The resulting flower phenotypes are nevertheless adaptively successful. In some cases (as with supernumerary carpels of *Cordyla*) this morphology seems to be a kind of «overshoot» rather than of precise fitness between structure and function.

The work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (project no. 15-04-06374).

## References

- Gould S.J., Lewontin R.C. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of adaptationist programme // Proc. R. Soc. Lond. B. 1979. Vol. 205. P. 581–598.
- Paulino J.V., Prenner G., Mansano V.F., Teixeira S.P. Comparative development of rare cases of a polycarpellate gynoeceium in an otherwise monocarpellate family, Leguminosae // Amer. J. Bot. 2014. Vol. 101. P. 572–586.
- Prenner G., Cardoso D., Zartman C.E., de Queiros L.P. Flowers of the early-branching papilionoid legume *Petaladenium urceoliferum* display unique morphological and ontogenetic features // Amer. J. Bot. 2015. Vol. 102. P. 1780–1793.
- Sinjushin A.A. Origin and variation of polymeric gynoecia in Fabaceae: evidence from floral mutants of pea (*Pisum sativum* L.) // Plant Syst. Evol. 2014. Vol. 300. P. 717–727.
- Sinjushin A.A. Is the leguminous flower closed? // Wulfenia. 2015. Vol. 22. P. 281–287.
- Sinjushin A.A. Effects of stem fasciation on inflorescence and flower morphology in legumes // Wulfenia. 2016. Vol. 23. P. 127–134.
- Soulé M. Allomeric variability: theory and consequences // Zhurn. Obshch. Biol. 1984. Vol. 14. P. 16–27.

## The extremely variable *Henckelia* Spreng (Gesneriaceae) surveyed in Thailand

S. Sirimongkol, T. Hodkinson, J. Parnell

*School of Natural Sciences, Department of Botany, Trinity College Dublin,  
Ireland*

*sirimons@tcd.ie*

## Обзор исключительно изменчивого рода *Henckelia* Spreng. (Gesneriaceae) в Таиланде

С. СИРИМОНГКОЛ, Т. ХОДКИНСОН, ДЖ. ПАРНЕЛЛ

The genus *Henckelia* is one of the most complicated genera in the family Gesneriaceae. Recent molecular phylogenetics studies on *Chirita* and *Henckelia* are presented. These have separated *Chirita* from other genera such as *Henckelia*, *Damrongia*, *Microchirita*, *Liebigia* and *Primulina*. Some members of *Henckelia* have been moved to other genera including *Codonoboea*, *Didissandra*, *Didymocarpus*, *Lindernia* and *Loxocarpus* resulting in a reduction in the number of species in the genus to 58.

The genus *Henckelia* is distributed from Sri Lanka, India through Himalayas to northern Indo-China and Southern China. Thailand has ca. 5 species i.e. *H. anachoreta* (Hance) D.J. Middleton et Mich. Möller, *H. grandifolia* A. Dietr., *H. pumila* (D. Don) A. Dietr., *H. rotundata* (Barnett) D.J. Middleton et Mich. Möller and *H. speciosa* (Kurz) D.J. Middleton et Mich. Möller.

Recently surveys for Thai *Henckelia* were conducted from August to September 2016. *Henckelia rotundata*, which was described as a new species in 1922 and which had been collected only once previously, was refound during these intensive surveys in habitats similar to those from which it was originally described.

**Further evidence for isolated position  
of *Tetroncium* in Juncaginaceae (Alismatales):  
inflorescence and flower morphology**

D.D. Sokoloff<sup>1</sup>, I.E. Lock<sup>1</sup>, I.V. Kuzmin<sup>2</sup>, T.D. Macfarlane<sup>3</sup>,  
M.V. Remizova<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow,  
sokoloff-v@yandex.ru*

<sup>2</sup> *Tyumen State University, Tyumen*

<sup>3</sup> *Western Australian Herbarium, Department of Parks and Wildlife, Bentley,  
WA, Australia*

**Новые свидетельства изолированного положения  
рода *Tetroncium* в пределах Juncaginaceae (Alismatales):  
морфология соцветий и цветков**

Д.Д. Соколов, И.Э. Локк, И.В. Кузьмин, Т.Д. Макфален,  
М.В. Ремизова

*Tetroncium* is a monospecific genus of Juncaginaceae distributed in southern part of South America (von Mering, 2013). Two other genera of the family are *Cycnogeton* and *Triglochin* (von Mering, Kadereit, 2010); the former is restricted to Australia and the latter is nearly globally distributed, with species diversity centre in Australia. Molecular phylogenetic data suggest that *Cycnogeton* is sister to *Triglochin* (Ross et al., 2016). Sokoloff et al. (2015) concluded that *Tetroncium* differs from other Juncaginaceae in 13 structural characters, including dioecy, ensiform leaves which are similar to those of Tofieldiaceae, and a gynoeceium with a well-developed synascidiate zone with septa formed by united flanks of adjacent carpels. In *Triglochin* and *Cycnogeton*, carpels are united via the floral centre only. To date, morphological comparisons with other Juncaginaceae are based on *Triglochin* only because morphology of *Cycnogeton* has been insufficiently known. In addition, the interpretation of gynoeceium zones of *Tetroncium* in Sokoloff et al. (2015) was tentative because only herbarium material and late developmental stages were available. In the present study, we investigate fixed material of *Tetroncium magellanicum* and two species of *Cycnogeton* that include young developmental stages.

A novel feature in which *Tetroncium* differs from other Juncaginaceae is the presence of up to three delicate scale-like leaves recognizable in the distal part of the inflorescence peduncle. These cannot be easily interpreted as flower-subtending bracts of the lowermost flowers but resemble scale-

like leaves on peduncles of Tofieldiaceae. Previous accounts reported neither scale-like leaves on peduncles nor flower-subtending bracts in any Juncaginaceae. Peduncles are leafless in most other tepaloid Alismatales and in Araceae.

*Cycnogeton* and *Tetroncium* differ from *Triglochin* in the presence of free distal parts of carpels in pluricarpellate gynoecia. However, our study shows fundamental differences between these distal free parts. In *Cycnogeton*, the free parts can be interpreted as plicate as they possess a well-pronounced ventral slit. The carpels of *Cycnogeton* are structurally and developmentally similar to those of *Triglochin*. Though the line of postgenital closure is more or less horizontal in fully formed carpels of *Triglochin*, it is strongly oblique at young stages (Remizowa et al., 2010) resembling the ventral slit of *Cycnogeton*. In *Tetroncium*, the free parts of the carpels are unifacial according to definition of Endress (2015). They are rounded in cross-section from early developmental stages and lack any traces of ventral slit. Endress (2015) noted that current knowledge on taxonomic distribution of unifacial styles is incomplete. Among monocots, he only reports this feature in grasses. Endress (2015) showed a correlation between the occurrence of unifacial styles and anemophily. *Tetroncium* is a wind-pollinated plant, and the long free parts of the carpels are covered by stigmatic papillae along the inner surface. Further studies are needed to establish if unifacial stigmas occur in some other Alismatales, such as Zosteraceae and Cymodoceaceae with submarine pollination. In the framework of theoretical morphology, a possibility of distinguishing unifacial and subunifacial stigmas/styles by analogy to unifacial and subunifacial leaves merits further attention.

The work was performed with funding from the Russian Science Foundation (project 14-14-00250: field work in Australia, anatomical and developmental studies; project 14-14-01134: field work in South America).

### References

Endress P.K. Patterns of angiospermy development before carpel sealing across living angiosperms: diversity, and morphological and systematic aspects // Bot. J. Linn. Soc. 2015. Vol. 178. P. 556–591.

von Mering S. *Tetroncium* and its only species, *T. magellanicum* (Juncaginaceae): distribution, ecology and lectotypification // Willdenowia. 2013. Vol. 43. P. 13–24.

von Mering S., Kadereit J.W. Systematics, phylogeny, and recircumscription of Juncaginaceae – a cosmopolitan wetland family // Seberg O., Petersen G., Barford A.S., Davis J.I. (eds.). Diversity, phylogeny, and evolution in the monocotyledons. Aarhus: University Press, 2010. P. 55–79.



*Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J.* Evolutionary history of the monocot flower // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2010. Vol. 97. P. 617–645.

*Ross T.G., Barrett C.F., Gomez M.S., Lam V.K.Y., Henriquez C.L., Les D.H., Davis J.L., Cuenca A., Petersen G., Seberg O., Thadeo M., Givnish T.J., Conran J., Stevenson D.W., Graham S.W.* Plastid phylogenomics and molecular evolution of Alismatales // *Cladistics*. 2016. Vol. 32. S. 160–178.

*Sokoloff D.D., von Mering S., Remizowa M.V.* Female flower and fruit anatomy of *Tetroncium magellanicum*: implications for gynoeceium evolution in the early divergent monocot order Alismatales // *Bot. J. Linn. Soc.* 2015. Vol. 179. P. 712–724.

**Высокопроизводительное секвенирование  
и сравнительный анализ полных последовательностей  
хлоропластных геномов нескольких видов  
рода *Allium* (Alliaceae)**

А.С. Сперанская, А.А. Криницына, М.Д. Логачева, М.С. Беленикин  
Московский Государственный Университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва, hanna.s.939@gmail.com

**Next generation sequencing and comparative analysis  
of complete sequences of plastid genomes in several species  
of the genus *Allium* (Alliaceae)**

A.S. Speranskaya, A.A. Krinitsina, M.D. Logacheva, M.S. Belenikin

Для молекулярной систематики растений традиционно используют данные секвенирования ядерных или хлоропластных маркерных последовательностей. В то же время, в последние годы неуклонно растет количество работ, посвященных анализу полных последовательностей хлоропластных геномов растений самых разных систематических групп. Раньше основной целью таких работ было выявление эволюционных событий, затрагивающих только крупные таксоны. Сейчас успехи и доступность технологий высокопроизводительного секвенирования позволяют проводить сравнительный анализ последовательностей хлоропластных геномов для большого количества видов одного рода.

Род *Allium* L. (Alliaceae) является одним из крупнейших родов мировой флоры. Его представители произрастают в Северном полушарии, среди них довольно большое число редких и эндемичных видов. Современная молекулярная систематика рода основана на анализе данных секвенирования ядерных внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) рибосомальной ДНК (Friesen et al., 2006).

Мы осуществили секвенирование, сборку и провели сравнительный анализ полных последовательностей хлоропластных (хп) геномов видов *Allium* из шести подродов, а именно: *Amerallium* (секц. *Arctoprasum* и *Briseis*), *Anguinum*, *Melanocrommyum*, *Rhizirideum*, *Reticulobulbosa*, *Cepa*. Последовательности хлоропластных геномов были получены для следующих видов из вышеперечисленных подродов: *A. ursinum* L., *A. paradoxum* (M. Bieb.) G. Don, *A. victorialis* L., *A. elatum* Regel, *A. nutans* L., *A. obliquum* L., *A. fistulosum* L., *A. schoenoprasum* L.

При проведении сравнения использовались также данные, полученные другими научными коллективами, а именно: последовательности хлоропластных геномов *A. cepa* L. (подрод *Cepa*) и *A. sativum* L. (подрод *Allium*).

Анализ последовательностей показал, что, в основном, отличия представлены инсерциями/делециями (107–702 п.о.) в межгенных спейсерах, отличающихся локализацией. У некоторых видов были найдены индивидуальные особенности (например, делеция гена *infA*, кодирующего фактор инициации трансляции 1 в хлоропластном геноме *A. elatum*). Наиболее интересные результаты показал анализ хлоропластного генома *A. paradoxum*: в частности, были найдены крупные делеции (с суммарным размером около 3 500 п.н.), локализованные, в основном, в пределах одного участка генома размером около 10 000 п.н.

# **О гомологии парафиллиев и псевдопарафиллиев у мхов**

У.Н. Спирина<sup>1,2</sup>, Т.В. Воронкова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН,  
Москва*

*ulayspirina@mail.ru*

<sup>2</sup> *Тверской государственный университет, Тверь*

## **On homologies of paraphyllia and pseudoparaphyllia in mosses**

U.N. Spirina, T.V. Voronkova

В систематике бокоплодных мхов при описании таксонов разного уровня важное значение имеют признаки поверхностных структур стебля – парафиллии и псевдопарафиллии. Их наличие или отсутствие, форма, положение и взаиморасположение на побеге часто выступают в качестве диагностических признаков родов и семейств, поскольку они как правило более стабильны, чем признаки, например, строения листьев и перистомов.

Парафиллии и псевдопарафиллии весьма разнообразны по форме (нитевидные из одного ряда клеток, ланцетные или треугольные, а также цельные или разветвленные) и положению на побеге (равномерное, группами, приуроченными к зачаткам веточек). В литературе существует ряд определений для этих структур и предположения об их гомологии, однако между авторами б.ч. нет единства в их трактовке.

Известно, что все поверхностные структуры побегов мхов развиваются из клетки П, оказывающейся на поверхности после первого периклиналиного деления в клетке, образующейся при делении тетраэдрической апикальной клетки стебля. Из этой клетки развивается лист и покровы стебля ниже листа, в пределах которых может находиться закладывающаяся веточка. При изучении развития зачатков веточек было показано, что первые мерофиты веточек могут вести себя по-разному.

В одних случаях первые мерофиты веточек формируют листовые структуры, защищающие зачаток. Эти структуры могут быть либо цельными (*Amblystegium*), либо составными (*Hypnum*), т.е. образованными связанными между собой только в основании или не связанными вовсе и довольно далеко отстоящими друг от друга сегментами составного листа (Игнатов, Спирина, 2012; Spirina et al., 2012).

В других случаях первые мерофиты могут не образовывать листовых структур совсем и тогда они полностью используются на формирование поверхности стебля. Если это касается одного или двух пер-

вых мерофитов, то формируется зачаток, у которого самые наружные листья расположены особым образом, отличающимся (как например у *Brachythecium*, *Leucodon*) от наиболее распространенного. Если же речь идет о трех и большем числе первых мерофитов, то зачаток остается голым, сходным с таковым у практически всех верхоплодных мхов, и имеет вид ямки (*Plagiothecium*).

Возможен, однако, и третий вариант, когда листовые структуры вокруг места, где должен был бы находиться зачаток веточки, развиваются и, более того, имеют характерный для них филлотаксис, но при этом сам зачаток веточки никак на поверхности стебля не представлен. Такой вариант представляет интерес, поскольку он реализуется, как правило, в группах мхов, у которых на стебле развиты парафиллии. Большинство исследователей описывают парафиллии как структуры, не связанные в происхождении и не гомологичные листьям, однако представление о них как об «удалившихся от зачатка веточки псевдопарафиллиях» выдвигалось, например, М.С. Игнатовым и Л. Хеденасом (Ignatov, Hedenäs, 2007).

Пример *Leskea polycarpa* позволяет наглядно проиллюстрировать правомерность подобного представления и до некоторой степени проследить особенности морфогенеза видов с парафиллиями. Апикальные клетки веточек дифференцируются в апикальной зоне материнского побега очень рано, они крупные и многочисленные, однако их дальнейшее развитие не всегда приводит к формированию полноценного зачатка. На поперечных срезах побега клетки поверхностного слоя округлые, довольно рыхло расположенные. На срезе материнского побега в зонах, окруженных листовидными выростами, но не имеющими нормально развитого зачатка, наблюдается крупная округлая клетка, окруженная более мелкими, формирующими вокруг первой обособленную зону, которую можно рассматривать как производную этой не вполне развитой инициали. Края группы фланкированы листовидными структурами. При рассмотрении с поверхности иногда видны листовидные структуры с филлотаксисом веточных листьев.

Наблюдаемая ситуация, возможно, имеет определенную параллель с печеночниками. У последних известно довольно много типов ветвления, в числе которых и развитие веточки не за счет клеток стеблевой поверхности материнского побега, а за счет инициалий, расположенных глубже. Возможно, в случае с *Leskea* мы наблюдаем ситуацию, когда апикальная клетка веточки, по крайней мере в некоторых случаях, заглубляется в ткани стебля материнского побега (или формируется в подповерхностном слое клеток), но в итоге не образует нормально развитого зачатка.

Сходные аспекты правильного филлотаксиса наблюдаются и у других мхов, имеющих развитые парафиллии, в частности у *Cratoneuron*, *Haplocladium*, *Leptodon*, *Metaneckera*, а также *Thuidium*. У последнего рода парафиллии многочисленные на стебле и веточках первого порядка, однако на веточках второго порядка их мало и их топография, в целом сходная с таковой у *Leskea*, хорошо прослеживается.

Интересно, что все вышеперечисленные роды при выращивании в культуре, значительно увеличивают обилие парафиллиев после воздействия на них абсцизовой кислоты (АБК). Обработка выращиваемых в чашках Петри побегов всех данных видов приводит к тому, что на отрастающих участках стебля количество парафиллиев значительно возрастает в течение трех недель при обработке их АБК в сравнении количеством перед началом эксперимента. Можно отметить, и то, что у видов семейства Brachytheciaceae, у которых в норме первые два веточных листа не развиваются, обработка АБК приводит к тому, что иногда один из этих листьев развивается. Это также может рассматриваться в качестве косвенного свидетельства гомологии листьев и парафиллиев.

Вместе с тем, увеличение числа парафиллиев при воздействии АБК имеет сложный характер, не пропорционально концентрации АБК, и не показало четкой зависимости в опытах с антагонистом АБК флуридоном. Детально особенности регуляции развития парафиллиев при воздействии АБК еще предстоит выяснить. В то же время, простота экспериментальной работы и отзывчивость парафиллиев на такие внешние воздействия может быть использована как в простых экспериментах, так и, возможно, в мониторинговых исследованиях, особенно в случае *Leskea*, массового эпифита в городах России.

### Литература

Игнатов М.С., Спирина У.Н. Морфогенез проксимальных веточных листьев у мхов // Онтогенез. 2012. Т. 43. С. 175–184.

Ignatov M.S., Hedenäs L. 2007. Homologies of stem structures in pleurocarpous mosses, especially of pseudoparaphyllia and similar organs // Newton A.E., Tangney R. (eds.). Pleurocarpous mosses: systematics and evolution. Boca Raton: CRC Press, 2007. P. 269–286.

Spirina U.N., Shimamura M., Ignatov M.S. On the branch primordia structure in the basal Hypnanae (Bryophyta) // Arctoa. 2012. Vol. 21. P. 221–236.

**Построение филогенетического дерева  
однолетних астрагалов (*Astragalus*, Fabaceae) на основе  
компьютерного анализа фенетических признаков**

А.К. Сытин<sup>1</sup>, Л.В. Рязанова<sup>1</sup>, Д.Д. Сластунов<sup>2</sup>, А.Г. Хмарик<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН,

Санкт-Петербург, [astragalus@mail.ru](mailto:astragalus@mail.ru), [lrjazanova@yandex.ru](mailto:lrjazanova@yandex.ru)

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет,  
Санкт-Петербург, [info@taxon.pro](mailto:info@taxon.pro)

**Phylogenetic tree of annual species  
of *Astragalus* (Fabaceae) constructed on the basis  
of computer analysis of phenetic characters**

A.K. Sytin, L.V. Ryazanova, D.D. Slastunov, A.G. Khmarik

Астрагал (*Astragalus* L.) – самый крупный род среди цветковых растений (Frodin, 2004). Эволюционные стратегии его разнообразны (Сытин, 1992, 2009), адаптивные свойства высоки, что позволило освоить разнообразные типы местообитания внетропических областей Земного шара. В современном изучении рода отметим следующие таксономические тенденции: 1) рост описания новых видов (сейчас их число около 2400); 2) относительно устойчивое число секций: от 105 секций в понимании А. Бунге (Bunge, 1868, 1969) возросло до 136 (Podlech et al., 2013). Многие таксономические группы Бунге естественны, их диагностика и объем со временем уточняются, при этом новые виды находят определенное положение в структуре системы, что свидетельствует о ее прогностичности. 3) Упразднение деления на подроды – Бунге выделил 9, подродов, Д. Подлех признавал только 3 (Podlech, 1982), но отказался от подродового деления, в немалой степени учитывая данные молекулярной систематики (Podlech et al., 2013). В ряде случаев новые данные не противоречат традиционным представлениям. В частности, подтверждено, что секции *Epiglottis*, *Phaca*, *Hypoglottis*, *Calycophysa*, *Tragacantha*, *Cercidothrix*, *Calycocystis* являются монофилетическими (Kazempour Osaloo et al., 2003). Исключение составляет группа однолетних астрагалов, большинство которых Бунге включал в подрод *Trimeniaeus* Bunge – довольно искусственную агрегацию. Как и в других родах бобовых (*Medicago*, *Hippocrepis*) плоды однолетников настолько своеобразны, что побуждали некоторых авторов к описанию монотипных секций и родов. Степень уникальности признаков, определяется формой боба, характером выростов и структурой мезо- и эндокарпия, создает морфологическую дисперсию такой амплитуды, что обособление ряда видов в

особые монотипные секции кажется не вполне адекватной таксономической мерой и провоцирует описание моно (-олиго) типных родов. Однако в свете исследований молекулярной систематики монотипные роды *Barnebyella* (= *A. migpo*), *Ophiocarpus* (= *A. ophiocarpus*) и морфологически обособленные однолетние виды *A. dipelta*, *A. schmalhauseni* и *A. vicarius* вполне корреспондированы в роде *Astragalus*, тогда как *A. vogelii* скорее ближе к родам *Colutea* и *Oxytropis*, чем к астрагалам (Wojciechowski, 2005). Вместе с тем, анализ филогенетических различий *A. annularis* показал столь высокую степень обособленности, что он теперь представляет монотипную секцию *Annulares*, тогда как близкие ему морфологические виды рассматриваются в секции *Harpilobus* (Zarre, Azani, 2012; Podlech et al., 2013).

Проблема установления родства групп однолетних астрагалов на основе фенетических признаков осложняется конвергентным сходством и параллелизмами. Построение филогенетического дерева *Astragalus*, на наш взгляд, возможно при интеграции подходов эволюционной и молекулярной систематики, на основе критической ревизии таксономической значимости признаков и результатов молекулярных исследований. Объективный критерий, роль которого могут играть ботанико-географические концепции, в случае однолетних астрагалов мало эффективен. Большую часть этой группы составляют эфемеры, обособившиеся в результате жесткого отбора аридного климата – инсоляции и высоких дневных температур, дефицита воды и т.д. Сокращение жизненного цикла, черты ювенильной организации, переход к самоопылению – признаки прогрессивной эволюции однолетних астрагалов. О высокой приспособленности к среде свидетельствуют и огромные ареалы многих видов, охватывающие нередко всю Афразиатскую пустынную область в понимании Е.М. Лавренко. Вместе с тем, проявление признаков у однолетников дискретно, что делает их удобной моделью для формализации данных при составлении диагностических ключей (Балковский, 1964; Morse, 1974; Лобанов и др., 2006; Кирейчук, 2011; Хмарик и др., 2013).

Авторы используют метод последовательного построения филогенетического дерева. Первым этапом является составление многослойной матрицы состояний признаков однолетних астрагалов. Многие значения признаков в матрице визуализированы и могут сопровождаться комментариями, уточняющими aberrации состояния стандарта признаков. Среди иллюстраций впервые будут опубликованы препараты генеративных органов астрагалов из коллекции А. Бунге – весьма важного элемента для типификации названий видов. На основании анализа полученных данных происходит ранжирование признаков,



оценка их таксономической значимости признаков и формализация их состояний для последовательного улучшения полученной модели. Постоянно обновляемые фенограммы (таксономические кластеры, получаемые объединением таксонов с наиболее похожими наборами состояний признаков) помогают систематику оценить правильность выбранных для классификации признаков и обособить явно адаптивные признаки, обусловленные влиянием факторов окружающей среды от признаков существенных для филогении. Избранный метод сходен с Байесовским выводом в статистике, но также и повторяет его недостатки – чувствительность к ошибкам в изначальной гипотезе.

Создаваемая база данных доступна в интернете для широкого круга пользователей и содержит инструменты для анализа взаимосвязей между отдельными таксонами, группами таксонов, признаками и группами признаков. Также в базе присутствует электронный определитель таксонов по морфологическим признакам. Поддерживается и обратная связь – оставление пользовательских комментариев к элементам данных.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 15-04-06981.

### Литература

*Балковский Б.Е.* Цифровой политомический ключ для определения растений. Киев, 1964. 36 с.

*Кирейчук А.Г., Лобанов А.Л., Смирнов И.С., Иночкин А.А., Степаньянц С.Д.* Интернет-определители биологических объектов. 5 лет спустя // Междунар. суперкомпьютерная конф. «Научный сервис в сети Интернет: экзоплодное будущее» (19–24 сент. 2011 г., Новороссийск). М., 2011. С. 449–453.

*Лобанов А.Л., Кирейчук А.Г., Смирнов И.С., Граничин О.Н., Вахитов А.Т., Дианов М.Б.* К реализации идеального интерактивного определителя биологических объектов в Интернете // Тр. Всерос. науч. конф. «Научный сервис в сети Интернет: технологии параллельных вычислений» (18–23 сент. 2006 г., Новороссийск). Новороссийск, 2006. С. 202–204.

*Смирнов И.С., Пугачев О.Н., Кирейчук А.Г., Дианов М.Б., Лобанов А.Л., Халиков Р.Г., Голиков А.А., Кривохатский В.А.* Итоги и перспективы разработки информационной системы по биоразнообразию животных России (ZOODIV – BIODIV) // Двенадцатая Всерос. конф. RCDL на базе Казанского (Приволжского) федерального университета (13–17 окт. 2010 г., Казань). Казань, 2010. С. 461–464.

*Сытин А.К.* О полиморфизме, дискретности и критериях вида у астрагалов (*Astragalus*, Fabaceae) // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению / Матер. Конфер. БИН РАН и ЗИН РАН 14–15 февраля и 14–15 мая 1990. СПб: Зоологич. ин-т РАН, 1992. С. 123–132.

Сытин А.К. Астрагалы Восточной Европы и Кавказа: систематика, география, эволюция. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2009. 48 с.

Хмарик А.Г., Сластунов Д.Д., Васильев Н.П., Орлова Л.В., Егоров А.А., Иванов С.А., Бялт А.В. Разработка электронного определителя хвойных северо-запада России // Современная ботаника в России: Тр. XIII Съезда Рус. ботан. о-ва и конф. «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (16–22 сент. 2013 г., Тольятти). Тольятти, 2013. Т. 2. С. 80–81.

Bunge A. Generis *Astragali* species gerontogae. Pars prior. // Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.). Sér. 7. 1868. Т. 11, N 16. P. 1–160.

Bunge A. Generis *Astragali* species gerontogae. Pars altera. // Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.). Sér. 7. 1869. Т. 15, N 1. P. 1–242.

Frodin D.G. History and concepts of big plant genera // Taxon. 2004. Т. 53. P. 753–776.

Kazempour Osaloo S., Maassoumi A.A., Murakami N. Molecular systematic of the genus *Astragalus* L. (Fabaceae): Phylogenetic analyses of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers and chloroplast gene *ndhF* sequences // Plant Syst. Evol. 2003. Vol. 242. P. 1–32.

Morse L.E. Computer programs for specimen identification, key construction and description printing using taxonomic data matrices // Publications of the Museum, Michigan State University. Biological Series. 1974. Vol. 5. P. 1–128.

Podlech D. Neue Aspekte zur Evolution und Gliederung der Gattung *Astragalus* L. // Mitt. Bot. Staatssaml. München, 1982. Bd 18. S. 359–378.

Podlech D., Zarre Sh., Ekici M., Maassoumi A.A., Sytin A. A taxonomic revision of the genus *Astragalus* L. (Leguminosae) in the Old World Vol. 1. Wien, 2013. 822 p.

Wojciechowski M.F. *Astragalus* (Fabaceae): A molecular phylogenetic perspective // Brittonia, 2005. Vol. 57, N 4. P. 382–396.

Zarre Sh., Azani N. Perspectives in taxonomy and phylogeny of the genus *Astragalus* (Fabaceae): a review // Progress in Biological Sciences. 2012. Vol. 3, N 1. P. 1–6.

**Новый вид рода *Watanabea*  
(Trebouxiophyceae, Chlorophyta): морфологические,  
ультраструктурные, молекулярно-генетические  
и экологические доказательства**

А.Д. Темралеева<sup>1</sup>, М.А. Синетова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Институт физико-химических и биологических проблем  
почвоведения РАН, Пущино,  
temraleeva.anna@gmail.com*

<sup>2</sup> *Институт физиологии растений имени К.А. Тимирязева РАН, Москва*

**A new species of *Watanabea*  
(Trebouxiophyceae, Chlorophyta): morphological,  
ultrastructural, molecular and ecological evidence**

A.D. Temraleeva<sup>1</sup>, M.A. Sinetova<sup>2</sup>

Монотипный род *Watanabea* был описан на основе штамма SAG 211-9b, определенного как типовой вид *Watanabea reniformis* (Hanagata et al., 1998). Данный штамм был изолирован E.G. Pringsheim в 1939 году из водоема (Великобритания) и идентифицирован как *Chlorella saccharophila*. Позднее на основе данных по морфологии (отсутствие пиреноида и способность формировать автоспоры двух типов) и ультраструктуре (однослойная клеточная стенка) был перенесен в новый род *Watanabea* (Hanagata et al., 1998). Другие представители рода в настоящее время неизвестны. Целью данной работы стало исследование штамма зеленой микроводоросли ACSSI 14 и выделение его в новый вид рода *Watanabea* по результатам анализа данных морфологии, ультраструктуры, 18S-филогении и экологии.

Объектом исследования стал штамм ACSSI 14 из Альгологической коллекции Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Algal Collection of Soil Science Institute, ACSSI, <http://acssi.org/>). Данный штамм был изолирован из верхнего слоя серой лесной почвы под вторичным мелколиственно-широколиственным лесом (Московская область, Россия). Культивирование штамма проводили на среде BG11 с азотом (1% агар, pH=7.0) в климатостате (температура +23–25°C, свет 60–75  $\mu\text{моль фотонов} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ , фотопериод 12 ч). Изучение морфологии и жизненного цикла штамма проводили методами световой микроскопии (светлое поле и интерференционный контраст) с помощью микроскопов Leica DM750 и Carl Zeiss Axio Scope A1 (Германия). Для цитохимической реакции на наличие крахмала использовали раствор Люголя. Изучение строения клеточной стенки и

пиреноида штамма было выполнено с помощью трансмиссионного электронного микроскопа Carl Zeiss Libra 200 (Германия). Для этого клетки были фиксированы в 4% растворе формальдегида в 0.1M натрий-фосфатном буфере и постфиксированы в 1% OsO<sub>4</sub>. После обезвоживания материал был заключен в эпоксидную смолу Epon (Sigma-Aldrich, США) и на микротоме LKB получены ультратонкие срезы, которые были последовательно отконтрастированы на сетках раствором уранил-ацетата и цитратом свинца по Reynolds (1963).

ДНК выделяли из биомассы зеленой микроводоросли с помощью набора DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, США), следуя протоколу производителя. При амплификации использовали готовую смесь для ПЦР Screen Mix-HS (Евроген, Россия). Праймеры и условия для амплификации гена 18S рРНК использовали из статьи Katana с соавт. (2001). Детекцию целевых ПЦР-продуктов проводили электрофоретически в 1%-ном агарозном геле. Для дальнейшей очистки ампликонов из геля применяли набор Cleanup Mini (Евроген, Россия). Секвенирование нуклеотидных последовательностей осуществляли на базе ЗАО «Синтол» (Россия). Для филогенетического анализа была составлена выборка последовательностей гена 18S рРНК зеленых микроводорослей родов *Aerosphaera*, *Chloroidium*, *Heterochlorella*, *Heveochlorella*, *Kalinella*, *Viridiella* и *Watanabea*, относящихся к *Watanabea*-клате (Neustupa et al., 2013). Выравнивание нуклеотидных последовательностей выполняли в программе BioEdit по алгоритму ClustalW. При наличии интронов в гене 18S рРНК они были удалены из выравнивания. Для выбора модели нуклеотидных замен использовали программу jModelTest. Реконструкцию филогенетических взаимосвязей осуществляли методом максимального правдоподобия (ML) в программе PhyML. Статистическая поддержка топологии дерева была оценена с помощью бутстреп-анализа (1000 повторностей). Вычисление генетических дистанций проводили в программе MEGA 5.0.

Ниже приведено описание штамма ACSSI 14 по результатам морфологического анализа. Клетки одиночные, молодые эллипсоидно-удлиненной формы 3.5–5.0 мкм шириной и 7.0–10 мкм длиной, по мере старения приобретают шаровидную форму диаметром 5.0–10 мкм. Оболочка тонкая. Хлоропласт в молодых клетках лентовидный, занимает половину клеточного пространства, в зрелых клетках лопастной, рассеченный, занимает почти все пространство. Ядро одно. Пиреноид один, с оберткой из нескольких крупных зерен крахмала, в зрелых клетках иногда плохо различим. Автоспоры крупные, по 2–4, эллипсоидные или яйцевидные (иногда одна автоспора может быть крупнее

остальных) или мелкие, по 16–32, заостренные, эллипсоидные или яйцевидные (одинакового размера). одна-две автоспоры часто остаются внутри спорангия. Зооспоры и половой процесс не наблюдались.

От *W. reniformis* штамм отличается формированием большего количества автоспор и наличием пиреноида с крахмальной оберткой, что подтвердил и ультраструктурный анализ. Как правило, наличие или отсутствие пиреноидов является диагностическим признаком видового уровня (Константинова, Болдина, 2000). Известны роды зеленых водорослей, которые включают виды с пиреноидами и без, например, *Kalinella* (Neustupa et al., 2009, 2013), *Stichococcus* (Neustupa et al., 2007), *Chloromonas* (Hoham et al., 2002; Matzuzaki et al., 2012) и др.

По данным 18S-анализа исследуемый штамм является представителем рода *Watanabea*. При сравнении нуклеотидных последовательностей штамма ACSSI 14 и аутентичного штамма *W. reniformis* SAG 211-9b была выявлена одна замена в гене 18S рРНК и отсутствие интрона. Кроме того, штаммы были выделены из разных сред: из почвенной в первом случае и пресноводной во втором.

Таким образом, изученный штамм ACSSI 14 отличался от типового вида *W. reniformis* наличием пиреноида с крахмальной оберткой, образованием большего числа эллипсоидных автоспор (до 32), отсутствием интрона в гене 18S рРНК и почвенным местообитанием. На наш взгляд, приведенные различия могут быть основанием для выделения данного штамма в новый вид рода *Watanabea* и изменения его морфологического диагноза. Но так как главный молекулярно-генетический маркер – ядерный ген 18S рРНК – во многих случаях является слишком консервативным для разделения близкородственных видов, то в дальнейшем исследовании планируется использовать более вариабельные пластидные гены *rbcl* и *tufA*.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта №16-34-60020 мол\_а\_дк.

### Литература

Константинова И.А., Болдина О.Н. Сравнительный анализ ультраструктуры пиреноидов зеленых монадных и коккоидных водорослей // Физиол. раст. 2000. Т. 47, № 5. С. 747–751.

Hanagata N., Karube I., Chihara M., Silva P.C. Reconsideration of the taxonomy of ellipsoidal species of *Chlorella* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), with establishment of *Watanabea* gen. nov. // Phycological Research. 1998. Vol. 46, N 4. P. 221–229.

Hoham R.W., Bonome T.A., Martin C.W., Leebens-Mack J.H. A combined 18S rDNA and *rbcl* phylogenetic analysis of *Chloromonas* and *Chlamydomonas*

(Chlorophyceae, Volvocales) emphasizing snow and other cold-temperature habitats // J. Phycology. 2002. Vol. 38, N 5. P. 1051–1064.

Matzuzaki R., Hara Y., Nozaki H. A taxonomic revision of *Chloromonas reticulata* (Volvocales, Chlorophyceae), the type species of the genus *Chloromonas*, based on multigene phylogeny and comparative light and electron microscopy // Phycologia. 2012. Vol. 51, N 1. P. 74–85.

Neustupa J., Eliás M., Sejnohová L. A taxonomic study of two *Stichococcus* species (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) with a starch-enveloped pyrenoid // Nova Hedwigia. 2007. Vol. 84, N. 1–2. P. 51–63.

Neustupa J., Nemcová Y., Eliás M., Skaloud P. *Kalinella bambusicola* gen. et sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), a novel coccoid *Chlorella*-like subaerial alga from Southeast Asia // Phycological Research. 2009. Vol. 57, N 3. P. 159–169.

Neustupa J., Nemcová Y., Veselá, J. Steinová J., Skaloud P. *Leptochlorella corticola* gen. et sp. nov. and *Kalinella apyrenoidosa* sp. nov.: two new *Chlorella*-like green microalgae (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) from subaerial habitats // Int. J. Syst. and Evol. Microbiol. 2013. Vol 63. P. 377–387.

Reynolds E.S. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy // J. Cell Biol. 1963. Vol. 17. P. 208–212.

**К сравнительной эмбриологии подрода *Esula*  
рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae): развитие семени у видов  
секций *Holophyllum*, *Helioscopia*, *Esula* и *Tithymalus***

Г.Е. Титова, О.В. Яковлева, Н.А. Жинкина, Л.А. Пушкарева,  
Д.В. Гельтман

Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН,  
Санкт-Петербург  
galina\_titova@mail.ru

**To comparative embryology of *Euphorbia* subgen.  
*Esula* (Euphorbiaceae): seed development in species  
of sections *Holophyllum*, *Helioscopia*, *Esula* and *Tithymalus***

G.E. Titova, O.V. Yakovleva, N.A. Zhinkina, L.A. Pushkareva,  
D.V. Geltman

Род *Euphorbia* L. – один из самых крупных родов сем. Euphorbiaceae, система которого спорна и постоянно пересматривается (Webster, 1987; Radcliffe-Smith, 2001, и др.). Недавно система рода была существенно пересмотрена на основании молекулярно-филогенетических данных: выделены 4 клады, получившие таксономический ранг подродов – *Athymalus* Neck. ex Rchb., *Esula* Pers., *Euphorbia* и *Chamaesyce* Raf. (Steinmann, Porter, 2002; Bruyns et al., 2006; Horn et al., 2012). Система одного из них – подрода *Esula* Pers., была также пересмотрена на основании молекулярно-филогенетического анализа (Riina et al., 2013; Гельтман, 2013, и др.). Выделены 21 секции, две из которых (*Lagascae* Lázaro, *Lathyris* Dumort.) являются базальными, а остальные объединены в две крупные продвинутые клады: I клада – секции *Holophyllum* (Prokh.) Prokh. и *Helioscopia* Dumort., II клада – секции *Pithyusa* (Raf.) Lázaro, *Tithymalus* (Gaertn.) Roep., *Esula* (Pers.) Dumort. и др. (всего 17 секций). Новая система нуждается в проверке с использованием различных морфологических, анатомических и эмбриологических признаков. К их числу относятся характеристики развития семени, которые, однако, изучены недостаточно.

Цель работы состояла в сравнительном анализе развития семени у 9 видов из 4 секций подрода *Esula*, относящихся к двум продвинутым кладам его филогенетического древа: I клада – *E. komaroviana* Prokh. (секция *Holophyllum*), *E. palustris* L., *E. squamosa* Willd., *E. soongarica* Boiss., *E. condylocarpa* M. Bieb. (секция *Helioscopia*); II клада – *E. virgata* Waldst. et Kit., *E. cyparissias* L., *E. iberica* Boiss. (секция *Esula*) и *E. pepus* L. (секция *Tithymalus*).

Сформированный семязачаток исследованных видов крассинуцеллятный, гемитропный, битегмальный. Апикальная часть нуцеллуса характеризуется развитием клювовидной структуры (нуцеллярный колпачок и многослойная париетальная ткань), выступающей до оплодотворения из микропиле и примыкающей к плацентарному obturatorу. Базальная часть нуцеллуса также массивная, дифференцирована на подиум и постамент (по классификации структур базальной части нуцеллуса И.И. Шамрова, 2008). Специфической особенностью развития семязачатка и семени всех видов является формирование «тегминальной халазы», или эндопахихалазы (по терминологии Corner, 1976 и Bouman, Boesenwinkel, 1984, соответственно), образующейся вследствие конгенитального объединения оснований внутреннего интегумента и нуцеллуса (Шамров, 2008). По нашим представлениям, в результате последнего процесса происходит разрастание сросшихся оснований внутреннего интегумента и нуцеллуса и обрастание ими гипостазы и халазы вместе с проникающим в них окончанием проводящего пучка семязачатка, причем все структуры, вероятно, образуют единую синтетическую структуру. Следствием этого является необычное положение халазы в семязачатке – в основании внутреннего интегумента («тегминальная халаза») и формирование «гетеропиле» (узкого основания наружного интегумента, через которое проводящий пучок проникает во внутренний интегумент, в эндопахихалазу).

Различия в толщине интегументов у видов секций *Helioscopia* и *Esula* незначительны. В начале прогамной фазы внутренний интегумент 7–8-слойный, наружный – 4-слойный; у *E. peplus* внутренний интегумент более тонкий (5–6 слоев). Для *E. komaroviana* (секция *Holophyllum*) характерны более мощные интегументы (особенно внутренний – свыше 10 слоев). В клетках нуцеллуса и зародышевого мешка присутствуют специфические включения в виде округлых тел неясной природы.

Развивающимся семенам свойственно искривление морфологической оси (микропиле–халаза) и постепенное становление их кампилотропии. Вследствие преобладания роста структур с антирафальной стороны семени становятся геми-кампилотропными, а у ряда видов – кампилотропными (легкий изгиб не только нуцеллуса и эндосперма, но и зародыша – *E. palustris*, *E. condylocarpa*, *E. virgata*). Также происходит обрастание внутренним интегументом нуцеллярного клюва, а наружным интегументом – внутреннего интегумента с образованием карункулы. Всем видам свойственно формирование дифференцированного на органы зародыша и массивного эндосперма с обильными запасными веществами. Эндоспермогенез нуклеарного типа; переход к



клеткообразованию происходит при достижении ценоцитом объема примерно в 100 ядер (на стадии ранне-глобулярного зародыша); при этом его узкий халазальный конец проявляет признаки гаусториальной активности (внедрение в подиум, крупные ядра, задержка клеткообразования).

На ранних стадиях развития зародыша и ценоцитного эндосперма наблюдается незначительное увеличение числа слоев клеток внутреннего интегумента – тегмена, а также начало его дифференциации на экзотегмен (производный наружной эпидермы внутреннего интегумента, состоящий из слоя макросклерид) и эндотегмен (представленный вакуолизированной паренхимой). Для 6–7-слойного тегмена *E. peplus* характерно образование ложных руминаций (в виде крупных ямок, формирующихся под давлением выростов внутренней поверхности перикарпия). В ходе поздних стадий (органогенеза в зародыше и клеточной стадии эндосперма) клетки эндотегмена у большинства видов подвергаются деструкции, однако у *E. palustris* происходит их специализация по типу гидроцитных, с сохранением последних в составе семенной кожуры. Число слоев наружного интегумента – тесты не меняется, лишь у *E. squamosa* отмечается нерегулярное увеличение числа ее слоев (до 7–8 клеток в высоту), связанное с формированием мелких складок на поверхности. Слои тесты в процессе созревания семени у всех видов сохраняют целостность, при этом, как правило, ее поверхность гладкая, блестящая, но у *E. peplus* – матовая, ямчатая, повторяющая форму руминаций тегмена. Для клеток тесты видов секции *Esula* и секции *Tithymalus* (*E. peplus*) на поздних стадиях развития характерно образование сферокристаллов, которые у *E. peplus* выходят на поверхность через «межклетники» экзотесты. В отличие от этого, у видов секций *Holophyllum* и *Helioscopia* сферокристаллы в тесте не образуются.

Ранее было установлено, что различия в структуре тесты по признаку наличие/отсутствие сферокристаллов, являются характерным отличительным признаком двух продвинутых клад подрода *Esula* (Гельтман и др., 2015). У исследованных нами видов эти различия коррелируют с особенностями развития халазальной части семени.

У видов I клады на стадии формирования раннего проэмбрио и халазального гаустория ценоцитного эндосперма в апикальной части нуцеллуса происходит постепенная деструкция париетальной ткани (при сохранении многослойного нуцеллярного колпачка), в его базальной части – почти полная деструкция постаменты, при сохранении целостности подиума. При этом наблюдается увеличение массивности эндопахихалазы и ее внедрение вглубь подиума. Этот процесс осуще-

ствляется за счет продолжения периклинальных делений ее клеток в акропетальном направлении и эпидермальной активности клеток на границе оснований подиума и тегмена (с образованием небольшой вставки клеток) и сопровождается вхождением разветвленной сети окончаний проводящего пучка рафе в гипостазу и расширяющийся подиум вместе со специфическими удлинненными клетками (предположительно млечниками). Гипостаза, вместе с окончаниями проводящего пучка, входит в основание тегмена. Одновременно с этим в клетках подиума и эндотегмена происходит накопление большого числа сферических тел (наблюдаемых на ранних стадиях лишь в средней и апикальной части нуцеллуса), тогда как в тесте их присутствие незначительно. На более поздних стадиях клетки эндотегмена и нуцеллуса, включая свободную часть подиума, лизируют, тогда как клетки эндобахихалазы, гипостазы и основания подиума заполняются танинами (также в акропетальном направлении). Исключение составляет *E. palustris*, у которого заполнение эндобахихалазы, гипостазы и подиума танинами сопряжено с частичным сохранением клеток эндотегмена в зрелом семени и их специализацией по типу гидроцитов (Титова и др., 2015). Отмеченные изменения в структуре халазальной части семени у данной группы видов сопряжены с отсутствием образования сферокристаллов в тесте.

В отличие от видов I клады, изученные виды II-ой клады, при значительном общем сходстве процессов, связанных с изменением структуры базальной части семени, характеризуются их определенными отличиями. Их эндобахихалаза является менее массивной, компактной и слабо вдающейся в подиум – вследствие низкой эпидермальной активности клеток оснований подиума и тегмена. Вхождения разветвленных окончаний проводящего пучка и специфических удлинненных клеток в подиум не наблюдается; последние проникают лишь в область гипостазы, которая у данных видов также заходит в основание тегмена. При этом накопление сферических тел в клетках подиума выражено слабо, но характерно для клеток эндотегмена и тесты. На поздних стадиях развития также происходит разрушение эндотегмена и верхней части подиума и заполнение клеток эндобахихалазы и гипостазы танинами, но появления сферокристаллов в тесте не наблюдается.

На основании полученных данных высказано предположение, что основные различия между видами двух крупных клад подрода *Esula* состоят в особенностях развития халазальной части семени (разной степени развития эндобахихалазы), обуславливающих различия в структуре клеток тесты (наличие/отсутствие сферокристаллов). Более мощное развитие эндобахихалазы у видов I-ой клады, сопровождаю-

щееся проникновением окончаний проводящего пучка в подиум (вместе с млечниками) и обеспечивающее интенсификацию транспорта веществ к зародышевому мешку, зародышу и эндосперму, вероятно, приводит к избыточному накоплению продуктов млечного сока в нуцеллусе. В ходе эволюции, для преодоления негативного действия этих веществ на структуры зародышевого мешка, эндосперм и зародыш, у видов II-ой кланды произошла частичная редукция эндопахихазы и млечников в подиуме. Следствием этого является преимущественное накопление продуктов млечного сока в клетках тесты и их последующее выведение через межклетники на поверхность в виде сферокристаллов. Для подтверждения данной гипотезы необходимы дальнейшие детальные исследования развития семязачатка и семени у видов разных секций подрода *Esula*, включая виды базальных секций.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 13-04-00541 и 16-04-01809.

**Молекулярная филогенетика и новая система  
*Stellaria* L. s. l. (Caryophyllaceae)**

Вал. Н. Тихомиров

Белорусский государственный университет,  
Минск

Tikhomirov\_V\_N@list.ru

**Molecular phylogenetics and a new system  
of *Stellaria* L. s. l. (Caryophyllaceae)**

Val. N. Tikhomirov

Род *Stellaria* L. s. l. – Звездчатка принадлежит к семейству Caryophyllaceae Juss., трибе Alsineae Lam. et DC. В соответствии с современными данными молекулярной филогенетики наиболее близкими к нему родами являются *Cerastium* L. и *Holosteum* L. (Fior et al., 2006; Harbaugh et al., 2010). *Stellaria* включает, по разным данным, от 120 до 200 видов (Bittrich, 1993; Chen, Rabeler, 2001; Цвелёв, 2004; Morton, 2005). Виды рода распространены в умеренных и умеренно-холодных регионах обоих полушарий, в тропиках встречаются преимущественно в высокогорьях; некоторые (например, *S. media* (L.) Vill., *S. graminea* L.) – распространены повсеместно.

К. Линней при описании рода *Stellaria* включил в него 7 видов: *S. nemorum*, *S. dichotoma*, *S. radians*, *S. graminea*, *S. cerastoides*, *S. biflora* и *S. holostea* (Linnaeus, 1753). Последний вид впоследствии был выбран в качестве типа рода. Одновременно с описанием рода *Stellaria* К. Линней описал род *Alsine*, включающий всего два вида (*A. media* и *A. segetalis*) и отличавшийся наличием 5 тычинок (а не 10, как у *Stellaria*). В дальнейшем выяснение взаимоотношения родов *Stellaria* и *Alsine* привело к различиям во взглядах у разных ученых: от принятия очень широкого объема рода *Alsine*, включая в него рода *Minuartia* Loefl., *Arenaria* L., *Spergula* L., *Spergularia* (Pers.) J. Presl et C. Presl и др. до полной синонимизации его в родом *Stellaria*. Со временем начала доминировать вторая точка зрения, и уже к концу XIX века подавляющее число ботаников полностью включали род *Alsine* в состав рода *Stellaria*. В последние годы только Н.Н. Цвелев (Цвелёв, 2004) сделал попытку разделения рода *Stellaria* s. l., выделив из его состава небольшие рода *Alsine* и *Hylebia* (Koch) Fourg.

Современные молекулярные исследования, проведенные с привлечением большого материала (в совокупности был проведен анализ 49 видов рода *Stellaria* s. l., что составляет от 25 до 40% видового разнообразия рода) показали отсутствие монофилии в пределах данной

группы (Fior et al., 2006; Harbaugh et al., 2010; Greenberg, Donoghue, 2011). Оказалось, что небольшая группа преимущественно центрально- и североамериканских видов (*S. howardii* Magiure, *S. minutifolia* Magiure, *S. obtusa* Engelm. и *S. ovata* Willd. ex D. F. K. Schtdl.) близкородственна выделяемым в настоящее время из состава рода *Minuartia* родам *Mononeuria* Rchb. и *Triplateia* Bartl. (Dillenberger, Kadereit, 2014), а также родам *Geocarpon* Mack. и *Wilhelmsia* Rchb. Эти виды, первоначально описанные в составе рода *Stellaria*, должны быть исключены из его состава и перенесены в трибу *Scleranthae*, вероятнее всего в качестве самостоятельного рода.

Оставшиеся большинство видов рода *Stellaria* формируют группу внутри трибы *Alsineae*. Однако и эта группа не монофилетична, так как при объединении всех оставшихся видов звездчаток она включает в себя также крупный род *Cerastium*, подрод *Odontostemma* рода *Arenaria*, а также группу небольших, близких к *Stellaria* родов: *Holosteum*, *Lepyrodiclis* Fenzl ex Endl., *Moenchia* Ehrh., *Myosoton* Moench, *Plettkea* Mattf. и *Pseudostellaria* Pax. *S. holostea* (тип рода *Stellaria*) при этом располагается в основании крупной клады, которая включает не только большинство изученных видов рода *Stellaria*, но и большинство изученных представителей родов *Cerastium*, *Dichodon* (Bartl. ex Rchb.) Rchb., *Holosteum* и *Moenchia* (Greenberg, Donoghue, 2011; Hernández-Ledesma et al., 2015).

Проблема полифилии рода *Stellaria* формально может быть решена двумя путями. С одной стороны, можно объединить указанные роды в один. Приоритетным названием для подобного объединенного рода при этом будет *Cerastium*. Однако, на наш взгляд, данный подход не оправдан. Во-первых, он приводит к формированию группы, которая включает подавляющее большинство видов трибы *Alsineae* и имеет неясные родственные связи и центр происхождения. Во-вторых, это приведет к необходимости создания большого числа новых номенклатурных комбинаций, сильно усложнит их практическое применение и, в конечном итоге, приведет к нестабильности номенклатуры в данной группе.

Второй подход к решению проблемы полифилии рода *Stellaria* заключается в выделении из его состава нескольких мелких родов и восстановлении тем самым его монофилии. Подобным образом в последнее время была решена проблема полифилии в таких довольно крупных группах, как *Minuartia* s. l. (Dillenberger, Kadereit, 2014) и *Arenaria* s. l. (Harbaugh et al., 2010; Greenberg, Donoghue, 2011; Sadeghian et al., 2015). По отношению к роду *Stellaria* данный процесс тоже начался – недавно было обосновано и подтверждено молекуляр-

ными данными выделение нескольких азиатских видов (*S. monosperma* Buch.-Ham. ex D. Don, *S. devendrae* Pusalkar et S.K. Srivast. и *S. paniculata* Edgew.) в отдельный род *Schizotechium* Rechb. (Pusalkar, Srivastava, 2016). Не исключено, что молекулярную поддержку также получают сейчас относимые к *Stellaria* s. l. роды *Fimbripetalum* (Turcz.) Ikonn., *Tythostemma* Nevski, *Mesostemma* Vved., хотя молекулярная информация по этим группам на сегодняшний день крайне скудна или вовсе отсутствует.

При разделении рода название *Stellaria* формально должно быть сохранено за группой, в состав которой будет входить *S. holostea* (тип рода), а для подавляющего большинства звездчаток приоритетным оказывается родовое название *Larabrea* St. Hil. Этого можно избежать только при помощи консервации названия рода с новым типом. Соответствующее предложение было нами внесено (Tikhomirov, 2016). В случае его принятия название рода *Stellaria* L. будет законсервировано с новым типом (*S. graminea* L.), который однозначно принадлежит данному таксону даже при самой узкой трактовке рода, а *S. holostea* должна быть выделена в отдельный монотипный род, который мы предлагаем назвать *Protostellaria* n. sp., nom. provis.

Оставшиеся после такой «очистки» европейские виды на основании их морфологии четко разделяются на две группы, которые получают хорошую поддержку по молекулярным данным (Greenberg, Donoghue, 2011). К *Stellaria* s. str. будут относиться многолетники с четырехгранным, чаще всего голым стеблем и сидячими листьями от линейных до широкояйцевидных. К роду *Alsine* будут относиться многолетники или однолетники с цилиндрическими, обычно б.м. волосистыми стеблями и яйцевидными или ланцетно-яйцевидными листьями на б.м. длинных черешках. В род *Alsine*, согласно молекулярным данным, должны быть включены *Hylebia* (Koch) Fourt. и *Myosoton*. При этом многолетние виды, выделяемые Н.Н. Цвелёвым в самостоятельный род *Hylebia*, не отличаются от *Alsine* ничем существенным, кроме жизненной формы. Основным признаком, на котором основывается выделение рода *Myosoton*, является число стилодиев (3 стилодия у *Stellaria* и *Alsine* и 5 – у *Myosoton*). Однако, как показывает внимательный просмотр материала, данный признак не является стабильным и даже в пределах одного растения у *Myosoton aquaticum* можно обнаружить отдельные цветки с 4 и даже с 3 стилодиями. Кроме того, в Китае были выявлены целые популяции с 3 стилодиями, принадлежность которых к *M. aquaticum* была подтверждена при помощи молекулярных методов (Liu et al., 2007). Исходя из вышесказанного, мы считаем, что признак числа стилодиев в данной группе не может ис-

пользоваться для выделения отдельных родов. При этом другие признаки, на которых можно было бы обосновать самостоятельность *Myosoton*, отсутствуют и данный род должен быть включен в состав *Alsine*. Молекулярные данные подтверждают правомерность такого объединения.

### Литература

Цвелёв Н. Н. *Stellaria* L., *Alsine* L., *Hylebia* (Koch) Fourr. // Флора Восточной Европы. Т. 11. М.; СПб., 2004. С. 145–155.

Bittrich V. Caryophyllaceae // Kubitzki K., Rohwer J. G., Bittrich V. (ed.). The families and genera of vascular plants, Vol. 2, Magnoliid, Hamamelid, and Caryophyllid families. Berlin, Heidelberg, New York, 1993. P. 206–236.

Chen S., Rabeler R.K. *Stellaria* L. // Wu Z.Y., Raven P.R. (ed.). Flora of China. Vol. 6. Beijing – St. Louis, 2001. P. 11–29.

Dillenberger M.S., Kadereit J.W. Maximum polyphyly: multiple origins and delimitation with plesiomorphic characters require a new circumscription of *Minuartia* (Caryophyllaceae) // Taxon. 2014. Vol. 63, N 1. P. 64–88.

Fior S. et al. Molecular phylogeny of the Caryophyllaceae (Caryophyllales) inferred from chloroplast *matK* and nuclear rDNA ITS sequences // Amer. J. Bot. 2006. Vol. 93. P. 399–411.

Greenberg A.K., Donoghue M.J. Molecular systematics and character evolution in Caryophyllaceae // Taxon. 2011. Vol. 60. P. 1637–1652.

Hernández-Ledesma P. et al. A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order Caryophyllales // Willdenowia. 2015. Vol. 45, N 3. P. 281–383.

Harbaugh D.T. et al. A new lineage-based tribal classification of the family Caryophyllaceae // Int. J. Plant. Sci. 2010. Vol. 171. P. 185–198.

Linnaeus C. Species plantarum. Ed. 1. T. 1. Holmiae, 1753. 560 p.

Liu J. et al. Molecular identification of suspected Alsineae species based on nuclear rDNA ITS sequences // Journal of Sichuan University (Natural Science Edition). 2007. Vol. 44, N. 5. P. 1101–1110.

Morton J.K. 22. *Stellaria* // Flora of North America North of Mexico. Vol. 5. Magnoliophyta: Caryophyllidae, part 2. New York, 2005. P. 96–114.

Pusalkar P. K., Srivastava S. K. The genus *Schizotechium* (Caryophyllaceae) resurrected // Phytotaxa. 2016. Vol. 252, N 1. P. 81–84.

Sadeghian S. et al. Molecular phylogeny of *Arenaria* (Caryophyllaceae: tribe Arenarieae) and its allies inferred from nuclear DNA ITS and plastid DNA *rps16* sequences // Bot. J. Linn. Soc. 2015. Vol. 178. P. 648–669.

Tikhomirov Val. N. Proposal to conserve the name *Stellaria* (Caryophyllaceae) with a conserved type // Taxon. 2016. T. 65. N 2. P. 389–390.

## **К сравнительной эмбриологии рода *Dioscorea* L. (Dioscoreaceae): процесс двойного оплодотворения**

А.А. Торшилова

*Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН,*

*Санкт-Петербург*

*altorsh62@mail.ru*

## **To comparative embryology of the genus *Dioscorea* L. (Dioscoreaceae): the process of double fertilization**

A.A. Torshilova

Использование сравнительной эмбриологии для целей систематики и филогении, наряду с современными методами анализа данных по последовательности ДНК может являться надежной основой построения системы рода *Dioscorea*, поскольку эмбриологические данные, наряду с молекулярными являются надежными критериями при решении дискуссионных вопросов систематики, филогении и эволюции растений (Kamelina, 2000, 2009; Shamrov, 2008). Важными эмбриологическими признаками являются особенности процесса двойного оплодотворения.

Проведен анализ результатов сравнительного изучения хода процесса двойного оплодотворения у двух контрастных видов флоры России – *Dioscorea nipponica* и *Dioscorea caucasica* (секция *Stenophora* Uline). Виды контрастируют по почвенно-климатическим условиям мест произрастания (Приморский край и Северный Кавказ), имеют отличия в морфологии вегетативных органов (листьев), форме плода и семени (семена типично геми-кампилотропные, латерально уплощенные – *D. caucasica*, слабо геми-кампилотропные, фронтально уплощенные – *D. nipponica*), а также различаются по типу развития зародышевого мешка (*D. nipponica* – Polygonum-тип, *D. caucasica* – Drusa-тип) (Burkill, 1960; Титова, Торшилова, 2015; Torshilova et al., 2003).

Значительный интерес представляет организация женского гаметофита. Сравнительный анализ зрелых зародышевых мешков этих двух видов показал значительное морфологическое сходство их клеток, несмотря на различный тип развития. Зародышевые мешки обоих видов имеют на микропиллярном полюсе яйцевой аппарат с хорошо дифференцированными клетками – яйцеклеткой и 2 синергидами. На халазальном полюсе формируются антиподы; причем, несмотря на то, что количество антипод у этих видов различное (у *D. nipponica* – 3, у *D. caucasica* – 11), по своим структурно-функциональным характеристикам они очень сходны – крупные, поляризованные клетки, выполняющие, вероятно, гаусториальную функцию (передачу питатель-



ных веществ от клеток нуцеллуса к другим элементам зародышевого мешка). Однако женские гаметофиты этих видов могут различаться по топографии полярных ядер. У *D. nipponica* полярные ядра локализуются преимущественно в халазальной части (редко в центральной), вблизи антипод, у *D. caucasica* – в микропилярной, хотя более четкой закономерности в расположении ядер к моменту оплодотворения нет.

Оба вида имеют сходное строение мужских и женских генеративных органов (цветков), опылители неизвестны. Сформированные семязачатки битегмальные и красинуцеллятные, исходя из анализа положения их морфологической оси относительно плаценты, они являются гемитропными, а из особенностей развития нуцеллуса – вторично псевдокрасинуцеллятными. Виды имеют сходный тип развития эндосперма (нуклеарный с признаками гелобиального) (Торшилова, Титова, 2010; Торшилова и др. 2016).

Анализ результатов детального изучения процесса сингамии у обоих видов показал их сходство по основным критериям: состояние ядер в момент нахождения в зоне между яйцевым аппаратом и центральной клеткой зародышевого мешка («экстрацеллюлярной щели»), в момент контакта клеток (спермия и яйцеклетки), в момент контакта ядер, хода кариогамии и образования зиготы, состояния зиготы и перехода ее к делению. Установлен тип сингамии – премитотический (тип кариогамии – G1).

Аналогичный анализ результатов хода тройного слияния выявил ряд отличий, при этом отличительные особенности в некоторой степени основывались на положении полярных ядер в момент вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок, что, в свою очередь было обусловлено типом развития зародышевого мешка. Основные критерии, по которым определялся тип оплодотворения при тройном слиянии, показали, что у *D. nipponica* при Polygonum-типе развития зародышевого мешка (полярные ядра чаще всего занимают халазальную часть центральной клетки вблизи антипод, находятся в контакте, не сливаясь, вплоть до их контакта со спермием) процесс тройного слияния и образование первичного ядра эндосперма идет медленнее – по промежуточному типу оплодотворения, чем аналогичный процесс у другого вида – *D. caucasica* с Drusa-типом развития зародышевого мешка (положение полярных ядер часто нестабильно, однако, наиболее вероятное их положение – вблизи яйцевого аппарата, где они находятся также в контакте, не сливаясь, в некоторых случаях образуют вторичное ядро центральной клетки). Так называемое «онтогенетическое ускорение», образовавшееся от момента дифференциации мегаспороцита до формирования зрелого зародышевого мешка у

*D. caucasica*, усиливается самым быстрым типом оплодотворения – премитотическим, с образованием первичного ядра эндосперма.

Полученные данные по двойному оплодотворению у изученных видов, по-видимому, свидетельствуют о существовании взаимосвязи между особенностями развития их зародышевого мешка, процесса оплодотворения и эндосперма, и открывают дальнейшие перспективы для сравнительных исследований в области систематики и эволюции видов в пределах рода *Dioscorea* и секции *Stenophora*. Однако для понимания распределения данных признаков и направления эволюции требуется изучение более широкого числа неисследованных видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

### Литература

Камелина О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений. Т. 1: Двудольные. Барнаул, 2009. 501 с.

Камелина О.П. Эмбриологические признаки в филогенетической систематике цветковых растений // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 7. С. 22–33.

Титова Г.Е., Торшилова А.А. К вопросу об эволюции морфологического типа семени у видов секции *Stenophora* рода *Dioscorea* (Dioscoreaceae) и природе односемядольности их зародыша // Бот. журн. 2015. Т. 100, №8. С. 761–786.

Торшилова А.А., Виноградова Г.Ю., Титова Г.Е. Развитие семязачатка и зародышевого мешка у *Dioscorea caucasica* (Dioscoreaceae) // Бот. журн. 2016. Т. 101, № 4. С. 359–377.

Торшилова А.А., Титова Г.Е. Формирование семени и морфогенетические корреляции в развитии его структур у *Dioscorea nipponica* (Dioscoreaceae) // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 1. С. 298–325.

Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М., 2008. 350 с.

Burkill I.H. The organography and evolution of Dioscoreaceae, the family of the Yams // J. Linn. Soc. (Bot.). 1960. Vol. 56, № 367. P. 319–412.

Torshilova A., Titova G., Batygina T. Female reproductive structures and seed development in *Dioscorea nipponica* Makino (Dioscoreaceae) // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. 2003. Vol. 45, № 1. P. 149–154.

**Таксономическая ревизия эндемичных видов  
рода *Semenovia* (Umbelliferae-Apioideae),  
распространенных в северном Памиро-Алае,  
по результатам анализа морфологических данных  
и ITS1,2 ярдНК последовательностей**

У.А. Украинская, Е.И. Терентьева, Е.В. Ключков

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва, [ulja\\_ukr@mail.ru](mailto:ulja_ukr@mail.ru)

**Taxonomic revision of endemic species of the genus *Semenovia*  
(Umbelliferae-Apioideae) distributed in northern Pamir-Alay  
based on analysis of morphological data and nrITS sequences**

U.A. Ukrainskaya, E.I. Terentieva, E.V. Kljuykov

Род *Semenovia* насчитывает около 30 видов, распространенных только в Азии (от Ирана на западе и до Китая на востоке). Центр разнообразия рода находится в горной Средней Азии. Наибольшее число видов рода *Semenovia* встречается в горах Памиро-Алая.

В Северном Памиро-Алае, на Алайском и Туркестанском хребтах, в Киргизии и Таджикистане встречается широко распространенный в горной Средней Азии вид *Semenovia dasycarpa* и три эндемичных вида *S. zaprjagaevii*, *S. alaiica* и *S. vaginata*, описанных в последние годы. Ареалы двух эндемичных видов *Semenovia zaprjagaevii* и *S. alaiica* представлены отдельными немногими изолированными популяциями, а *Semenovia vaginata* достоверно известна только из типового местонахождения по неполному гербарному материалу, собранному в фазе начала цветения. Все эти виды очень сходны по габитусу и по характеру рассечения листьев. Это часто затрудняет, а порою делает невозможным определение видовой принадлежности отдельных гербарных образцов. Кроме того, ареалы этих видов перекрываются, что также внесло путаницу в их определение. Целью нашего исследования было уточнение видового состава *Semenovia* в Северном Памиро-Алае, с использованием морфологических и молекулярных методов.

Нами проведено сравнительное анатомо-морфологическое и молекулярное исследование 3 критических видов *Semenovia* (*S. alaiica*, *S. vaginata*, *S. zaprjagaevii*), распространенных в северном Памиро-Алае в Киргизии и Таджикистане. Материалом для исследования послужили гербарные образцы, хранящиеся в гербариях LE, MW, TAK, TAD, FRU и образцы, собранные в природе. Для молекулярно-филогенетического анализа ITS последовательности четырех видов рода *Semenovia* были включены в анализ из базы данных GenBank.

Выделение ДНК, амплификация и секвенирование участка (ITS1,2) ярдНК проводилось согласно методике, описанной в работах Valiejo-Roman et al. (2006). Все ITS последовательности анализируемых видов, выравнились в программе MUSCLE (Edgar, 2004). Просмотр результатов выравнивания нуклеотидных последовательностей и последующая ручная доработка выполнялась в программе BioEdit version 5.0.9. (Hall, 1999). Набор из 18 выравненных последовательностей ITS 1,2 ярдНК содержит 438 позиции, из которых 345 – консервативные, 43 – парсимонно-информативные и 50 – парсимонно-неинформативные. Молекулярно-филогенетические деревья, были построены по ITS последовательностям двумя методами – методом Mr. Bayes 3.1 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) и методом максимальной экономии PAUP\* 4.0b8 (Swofford, 2003). Полученные топологии деревьев не идентичны, но конгруэнтны в основных узлах. При запуске цепей Маркова было задано 100 000 генераций, число одновременно генерируемых цепей – 4. Ниже приведен конспект видов, ключи для определения и списки таксономических признаков исследованных образцов.

В полученных нами молекулярных деревьях образцы критических видов рода *Semenovia* (*S. alaiica* и *S. vaginata*) формируют две хорошо поддержанные субклады (А и В) в кладе I, а *Semenovia zaprjagaevii* формирует отдельную, хорошо поддержанную кладу II. Это подтверждает самостоятельность видов *Semenovia alaiica*, *S. vaginata* и *S. zaprjagaevii*.

Попарное сравнение ITS-последовательностей ярдНК видов субклады «В» показало, что виды близки между собой и имеют довольно низкий уровень дивергенции последовательностей (0,05%). Полученные данные позволяют нам предположить, что следующие образцы с неясно выраженными морфологическими признаками могут быть отнесены к виду *S. alaiica*, изотип которого в этой кладе является реперным образцом:

*Semenovia sp.96* – Киргизия, Ошская область, сев. склон Туркестанского хр., окр. пос. Андиген, ур. Сары-яз, 15.07.1969, № 1183а, Пименов, Боряев; *Semenovia sp.99* – Киргизия, сев. склон Туркестанского хр., р. Андиген, ур. Сары-яз, 08.09.2016, № 5, 15, Ключиков, Украинская; *Semenovia sp.49* – Киргизия, Туркестанский хр., 70 км западнее с. Ляйляк, 25.09.2011, Лазьков; *Pastinacopsis sp.* – Таджикистан, Ю. макросклон Алайского хребта, дол. р. Кызыл-Эшме, бассейн р. Кызыл-Су, 12.08.1981, Иконников, Ладыгина.

С включением этих образцов в данный вид, ареал вида расширился на юг и запад.

В субкладу «А» входят *S. vaginata* (тип), образец *S. bucharica* (близкий по местонахождению к типу), а также два известных образца, которые ранее были определены как *Seseli tragioides*. Образец *Seseli tragioides* 845 (Таджикистан, Ю. скл. Зеравшанского хр., бассейн р. Сарбог, ур. Газни, 22.08.1966, № 4129, Стрижова) имеет последовательность, идентичную последовательности *S. vaginata* (тип), а образец *Seseli tragioides* 822 (Таджикистан, Каратегинский хр., долина р. Комароу, 03.07.1988, № 244, Пименов и др.) имеет последовательность, идентичную *S. bucharica*. Это позволяет нам сделать предположение, что в субкладу «А» входят два самостоятельных вида *S. vaginata* и *S. bucharica* и ставит вопрос о существовании вида *Seseli tragioides* в качестве самостоятельного таксона. С включением этих образцов в данные виды ареал вида *S. vaginata* расширился на юг, а ареал вида *S. bucharica* расширился на северо-восток.

Все образцы клады II представлены видом *S. zaprjagaeVII* (образцы взяты из разных мест сборов) имеют идентичные нуклеотидные последовательности. При сравнении ITS последовательностей образцов клады II и клады I были отмечены группоспецифичные (синапоморфные) замены (три замены Т→С, одна замена С→Т и одна замена А→Т), которые маркируют виды клады II, что свидетельствует о четкой обособленности этого вида.

Полученные молекулярно-филогенетические данные хорошо коррелируют с данными анатомо-морфологических исследований критических видов рода *Semenovia*.

#### Ключ для определения видов

В ключе приводится также вид *Semenovia bucharica*, оказавшийся на молекулярном дереве в одной большой кладе (клада I) с *S. alaiica* (изотип) и произрастающий в том же горном узле.

1. Влагалища стеблевых листьев расширенные, яйцевидные или ланцетные перепончатые ..... 2
- + Влагалища стеблевых листьев не расширенные ланцетные или треугольные, зеленые ..... 3
2. Каудекс маловетвистый; стебли одиночные; лепестки голые, ложбиночные секреторные каналцы резко неравные, доходят до четверти или немного ниже середины плода ..... *S. zaprjagaeVII*
- + Каудекс сильно ветвистый; стебли многочисленные; лепестки со спинной стороны войлочно опушенные; ложбиночные секреторные каналцы б.м. равные, длинные, доходят до  $\frac{3}{4}$  длины плода ..... *S. vaginata*
3. Краевые лепестки не увеличенные; каудекс с укороченными веточками, компактный ..... *S. bucharica*
- + Краевые лепестки обычно заметно увеличенные; веточки каудекса короткие или б.м. длинные ..... *S. alaiica*

*Semenovia alaica* Lazkov, 2007, Bot. Zhurn. 92, 6: 913. – **Семеновия алайская.**

**Типус:** **Kirghizia:** “Jugum Alaicum, declivum generale boreale ad occidentem ab lacum Kurban-Kul, 15.06.2006, G.A.Lazkov (holo-: LE!; iso-: FRU, MW!).

**Распространение:** Киргизия, Таджикистан: северные склоны Алайского и Туркестанского хребтов; южный склон Алайского хребта – вид ранее для этой части хребта не приводился.

**Таксономические признаки:** Стебли плотные; каудекс маловетвящийся; влагалища стеблевых листьев ланцетные или треугольные, не расширенные, зеленые; зонтики 3–5-лучевые; зубцы чашечки короткие; лепестки со спинки густо опушенные, наружные увеличенные; секреторные каналцы б.м. равные, доходят почти до основания плода.

*Semenovia bucharica* (Schischk.) Manden., 1959, Trudy Tbilis. Bot. Inst. 20: 22. – **Семеновия бухарская.**

**Типус:** **Tadzhikistan:** Asia Media, Tadzhikistania, Jakkabag, 19.06.1891, *Lipsky* (holo- LE!).

**Распространение:** Таджикистан, Узбекистан. Гиссарский, Каратегинский и Зеравшанский хребты.

**Таксономические признаки:** Стебли полые, каудекс укороченный, плотный, ветвящийся; влагалища стеблевых листьев узкие; зонтики (8)10–22-лучевые; зубцы чашечки короткие; лепестки желтоватые, одинаковые, со спинки опушенные; секреторные каналцы б.м. равные, доходят до основания плода.

*Semenovia vaginata* Pimenov, 2008, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 40: 192. – **Семеновия влагалищная.**

**Типус:** **Kirghizia:** «provincia Osch, declivum septentrionale jugi Turkestanici, in vicinitate pagi Andigen, locus Sary-jaz, 39°49'N, 70°30'E, 15.07.1969, M.G. Pimenov, K.I. Borjaev, B.A. Trusov, R.I. Saprunova, 1254» (MW!, iso- LE!).

**Распространение.** Киргизия: северный склон Туркестанского хребта. Таджикистан: южный склон Зеравшанского хребта. Вид впервые указан для Таджикистана.

**Таксономические признаки:** Стебли плотные; каудекс сильно ветвящийся; влагалища стеблевых листьев широколанцетные, перепончатые; зонтики 8–12-лучевые; зубцы чашечки незаметные; лепестки со спинки густо опушенные, наружные увеличенные; секреторные каналцы б. м. равные, доходят почти до основания плода.

*Semenovia zaprjagaevii* Korovin, 1973, Izv. Akad. Nauk Tadzhiksk. SSR Otd. Estest. Nauk 2(51): 12. – Семеновия Запрягаева.

**Типус:** Kirghizia: Jugum Turkestanicum, pars septentrionalis, in angustis Orgli, 2100 m s.m., 07.07.1954, Zaprjagaeva. В настоящее время тип потерян.

**Распространение.** Киргизия, Таджикистан: Северные склоны Алайского и Туркестанского хребтов.

**Таксономические признаки:** Стебли полые; каудекс маловетвящийся; влагалища стеблевых листьев яйцевидные, белопленчатые; зонтики 5–11-лучевые; зубцы чашечки короткие или незаметные; лепестки со спинки почти голые, наружные увеличенные; секреторные каналцы короткие, доходят только почти до середины плода, неравные.

### Литература

*Edgar R.C.* MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // *Nucleic Acids Research*. 2004. Vol. 32. P. 1792–1797.

*Felsenstein J.* Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // *Evolution*. 1985. Vol. 39. P. 783–791.

*Hall T.A.* BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucl. Acids Symp.* 1999. Ser. 41. P. 95–98.

*Ronquist F.R., Huelsenbeck J.P.* MrBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. 2003. No 19. P. 1572–1574.

*Swofford D.L.* PAUP\*: version 4.0. Sunderland, Massachusetts // Inc. Publishers, Sinauer Associates. 2003.

*Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Samigullin T.H., Pimenov M.G.* Relationships among genera in Saniculoideae (Umbelliferae) and connected taxa inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // *Taxon*. 2002. Vol. 51. P. 91–101.

# Особенности адаптации и происхождения жизненных форм рода *Fraxinus* (Oleaceae) на Дальнем Востоке России

В.М. Урусов<sup>1</sup>, Б.С. Петропавловский<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Дальневосточный Федеральный университет, Владивосток

<sup>2</sup> Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток

## Aspects of adaptation and origin of life forms of the genus *Fraxinus* (Oleaceae) in Far East of Russia

V.M. Urusov, B.S. Petropavlovsky

На сегодняшний день для Приморского края выявлены виды ясени: 1) ясень маньчжурский *Fraxinus mandshurica* Rupr., представленный, по крайней мере, двумя четкими морфологическими формами; 2) ясень носолистный, кленолистный или горный *F. rhynchhophylla* Hance; 3) ясень густой *F. densata* Nakai, 4) ясень узкокрылый *F. stenopterus* Urussov, 5) ясень Зибольда *F. sieboldiana* Blume var. *serrata* Nakai, отождествляемый некоторыми ботаниками с ясенем шерстистым *F. lanuginose* Koidz. (Недолужко, 1995).

Изменчивость ясеней отчетливо прослеживается. Для ясеней *круга Зибольда* – по узким часто пильчатым листочкам, очень крупным неправильноромбовидным на концах, в особенности когда листья 3–5-листочковые; *круга густого* – по примерно равным заостренным без носиков листочкам, темно-коричневым голым почкам без двурогости, острым крылаткам, отсутствию четких круглых белых пятен или бледным суженным пятнам на темно-серых стволах; *круга носолистного* – по обратнойцевидным листочкам, с кленом на верхушке, расширяющиеся верхушками крылаток, серыми «камуфляжными» стволиками с белыми круглыми пятнами. Но вот гибридные формы проще опознавать по крупнозубчатым краям в основном заостренноэллиптических листочков и удлинненным белым полоскам на стволах. Наличие гибридов у ясеней круга носолистного подтверждается и тремя определенными для него хромосомными числами ( $2n = 46; 92; 138$ ; Николаев, 1981).

**Подрод *Fraxinus*** – соцветия образуются из боковых почек в отличие от следующего подрода. **Секция *Fraxinus*** – цветки без околоцветников бордово-черные в плотной головке.

*Fraxinus mandshurica*; достигает высоты 35 м при более, чем метровом диаметре и доживает до 350 лет, но очень редко. Из-за хрупкости древесины преобладают особи не старше 150-летнего возраста. Молодые побеги и деревца имеют желто-зеленую кору, старые – узкорребристую («ручьистую»), почти черную. Почки коричнево-черные, почти гладкие. Листья непарноперистые с 3 парами эллиптических мелкозубчатых листочков всегда с клиновидным основанием. Есть



формы с толстыми гладкими и формы с тонкими шероховатыми снизу от редких железок листочками, присущими как женским, так и мужским особям. У обеих форм осенью листья желтеют. Цветки без околоцветников из боковых почек, крылатки узкоэллиптические длиной до 35 мм, шириной до 9 мм.

Критические признаки – 11–15 эллиптических мелкопильчатых заостренных к черешку и вершине листочков непарноперистого листа, эллиптическая крылатка, почти черная почка. Приурочены к долинам и влажным пологим склонам.  $2n = 48$ .

**Подрод *Ornus*** (Boehm.) Peterm. – соцветия образуются из верхушечных почек, кора молодых и старых деревьев в крупных белых пятнах и полосах или достаточно светлая однотонная неясноребристая. Листья осенью от желто-коричневых до фиолетовых оттенков. **Секция *Ornaster*** (Kohne et Lingelsh.) V. Vassil., околоцветник простой.

*Fraxinus rhynchophylla* достигает 23–25 м высоты, обычно меньше и 50 см в диаметре. Побеги и молодые деревья со светло-серой корой в крупных овальных пятнах (диагностический признак). Почки двурогие, кофейно-рыжие, пушистые по жилкам. Листья из 7 листочков, обратнойцевидные или широкоэллиптические с коротким остроконечием – «клювом», обычно отклоненным (по крайней мере, у конечного листочка), снизу в углах жилок и по жилкам опушенные. Конечный листочек может быть раздвоенным. Основание листочков всегда широкоовальные или плосковатые (или заостренные у гибридов), края листочков сглажено-городчатые.

Крылатки длиной 27–35 мм, расширенные до 5 мм к вершине, которая округлая с выемкой и шильцем (Урусов, 2002).

Критические признаки – «клювики» на листочках со сглажено-городчатым краем, листочки округлые в основании и у вершины, крылатки срезанные или раздвоенные на вершине со следами чашелистиков в основании. «Камуфляжная» молодая кора и кофейные почки с опушением.  $2n=46$ ; 92; 138. Но это относится к ряду близких видов и гибридов.

Образует вторичные леса на гарях полидоминантных лесов южных склонов, изредка (например, верховья р. Барабашевка) формирует чистые древостой в несколько гектаров по увалам. На теневых склонах растет крупным деревом как единичная примесь. Пригоден для озеленения, видимо, до широты г. Хабаровска и в лесостепи. Распространение – в основном юг Приморья до широты г. Уссурийск, но, может быть, найден в убежищах речных долин между рр. Киевка и Самарга. Общее распространение – Китай, Корея.

*Fraxinus densata* достигает высоты 20 м при диаметре до 36 см, веточки зелено-серые, стволы почти черные всегда без пятен (есть пятна – гибрид!), почки темно-коричневые, почти черные, голые, иногда «двурогие», листочков на листе 5–7, очень редко – 9, почти равной величины, толстоватых, сглажено-зубчатых (редкая городчатость края также встречается – на 1 см длины 1–2 зубца), равномерно суженных к обоим концам, на носатых, волосистых по жилкам снизу, крылатки заостренноэллиптические длиной до 32 и шириной до 7 мм с расширением посередине и острием вверху (в молодом возрасте они красновато-розовые).

Критические признаки – равной или почти равной величины листочки с равномерным заострением, сглажено-зубчатым краем, голые почки, острые крылатки, темные стволы без пятен (у гибридов вытянутые поперек пятна и полосы).  $2n=46$ ; 92; 138.

Образует леса в бухте Малая Муравьиная, нередок в Хасанском, Надеждинском и Шкотовском районах, во Владивостоке, встречен в Лазовском районе. В Партизанском районе как редкость. Декоративен листьями и цветными крылатками. Общее распространение – Корея, соседние районы Китайской Маньчжурии.

*Fraxinus stenopterus* – самый низкий из ясеней Дальнего Востока. Описан по сборам М.Н. Чипизубовой с о-ва Путятина близ берега Шкотовского района. Ветки и стволы без пятен. От ясеней носолистного и густого отличен прежде всего узкими линейными крылатками длиной 40–50 мм и шириной 2–3 мм, которые, таким образом, вдвое уже, чем крылатки ясеней носолистного и густого и почти на 1 см длинней. Листочки оттянуто-заостренные яйцевидные (Урусов, 2002). Жизненная форма – дерево 2-ой величины, или крупный куст.

Критические признаки – узость крылаток, игловидность их верхушек; жизненная форма.

Эндем о-ва Путятина и п-ова Муравьев-Амурский. На о-ве Русский и в долине р. Раздольная найдены гибриды вида с ясенем Зибольда и густым, которым характерны признаки листочков и коры *F. serrata* (Урусов, 2002).

**Подрод *Ornus*. Секция *Ornus* (Voehm.) DC.** Околоцветник двойной.

*Fraxinus sieboldiana* вариация зубчатая все еще требуют уточнения. Отличен узкими, даже ланцетными листочками 6–11×3–3,5 см с остропильчатым краем, их обычно по 5–7–3 на листе, средний лист может быть овальным и очень крупным, крупнозубчатым по краю; узковатыми расширяющимися к вершине крылатками, длина которых 22–32, ширина 5–6 мм. Почки коричневые двурогие из-за отогнутых

кнаружи острых вершинок двух внешних чешуй, голые. Веточки и стволики кофейные без пятен или с неясными пятнами. Иногда зубцы по краям листочков сглаженные, а веточки коричневатые и сероватые, стволики с узкими поперечными пятнами, что скорее характеризует сложную гибридную природу этих особей.

Критический признак – узковатые листочки с пильчатыми краями, кофейные стволики без «камуфляжа», малая высота. Характерны изредка встречающимися особями к югу от мыса Красный утес в Хасанском районе. Ценоэлемент прибрежных лесов Японии, Кореи, юга Приморья, уцелевший у нас только в зоне береговых экосистем, в 1 и 2 подзонах. Вполне возможно вычленение из гибридных форм.

*Fraxinus sieboldiana* Blume var. *angustata*. Критические признаки – края листочков шириной 1,5–2 см волнистые. В остальном близок предыдущей форме. Юг Хасанского района.

На юге и юго-востоке Приморья ясени родства *Fraxinus densata* и *F. rhynchophylla* не только обычны, но образуют сложный сингамеон в береговой зоне, в т.ч. на удалении первых десятков километров от современной береговой линии (Урусов, 2002). Причём общая изменчивость листьев и крылаток позволяет вычленить формы, идентичные эндему побережья зал. Петра Великого Японского моря *F. stenopterus* с особо узкими – до 3 мм – крылатками, вариациям *F. sieboldiana*, которым не характерны белые пятна и полосы на кофейной коре, типичным *F. densata*, *F. lanuginosa* Koidz., *F. rhynchophylla*, как имеющим белые пятна на коре, так и без них. По нижнее течение р. Раздольная гибридогенные переходы на фоне преобладания признаков ясеня густого типичны, на приморских мысах и скалах преобладает собственно яшень густой (острые основания и верхушки листочков без оттянутых «носиков» и «клювов», в июне-июле розовые, острые крылатки, тёмно-серые стволы без белых пятен). Крптогибридность не только по морфологическим признакам (Урусов, 2002), но и на уровне анатомии листа, особенностей кариотипов, многовершинности кривых вариации степени спирализации хромосом выявляется у многих видов, в т.ч. хвойных.

### Литература

Недолужко В.А. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1995. 208 с.

Николаев Е.В. Род *Fraxinus* (Oleaceae) во флоре СССР // Бот. журн. 1981. Т. 10, №. 66. С. 1419-1432.

Урусов В.М., Гибридизация в природной флоре Дальнего Востока и Сибири. Владивосток: Дальнаука, 2002. 230 с.

## Факторы, определяющие разнообразие хвойных растений Дальнего Востока России

В.М. Урусов<sup>1</sup>, Б.С. Петропавловский<sup>2</sup>, Л.И. Варченко<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Дальневосточный Федеральный университет, Владивосток

<sup>2</sup> Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток

<sup>3</sup> Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток

### Factors determining diversity of conifers in Far East of Russia

V.M. Urusov, B.S. Petropavlovsky, L.I. Varchenko

На основе исследований по морфологии, систематике, географии, экологии хвойных растений российского Дальнего Востока (РДВ) нами выявлено наличие на данной территории 40 видов хвойных, включая почти исчезнувший у нас кедр сибирский (сосна кедровая сибирская), и 12 гибридных таксонов видового ранга (Урусов, 1988, 1995, 2002; Урусов, Чипизубова, 2000). Наиболее часты на РДВ гибриды у елей, лиственниц, двухвойных сосен. По крайней мере 2 гибридные комбинации – елей мелкосеменной и Комарова в Среднем и Северном Сихотэ-Алине и лиственниц Гмелина (даурской) и камчатской на севере Сахалина и в Центральной Камчатке – как таксоны видового ранга не описаны. Представляется вероятным обнаружение на РДВ (на островах юга Сахалинской области) гибрида кедрового стланика и сосны мелкоцветковой, известного на японских островах Хонсю и Хоккайдо соответственно как *Pinus ×pentaphylla* и *P. ×hakkodensis*. Мы считаем, что находки *P. parviflora* – сосны мелкоцветковой – на островах Итуруп и Кунашир связаны с вычленением этого вида из несущих гибридную генетическую информацию популяций кедрового стланика

Чем обусловлена гибридизация у сосудистых растений, в частности хвойных? Разумеется, смещением границ флористических провинций. Во-первых, эти границы смещаются из-за долговременного однонаправленного изменения климата. Процесс выходит за границы миоцена, а, следовательно, длится более 25–27 млн. лет. Обусловленная им гибридизация является одной из древнейших. В этой связи напомним, что гибридная сосна погребальная *Pinus ×funebris* имеет как раз среднемиоценовый или несколько больший возраст, совмещая черты предковых видов сосен китайской *P. tabulaeformis*, густоцветковой *P. densiflora*, обыкновенной *P. sylvestris* (Урусов, 2002).

Во-вторых, гибридизация идёт следом за перемещением границ высотных растительных поясов из-за тектонических движений суши, как правило, составляющих первые миллиметры в год. В этом случае при выраженном погружении окраины Азии прединдотропические и дубравные (неморальные) формации растительности на уровне экоси-

стем и их видов или внедрялись в выше лежащие таёжные (бореальные) экосистемы или гиббли, уничтожаемые морем и речными наносами. Неморальные и бореальные виды-викарианты встречались в одном ценозе и формировали гибридное потомство, которое отчасти оказывалось более успешным, стойким, чем родительские формы. У хвойных такая гибридизация больше свойственна можжевельникам, чем лесообразующим породам (Урусов и др., 2012).

В-третьих, колебания климата в системе стадиал-межстадиал, т.е. оледенение-межледниковье, привели к смещению географических границ флор и растительных формаций, ротации климата и «подвижке» высотных растительных поясов. В долинах и низкогорьях численность видов, соответствующих новой климатической обстановке, быстро возрастала, виды, ориентированные на климат минувшей эпохи, уцелевали в убежищах или в виде гибридов. Из рефугиумов шло встречное расселение викариантов, которые сформировали зоны ленточной гибридизации.

В горах вертикальные пояса накладывались, образуя консолидированные сообщества как при потеплении (неморальный комплекс осваивал зону тайги), так и при похолодании (тайга опускалась на более низкие абсолютные высоты). Ротация климата сопровождалась ротацией гибридизации, возвращением (как показал анализ анатомических структур и кариотипов) к родительским формам. Если оледенения-межледниковья приурочены к плейстоцену и даже к позднему плейстоцену, ротационные гибриды со своими часто ленточными ареалами являются наиболее молодыми с возрастом в десятки и первые сотни тысяч лет.

К молодым гибридам мы относим переходные, совмещающие признаки двух и более родителей лиственницы, плоскохвойные ели (в частности, ель камчатскую), пихту сахалинскую. Однако дизъюнктивный ареал последней скорее свидетельствует о её более солидном геологическом возрасте. Пихта сахалинская *Abies ×sachalinensis* (= *A. mayriana* × *A. nephrolepis*) возникла при поглощении западных популяций *A. mayriana*, расселявшейся на восток вслед за континентализацией и похолоданием климата *A. nephrolepis* (= пихта почкочешуйная, или белокорая) и поэтому далеко не всегда имеет мощно выступающие кроющие чешуи шишек (основной видоспецифичный признак). На севере Сахалина шишки в основном гладкие – здесь распространена настоящая белокорая пихта.

Отождествление пихты сахалинской с пихтой изящной, или грациозной *A. gracilis* неправомерно хотя бы потому, что у последнего вида иные шишки, семенные и кроющие чешуи, наконец, листовые следы. Листовые следы у пихты изящной не овальные, как у остальных видов рода *Abies*, а треугольные и ромбические.

Гибридные пихта сахалинская, ель камчатская *Picea × kamtschaticensis* (= *P. microsperma* × *P. ajanensis*), *P. × manchurica* (= *P. koraiensis* × *P. obovata*), лиственницы охотская *Larix × ochotensis*, амурская *L. × amurensis*, приморская *L. × maritima*, Любарского *L. × lubarskii*, двухвойные сосны погребальная *Pinus × funebris*, *P. × densi-thunbergii*, *P. × funebri-thunbergiana* отличаются очень хорошим ростом и могут быть перспективными в лесовыращивании. В лесных культурах КНР лучше растут как раз гибриды.

Отметим большую ксероморфность и микротермность сосны обыкновенной, ареал которой дизъюнктивен в своей восточной части как раз из-за высокой влажности текущего межстадиала. В береговой зоне Татарского пролива культуры вида не доживают и до 50 лет, в Приморье, даже в удалённых от моря урочищах (бассейн притока р. Раздольная – р. Комаровка) – до 70 лет при наибольшем возрасте мало повреждённых низовыми пожарами особой сосен густоцветковой и погребальной 250–300 лет.

Существенная, даже достаточная для описания гибридного вида генетическая информация сосны Тунберга в комбинации как с признаками сосны густоцветковой, так и сосны погребальной, сохранилась в урочищах, закрытых от морских летних (юго-восточных) и континентальных зимних (северных и северо-западных) ветров муссонного характера, а именно в верховьях рек Барабашевка, Артёмовка, Комиссаровка (Урусов и др., 2011). И всегда – в соответствующим образом ориентированных ущельях, распадках, на крутосклонах за пределами ветробойных речных долин первого порядка. Главным критерием родства с сосной Тунберга является строение среза хвои, на котором смоляные каналы – все или большинство – лежат в паренхиме, а не прилегающая к эпидермису, как у сосен обыкновенной, густоцветковой, погребальной, китайской.

Сосна кедровая корейская *P. koraiensis*, конечно, достаточно макротермна (1700–2600С на РДВ, до 3200С в КНР и Японии). Но заходящая на РДВ с запада изолированными рощами и как редкая примесь в древостоях типичных лесных пород сосна кедровая сибирская *P. sibirica* требует активного тепла от 700С – лишь немногим более, чем субальпиец кедровый стланик *P. pumila*.

Поэтому культуры кедра сибирского, в т.ч. в Приохотье, мы считаем чрезвычайно перспективными: этот лесообразователь создаст леса везде, где существуют мощные (многометровой высоты) заросли кедрового и ольхового стлаников (это для РДВ), а также на севере Европы от Архангельска до Норвегии.

Ели РДВ в основном микротермны и влаголюбивы. Исключение составляют разве что ели корейская и маньчжурская. По крайней мере, ель корейская в лесостепных районах бассейна оз. Ханка в Приморье входит в тройку самых быстрорастущих хвойных (наряду с лиственницей Любарского и сосной погребальной). Ель корейская по гербарным сборам известна также с Сахалина, до которого, вероятнее всего, добрались и её гибриды с елью сибирской, принимаемые здесь некоторыми ботаниками именно за сибирскую ель. Впрочем, и мы склонны считать ель с четырехгранной хвоей на крайнем юго-востоке Хабаровского края очень близкой к настоящей ели сибирской.

Ели родства аянской, плоскохвойные касикты, имеют экологический оптимум в более узком интервале тепла и влажности, чем эупиции (четырёхгранная хвоя, цельные края семенных чешуй, однородные кроющие чешуи шишек). Они приурочены к районам и вертикальным зонам с постоянным достаточным увлажнением и в целом небольшими суммами активных температур. Более макротермна среди них ель Комарова, более ксероморфна – ель аянская. Однако в современных условиях повышения среднегодовых температур и теплообеспеченности при одновременно всё более неравномерном увлажнении, все аянские ели на материке подвержены усыханию (Петропавловский, 2004).

#### Литература

*Урусов В.М.* Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. 356 с.

*Урусов В.М.* География хвойных Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1995. 252 с.

*Урусов В.М., Чиризубова М.Н.* Растительность Курил: вопросы динамики и происхождения. Владивосток: ДВО РАН, 2000. 303 с.

*Урусов В.М.* Гибридизация в природной флоре Дальнего Востока и Сибири (причины и перспективы использования). Владивосток: Дальнаука, 2002. 230 с.

*Урусов В.М., Варченко Л.И., Вриц Д.Л., Петропавловский Б.С.* Владивосток – юг Приморья: вековая и современная динамика растительности. Владивосток: Дальнаука, 2011. 421 с.

*Урусов В.М., Чиризубова М.Н., Петропавловский Б.С.* К происхождению разнообразия сосудистых растений российского Дальнего Востока: введение в проблему // Научное обозрение. 2012. № 3. С. 49–59.

*Петропавловский Б.С.* Леса Приморского края: (Эколого-географический анализ). Владивосток: Дальнаука. 2004. 317 с.

**Возникновение естественных гибридов  
между тетраплоидными видами *Chenopodium acerifolium*  
и *C. strictum* s. l. (Chenopodiaceae) и их идентификация**

Т.А. Федорова<sup>1</sup>, С.Л. Мосякин<sup>2</sup>, Г.И. Карлов<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва*

*torreya@mail.ru*

<sup>2</sup> *Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев*

<sup>3</sup> *Российский государственный аграрный университет – Московская  
сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева, Москва*

**The origin of natural hybrids between *Chenopodium*  
*acerifolium* and *C. strictum* s. l. (Chenopodiaceae)  
and their identification**

T.A. Feodorova, S.L. Mosyakin, G.I. Karlov

Огромный морфологический полиморфизм видов рода *Chenopodium* L. s.str. время от времени порождает попытки описывать новые гибридогенные виды без достаточных на то оснований и генетических доказательств. Основанием для этого служило якобы наличие довольно свободной гибридизации между многими видами. Действительно, в этом роде немногочисленные диплоидные виды обычно имеют хорошо детерминированный морфологический облик. Число тетраплоидных видов также невелико, но они уже явно более полиморфны, чем диплоиды. Наибольшее число описанных видов являются гексаплоидами, которые и проявляют наибольший морфологический полиморфизм. С другой стороны, недавние попытки получения гибридов *Chenopodium* в искусственных условиях и поиск спонтанных гибридов в природе не увенчались успехом, вследствие чего некоторые авторы (Mandák et al., 2012) пришли к выводу о крайней редкости возникающих ныне гибридов, хотя важнейшая роль гибридизации в эволюции полиплоидных комплексов в этом роде не отрицается (например, Krak et al., 2016). Для выяснения этого парадокса целесообразно предпринять специальные исследования на модельных популяциях, в которых по морфологическим признакам и по критерию совместного произрастания предполагается наличие спонтанных гибридов.

Была предпринята попытка исследовать цитогенетику и филогенетические отношения видов *Chenopodium*, распространенных на острове Труханов, расположенном на Днепре в административных границах г. Киева (Украина), методами цитогенетического и молеку-



лярно-филогенетического анализов. Виды, произрастающие на острове, в какой-то мере изолированы от остальных видов этого рода, встречающихся в регионе, что улучшает модель для изучения. Кроме того, именно с Труханова острова или прилежащих островов Днепра был описан вид *C. acerifolium* Andr. (Andrzejowski, 1862; Dvořák, 1987). Изученные образцы собраны 24–25 сентября 2015 г. (сборы и наблюдения проводились также в августе – сентябре 2015 и 2016 гг.) в северо-западной части Труханова острова, на приречных аллювиальных песках (типичные местообитания *C. acerifolium*) и прилежащих рудерально-песчаных участках, где преобладали морфотипы из цикла *C. strictum* Roth s. l.

Из семян 9 образцов (9 отдельных растений) были выращены растения. Потомство образцов 1 и 8 имело по два морфологических типа. Образцы 1, 2, 3 были определены морфологически как *C. acerifolium*. Образцы 4, 5 и 6 были предварительно определены как *C. strictum* s. l., хотя они морфологически различались, а образцы 7, 8 и 9 – как предположительно гибридные. С 11 образцов (плюс два морфологических типа 1 и 8-го образцов) были взяты корни, которые использовались для кариологического анализа, в результате которого было установлено их число хромосом. Вероятно, растения, полученные их семян образцов 1 и 8, представленные двумя морфологическими типами, являются результатом гибридизации или расщепления в F<sub>2</sub>. Образцы 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9 – тетраплоиды с 2n=36. Образец 4 – гексаплоид и имеет набор хромосом 2n=54. Образцы 4, 5 и 6 отличаются друг от друга морфологически.

Молекулярно-филогенетический анализ на основании сравнения участков ITS1,2 ядерной рибосомальной ДНК показал идентичность последовательностей **родительских** образцов 1, 2, 3, 7 и их кластеризацию с гексаплоидом, определенным как *C. jenssejense* Aellen et Pijñ (Северодвинск, Белое море). Эта клада является сестринской по отношению к кладе, которая включает образцы 4, 6 и образцы из других регионов, определенные как *C. album* L. и *C. strictum*. Последовательности ITS1,2 ядерной рибосомальной ДНК всех образцов этой клады идентичны. Образцы 1, 2, 3, 7, определяемые как *C. acerifolium*, отличаются от образцов 4 и 6, определяемых как *C. album* и *C. strictum*, 4 нуклеотидами в последовательностях участков ITS1,2 ядерной рибосомальной ДНК. Образцы 8 и 9 имеют четыре полиморфных локуса, в которых присутствуют два типа нуклеотидов обоих предполагаемых родительских видов – *C. acerifolium* и *C. strictum* s. l. (табл. 1).

**Варьирующие позиции нуклеотидных последовательностей  
потенциальных родительских видов и их гибридов**

Номер позиции в выравнивании	( <i>C. × kioviense</i> nom. provis.)	<i>C. acerifolium</i>	<i>C. strictum</i> <i>s. l.</i>
431	G+C=S	G	C
443	T+C=Y	T	C
565	T+C=Y	C	T
617	A+G=R	A	G

На хроматограммах сиквенсов высота двух пиков в одной позиции одинакова. Отсюда следует, что образцы 8 и 9 являются спонтанными гибридами *C. acerifolium* и *C. strictum s. l.* и, очевидно, новым гибридным таксоном. Один из авторов ранее по сборам и наблюдениям из Киева указывал на наличие таких гибридов (Мосякин, 1996, 2012) и обозначил их в гербарии KW под предварительным названием *C. × kioviense* nom. provis. На филогенетическом дереве изученные нами гибриды локализуются в кладе с *C. acerifolium*.

Молекулярно-филогенетический анализ на основании сравнения участков ITS1,2 ядерной рибосомальной ДНК **растений, выращенных из семян**, показал идентичность последовательностей образцов 1а, 2, 3, 7 и их идентичность с родительскими образцами *C. acerifolium*, кроме образца 1б, который и морфологически и генетически является *C. strictum*. Образцы 4, 5 и 6 морфологически и генетически соответствуют родительским. Образец 8а морфологически и генетически является *C. acerifolium*.

Для более определенных выводов необходимо изучить типовой материал *C. acerifolium*, поскольку, по предварительным данным (В. Kolano, устное сообщение) в Польше по берегам Вислы (и, очевидно, в Прибалтике) распространен близкий к *C. acerifolium* диплоид *C. klinggraeffii* Aellen (= *C. hastatum* (C. Klinggr.) Murr, nom. illeg.), а на севере России по побережью Белого моря и Северной Двины и в Сибири по побережьям рек распространен морфологически сходный и генетически близкий гексаплоидный вид (локализуется в кладе с *C. acerifolium*). Ранее он обычно определялся как *C. jensisejense*, но теперь, после лектотипификации этого названия образцом из родства *C. karoi* (Murr) Aellen (Uotila, Lomonosova, 2016), планируется нами к описанию под новым видовым названием. Распространение этих восточноевропейских и сибирских видов нуждается в уточнении, так как их часто отождествляют с *C. acerifolium* (Uotila, Lomonosova, 2016) или не выделяют из *C. album* aggr. Типовой материал всех этих таксонов также нуждается в дополнительном изучении.

Пока не ясно, что следует считать настоящим *C. strictum*. Сохранившийся типовый образец (лектотип) представляет собой небольшой фрагмент растения из Индии, с минимальным набором доступных для изучения морфологических признаков (Dvořák, 1989). До публикации П. Эллена (Aellen 1927) большинство европейских растений из рода *C. strictum* обычно определялись как *C. striatum* (Krašan) Murr, но приоритетным для них, как и утверждал М.М. Ильин (Ильїн, 1952), очевидно, является название *C. betaceum* Andrz. (Andrzejowski, 1862). Кроме того, в этот тетраплоидный комплекс входят и другие таксоны (*C. striatiforme* Murr, *C. novopokrovskyanum* (Aellen) Uotila и др.: см. Мосякин, 1996, 2012), в том числе, очевидно, и еще не описанные.

Те образцы, которые мы изучали под условным названием *C. strictum*, хорошо обособлены от *C. acerifolium* как морфологически, так и генетически не менее чем четырьмя заменами в ITS2. Большой морфологический полиморфизм гибридов объясняется тем, что они могут иметь морфологию одного из родителей в F1, расщепляться по морфологии в F2, а также быть результатом обратного скрещивания с одним из родителей. Так, число вариантов расщеплений в F2 описывается формулой  $(\frac{3}{4} + \frac{1}{4})^n$ , где n – плоидность. Причем при гетерозиготности гибридов более чем по одной паре аллелей, число комбинаций в F2 увеличивается.

Таким образом, в результате анализа нуклеотидных последовательностей участка ITS1 – 5,8S – ITS2 nrDNA нами было достоверно подтверждено наличие недавно возникших спонтанных гибридов *C. acerifolium* и *C. strictum* (*C. ×kioviense* nom. provis.) с Труханова острова на Днепре. Эти результаты подтверждают утверждения (Мосякин, 1996, 2012) о гибридизации упомянутых видов, а также точку зрения о довольно широком распространении современной гибридизации в природе между видами *Chenopodium* с одинаковым уровнем плоидности.

Исследования первого автора по анализу последовательностей ITS проведены в рамках госзадания МГУ имени М.В.Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

### Литература

Ильїн М.М. Родина Лободові – Chenopodiaceae // Флора УРСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1952. Т. 4. С. 276–313.

Мосякин С.Л. *Chenopodium* L. // Флора Восточной Европы. СПб: Мир и семья-95, 1996. Т. 9. С. 27–44.

Мосякин С.Л. *Chenopodium* L. // Конспект флоры Восточной Европы. СПб.; М.: Т-во научн. изданий КМК, 2012. Т. 1. С. 280–286.

Aellen P. *Chenopodium strictum* Roth (1821), ein Älterer Name für *Chenopodium striatum* (Kraš.) Murr (1896) // Magyar Bot. Lapok. 1927 (publ. 1929). Vol. 26. S. 105–107.

Andrzejowski A. Enumerationis plantarum sponte in Gubernio Podolico et locis adjacentibus crescentium (Continuatio) [Продолжение исчисления растений Подольской губернии и смежных с нею мест] // Унив. изв. (Киев). 1862. № 7. С. 94–142.

Dvořák F. Study of *Chenopodium acerifolium* Andrz. and *Ch. missouriense* Aellen // Feddes Repert. 1987. Vol. 98 (11-12). P. 561–582.

Dvořák F. Study on *Chenopodium strictum* agg. // Feddes Repert. 1989. Vol. 100 (5–6). P. 197–234.

Krak K., Vít P., Belyayev A., Douda J., Hreusová L., Mandák B. Allopolyploid origin of *Chenopodium album* s. str. (Chenopodiaceae): A molecular and cytogenetic insight // PLoS ONE. 2016. Vol. 11 (8). e0161063. doi: 10.1371/journal.pone.0161063.

Mandák B, Trávníček P, Paštová L, Kořínková D. Is hybridization involved in the evolution of the *Chenopodium album* aggregate? An analysis based on chromosome counts and genome size estimation // Flora. 2012. Vol. 207. P. 530–540.

Uotila P., Lomonosova M.N. Taxonomic circumscription and synonymy of *Chenopodium karoï* and *C. acerifolium* (Chenopodiaceae) // Ann. Bot. Fennici. 2016. Vol. 53 (3–4). P. 223–237.

## **Чем дальше, тем ближе? О распространении отдельных таксонов и гаплотипов мхов**

В.Э. Федосов<sup>1</sup>, Е.А. Игнатова<sup>1</sup>, А.В. Федорова<sup>2</sup>, О.И. Кузнецова<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва*

*fedosov\_v@mail.ru*

<sup>2</sup> *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, НИИ Физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского, Москва*

<sup>3</sup> *Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН, Москва*

### **The farer, the closer? On distribution of some moss taxa and haplotypes**

V.E. Fedosov, E.A. Ignatova, A.V. Fedorova, O.I. Kuznetsova

В связи с широким распространением молекулярно-филогенетических методов представления о таксономии мхов за последние 25 лет существенно изменились но крупные филогенетические линии класса Bryopsida, выделяемые на основании строения перистома, оказались поддержаны в большинстве опубликованных реконструкций. Вслед за бокоплодными мхами, таксономия которых на уровне родов и семейств претерпела наиболее существенные изменения в последнее время, многочисленным исследованиям с применением молекулярных методов подверглась группа порядков гаплоглепидных мхов.

Гаплоглепидные мхи (подкласс Dicranidae) – монофилетическая группа верхоплодных мхов с простым перистомом, гомологичным эндостому диплоглепидных мхов, и в большинстве случаев полностью редуцированным экзостомом. К этой группе относится около половины видового разнообразия Bryopsida. Подкласс включает 2 крупных порядка, Dicranales и Grimmiales, и ряд более мелких, базальных порядков, рассматриваемых как прото-гаплоглепидная града (Hedderson и др., 2004; Fedosov et al., 2016b). В последнее время таксономия этих групп активно исследовалась, в частности, с применением молекулярных методов, в связи с подготовкой к изданию Флоры мхов России.

В ходе исследования наше внимание привлекла необычная особенность распространения отдельных таксономических групп и гаплотипов, в том или ином виде повторяющаяся во многих группах. Растения из существенно географически разобщенных регионов, иногда представляющие противоположные районы распространения всей группы, зачастую оказывались намного ближе друг к другу, чем представители этих же групп из сопредельных регионов или даже обитающие симпатрично. На уровне гаплотипов наглядным примером этого

феномена может служить род *Bryoxiphium*, единственный представитель порядка Bryoxiphiales. В ходе молекулярно-филогенетической ревизии рода, основанной на последовательностях участков ITS и 5.8S РНК рибосомного оперона (Fedosov et al., 2016a), выявлен центр гаплотипического разнообразия группы в юго-восточной Азии. Напротив, большинство голарктических гаплотипов *Bryoxiphium norvegicum* из Исландии, с Байкала, Якутии, Чукотки и Северной Америки оказались идентичными несмотря на дизъюнктивное амфиокеаническое распространение вида, рассматриваемое во многих работах как реликтовое. Исключение в этом смысле представляет собой полуостров Камчатка, где, судя по всему, происходила интрогрессия голарктического и восточноазиатских гаплотипов.

На видовом уровне неожиданная картина отмечена у представителей рода *Scouleria* (Scouleriaceae, Scouleriales). Род включает 6 видов крупных реофильных водных мхов, распространенных преимущественно в Северной Америке и Азии с одним видом из умеренной зоны Южной Америки (Ignatova et al., 2015). В ходе молекулярно-филогенетического исследования этой группы показано, что Азиатские популяции, ранее относимые к *S. aquatica* s. l. заметно отличаются от нее, и друг от друга, представляя как минимум два таксоно видового ранга. В целом они соответствуют описанным ранее из Азии *S. pulcherrima* и *S. rschewinii*, причем в некоторых районах Сибири (рр. Лена и Колыма) отмечено симпатричное их произрастание. Как ни странно, по последовательности ITS ближайшим таксоном к азиатской *S. rschewinii* оказалась южноамериканская *S. patagonica*, тогда как *S. pulcherrima* формирует хорошо статистически поддержанную кладу с североамериканской *S. aquatica* (Carter et al., 2014; Ignatova et al., 2015).

Вероятно, отчасти сходная ситуация имеет место и в роде аридных мхов *Jaffueliobryum* (Ptychomitriaceae, Grimmiiales), распространенном в центральной Азии, Сибири, на западе Америки от Аляски до Южноамериканских Анд. Точное число видов в этой группе пока не ясно, но показано, что по последовательности ITS ближайший гаплотип к российским образцам рода, относимым на данный момент к *J. latifolium* имеет американский образец из Небраски, отнесенный к *J. wrightii*, тогда как образец с Аляски занимает базальное положение ко всем остальным образцам (Ignatov et al., unpublished).

Отчасти сходная ситуация может наблюдаться у мхов и на уровне родов и даже семейств. В частности, это показано для Funariaceae (Funariales), семейства, не относящегося к гаплотипидным мхам, а представляющего сравнительно небольшую группу мхов с двойным перистомом и супротивным расположением экзо- и эндостома. В ча-

стности, недавно описанный из Забайкалья род *Afoninia*, как выяснилось, имеет ближайших родственников не среди одного из 5 других родов этого семейства в Европе и Северной Азии, и не среди североамериканских Funariaceae, а среди южнополушарных представителей родов *Funariella* и *Entosthodon* (Ignatov et al., 2015). Недавно описанный из Дагестана *Entosthodon abramovae* (Fedosov et al., 2010) по предположению монографа рода *Entosthodon* N. Wilding (pers. comm.), судя по всему, близок к кладе *E. lindigii*, *E. jamesonii*, *E. productus* и *E. gymnostoma*, распространенных в южном полушарии.

Работа поддержана грантом РФФИ № 14-04-01424.

### Литература

Carter B., Nosratinia S., Shevock J.R. A revisitation of species circumscriptions and evolutionary relationships in *Scouleria* (Scouleriaceae) // Syst. Bot. 2014. Vol. 39. P. 4–9.

Fedosov V.E., Czernyadjeva I.V., Ignatova E.A., Kuznetsova O.I., Fedorova A.V., Ignatov M.S. On the *Bryoxiphium norvegicum* and *B. japonicum* (Bryoxiphiaceae, Bryopsida) // Arctoa. 2016a. Vol. 25, N 1. P. 52–68.

Fedosov V.E., Fedorova A.V., Fedosov A.E., Ignatov M.S. Phylogenetic inference and peristome evolution in haplolepidous mosses, focusing on Pseudoditrichaceae and Ditrichaceae s. l. // Bot. J. Linn. Soc. 2016b. Vol. 181. P. 139–155.

Fedosov V.E., Fedorova A.V., Ignatova E.A., Bobrova V.K., Troitsky A.V. RPS4 and Nad5 sequences indicate polyphyly of Ditrichaceae and parallelisms in the evolution of haplolepidous mosses // Mol. Biol. 2015. Vol. 49, N 6. P. 890–894.

Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ignatov M.S., Doroshina G.Ya. On the genus *Entosthodon* (Funariaceae, Musci) in the Caucasus // Arctoa. 2010. Vol. 19. P. 75–86.

Hedderson T.A., Murray D.J., Cox C.J., Nowell T.L. Phylogenetic relationships of haplolepidous mosses (Dicranidae) inferred from rps4 gene sequences // Syst. Bot. 2004. Vol. 29. P. 29–41.

Ignatov M.S., Ignatova E.A., Czernyadjeva I.V., Goffinet B., Kuznetsova O.I., Fedosov V.E. *Afoninia*, a new moss genus of Funariaceae from Transbaikalia (East Siberia, Russia) // Arctoa. 2015. Vol. 24, N 1. P. 14–20.

Ignatova E.A., Kurbatova L.E., Kuznetsova O.I., Ivanov O.V., Shevock J.R., Carter B., Ignatov M.S. The genus *Scouleria* (Bryophyta) in Russia revisited // Arctoa. 2015. Vol. 25, N 1. P. 47–66.

## Окремнелая спородерма антоцеротовых – признак апоморфный или плезиоморфный?

В.Р. Филин, А.Г. Платонова

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва

platon-anna@yandex.ru

## Silicified sporoderm of hornworts – apomorphic or plesiomorphic character?

V.R. Filin, A.G. Platonova

Биоминерализация – широко распространенное в природе явление. Частным случаем биоинерализации является силификация, или окремнение растений. И это не случайно, поскольку около половины массы литосферы приходится на кремнезем ( $\text{SiO}_2$ ) и силикаты, а в гидросфере всегда присутствует образующаяся при растворении кремнезема в воде кремниевая кислота  $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ . В теле активно поглощающих эту кислоту высших растений из нее образуется твердый гидратированный кремнезем ( $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ). Частицы этого биогенного кремнезема находят в клетке, в ее оболочке и на поверхности тела растения (Sangster et al., 2001; Coradin et al., 2006).

О кремнеземе в спородерме впервые сообщил И.Д. Чистяков, обнаружив его у спор полушника Дюрио (Tschistiakoff, 1873). Впоследствии окремнелая спородерма была отмечена не только у язычковых плауновидных, но также у хвощей и некоторых папоротников. В результате ЭДС анализа следы кремния были выявлены в спородерме некоторых печеночников, мхов и покрытосеменных.

Трудности, с которыми сталкивались исследователи при изучении спородермы антоцеротовых с помощью ТЭМ, позволили нам предположить, что пропитыванию спор эпоксидной смолой мешал именно кремнезем, частицы которого прочно удерживают воду при нагревании вплоть до  $60^\circ\text{C}$  (Айлер, 1982). С целью проверки этой гипотезы были изучены споры *Anthoceros agrestis* Paton [syn. *Aspiromitus punctatus* (L.) Schljakov subsp. *agrestis* (Paton) R.M. Schuster] из подкласса Anthocerotidae и *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk. (syn. *Anthoceros laevis* L.) из подкласса Notothylatidae. В полученных методом прямого озоления минерализованных «скелетах» этих спор в результате ЭДС анализа был обнаружен кремний. Меньший, по сравнению с неозоленными спорами, объем этих «скелетов» и сохранение свойственных спорам особенностей скульптуры позволяют утверждать, что кремний входил в состав биогенного кремнезема. Проведенный С.В. Полевой по нашей



просьбе ЭДС-анализ ультратонких срезов спор показал, что кремний приурочен к самому наружному слою спородермы *A. agrestis*, который С.В. Полева выделает в качестве экзоспория-1 (Polevova, 2012).

При изучении диатомовых водорослей и сосудистых растений была выявлена мультифункциональная роль кремния в жизни растений. Он увеличивает механическую прочность тела растения, защищает растение от УФ, от высоких и низких температур, от токсичных ионов Al и Zn, предохраняет от солевого стресса, способствует поглощению ионов P и уменьшению транспирации, запускает механизмы выработки метаболитов, защищающих растение от грибов (Воронков и др., 1978; Raven, 1983; Epstein, 2001). Окремнение спородермы оказывается полезным для спор *Anthoceros* и *Phaeoceros*, повышая их устойчивость к иссушению, к механической коррозии частицами песка при разносе спор ветром по поверхности обнаженной почвы, при размыве почвы потоками воды, а при попадании спор в почву – от почвенных беспозвоночных.

В Европе *A. agrestis* и *Ph. carolinianus* (Michx.) Prosk. [syn. *Ph. laevis* subsp. *carolinianus* (Michx.) Prosk.] обнаруживают на пашнях, по обочинам дорог, у тропинок на обнаженной недавно почве. Гаметофиты появляются летом, быстро созревают, а на достигшем зрелости гаметофите образуется несколько коробочек с многочисленными спорами. После спороношения, с наступлением холодов, растения обычно отмирают. Не выдерживая конкуренции с поселяющимися на обнаженной почве водорослями и мхами, эти виды исчезают, но споры, попавшие при обработке полей в почву, долго сохраняют жизнеспособность и, оказавшись вновь на поверхности, через год – несколько лет могут дать начало новым гаметофитам. Обычно полагают, что крупные споры антоцеротовых способны разноситься на дальние расстояния лишь с помощью воды и птиц, а также человека.

Следуя системе жизненных форм мохообразных Х. Дюринга (During, 1977), И. Бизанг (Bisang, 2003) отнесла *A. agrestis* и *Ph. carolinianus* к однолетним челнокам. Но этим видам свойственны и некоторые черты преходящих, по Х. Дюрингу, видов, которые Э. Пианка (1981) характеризует как виды-оппортунисты, существующие благодаря присущей им повышенной способности к распространению и заселению нарушенных участков в постоянно меняющемся пятнистом местообитании. Следуя системе продукционных стратегий Б.А. Юрцева (1986), *Anthoceros* и *Phaeoceros* являются спринтерами, для которых характерны высокая интенсивность, низкая устойчивость и малая длительность продукционных процессов. Спринтеры, по Б.А. Юрцеву, соответствуют эксплерентам Л.Г. Раменского (1938) и рудералам

Д. Грайма (Grime, 2001). И. Бизанг при мониторинге площадок с *A. agrestis* на полях в Швейцарии, сравнив число образуемых растениями спор с числом появившихся на этой площадке гаметофитов, оценивает продуктивность вида в  $4,8 \cdot 10^{-5}$  (Bisang, 2003).

Возникает вопрос, неужели большое число продуцируемых *Anthoceros* и *Phaeoceros* спор является приспособлением к высокой смертности спор при попадании их в почву агроценозов? А, может быть, способность продуцировать громадное число спор унаследовано современными Anthocerotidae и Nothotylatidae от очень далеких предков, когда ничто не мешало крупным спорам разноситься по поверхности Земли на большие расстояния, а, оказавшись при этом погребенными в грунт, споры могли долго оставаться живыми? Мы склоняемся к тому, что окремнелая спородерма – не апоморфный, возникший сравнительно недавно, а плезиоморфный признак, унаследованный этими антоцеротовыми от их далеких предков, когда сосудистых растений еще не существовало.

Достоверные остатки антоцеротовых, сходные с современными представителями *Phaeoceros* и *Nothotylas*, известны из мезозоя, что позволяет оценить возраст общего для всех антоцеротовых предка в 365 млн. лет (Villareal et al., 2010). Но обработка палеоботанического материала HF исключает возможность установить, был ли в спородерме ископаемых спор кремнезем. Мы склоняемся к положительному ответу на этот вопрос. Известно, что до появления на суше древнейших мохообразных, на ней в раннем палеозое уже жили водоросли, грибы и лишайники, но вряд ли водорослево-лишайниковые маты были тем биотопом, где произрастали харовые предки мохообразных. Скорее всего, эти предки обитали в верхних горизонтах оголенных, смачиваемых время от времени водой участках кварцевого песка, пропускающего необходимый для фотосинтеза свет, но задерживающего УФ. При отсутствии на суше растений, обладающих корнями, ничто не мешало ветру и воде разрушать маты и переветривать или размывать песчаный биотоп, или псаммаль. И если морская псаммаль, как полагает В. Шенборн (1967), была «мастерской» по выработке типов животных, то представляется вероятным, что и псаммаль на суше, обладающая, по В. Шенборну, признаками морской псаммали, явилась тем биотопом, где харовые могли дать начало мохообразным и где последние в условиях незначительной конкуренции относительно быстро дифференцировались на группы, среди которых были предки современных антоцеротовых. В условиях господства в сухой сезон пыльных бурь, а во влажный – размывающих и переносящих песчаный субстрат потоков воды, преимущество получали особи с корот-

ким жизненным циклом, продуцирующие к концу влажного сезона довольно большое число крупных спор с окремнелой спородермой. Такие споры при наступлении сухого сезона могли быть унесены ветром на большие расстояния, а занесенные песком, могли спустя какое-то время вновь оказаться на его поверхности и с наступлением влажного сезона дать начало быстро развивающимся гаметофитам, которые затеняли бы живущие в песке харовые водоросли, если диаспоры последних также оказывались в этом месте. При попадании же спор антоцеротовых в примитивную почву возникавших в сухой сезон окон среди водорослево-лишайниковых матов, где обитали нематоды, ногохвостки и тихоходки, окремнелая спородерма таких спор оказывалась «не по зубам» этим беспозвоночным, а, оказавшись на поверхности такой почвы, споры могли прорасти, дав начало гаметофитам, способным захватить окно. Антоцеротовые с такой стратегией жизни можно отнести к настоящим, по Т.А. Работнову (1983), пионерным видам.

Отметим, что окремнелая оболочка клеток таллома свойственна современным зеленым водорослям из порядка Sphaeropleales (Graham, Wilcox, 2000). Мы не исключаем, что такой же оболочкой обладали и харовые предки мохообразных. Что же касается оогониев современных харовых, то М.М. Голлербах (1977) пишет о том, что покров ооспоры содержит не только спорополленин, но и кремнезем, но Л. Грейхэм и К. Вилкоккс о кремнеземе не упоминают.

Работа выполнена в рамках госзадания МГУ имени М.В. Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

### Литература

- Айлер Р.К.* Химия кремнезема. М., 1982. 1127 с.
- Воронков М.Г., Зелчан Г.И., Луковиц Э.Я.* Кремний и жизнь. Рига, 1978. 587 с.
- Голлербах М.М.* Отдел харовые водоросли (Charophyta) // Жизнь растений. Т. 3. М., 1977. С. 338–350.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М., 1981. 400 с.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М., 1983. 292 с.
- Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 20 с.
- Шенборн В.* О первичных биотопах животного мира // Журн. общ. биол. 1987. Т. 49, №1. С. 27–40.
- Юрцев Б.А.* Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 9–23.
- Bisang I.* Population development, demographic structure, and life cycle aspects of two hornworts in Switzerland // Lindbergia. 2003. Vol. 28. P. 105–112.

*Coradin T., Descles J., Luo G.-Z., Lopez P.J.* Silicon in the photosynthetic lineages: molecular mechanisms for uptake and deposition // Floriculture, ornamental and plant biotechnology. 2006. Vol. 4. P. 239–244.

*During H.J.* Life strategies of bryophytes: a preliminary review // *Lindbergia*. 1979. Vol. 5. P. 2–18.

*Epstein E.* Silicon in plants: facts vs. concepts // Silicon in agriculture. Amsterdam, 2001. P. 85–113.

*Graham L.E., Wilcox L.W.* Algae. London etc. 2000. 640 p.

*Grime J.P.* Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Chichester: Wiley, 2001. 417 p.

*Polevova S.V.* Sporoderm ultrastructure in *Anthoceros agrestis* Paton // *Arctoa*. 2012. Vol. 21. P. 63–69.

*Raven J.A.* The transport and function of silicon in plants // *Biol. Rev.* 1983. Vol. 58. P. 179–207.

*Sangster A.G., Hodson M.J., Tubb H.J.* Silicon deposition in higher plants // Silicon in agriculture. Amsterdam, 2001. P. 85–113.

*Tschistiakoff J.* Notice préliminaire sur l'histoire du développement des sporanges et des spores de l'*Isoëtes durieui* Bory // *Nuovo giornale bot. ital.* 1873. Vol. 5. P. 207–212.

*Villareal J.C., Cargill D.C., Hagborg A., Söderström L., Renzaglia K.S.* A synthesis of hornwort diversity: Patterns, causes and future work // *Phytotaxa*. 2010. Vol. 9. P. 150–166.

**Структурное разнообразие и эволюция листа  
в контексте систематики австралийских представителей  
Restionaceae s. l.**

К.И. Фомичёв

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,*

*Москва*

*constantin.fomichev@gmail.com*

**Structural diversity and evolution of leaves and taxonomy  
of Australian Restionaceae s. l.**

C.I. Fomichev

Порядок Poales включает около трети всех видов однодольных растений, объединённых в 16 (APG III, 2009) или 14 (APG IV, 2016) семейств, в том числе важнейшее для человека семейство Poaceae. Restionaceae s. l. (sensu APG IV) – самое крупное из семейств, близкородственных злакам. При этом Restionaceae s. l. (рестииды) представляет собой группу, сестринскую по отношению к кладе граминид, включающей Flagellariaceae, Joinvelliaceae, Ecdiocolaceae и Poaceae (Briggs et al., 2010). Изучение рестиид важно для понимания ранних этапов эволюции группы, в пределах которой возникли злаки, и, следовательно, для решения сложных вопросов морфологической интерпретации структуры соцветия, цветка, зародыша, проростка, листа злаков.

Традиционно Restionaceae делили на группы Diplantherae и Naplantherae (Hieronymus, 1888). Первая, меньшая по объёму, группа включала роды с тетраспорангиатными 2-тековыми пыльниками, а вторая – роды с биспорангиатными 1-тековыми пыльниками. Позже один из 4 известных к тому времени родов рестиевых с 2-тековыми пыльниками – *Anarthria* – был выделен в монотипное семейство Anarthriaceae (Cutler, Airy Shaw, 1965) на основе наличия развитой листовой пластинки. Молекулярно-филогенетические данные показали, что два оставшихся рода рестиевых с 2-тековыми пыльниками (*Hopkinsia* и *Lyginia*), хотя и имеют редуцированные листовые пластинки, формируют единую кладу с *Anarthria* (Briggs et al., 2014). На деревьях, полученных при анализе морфологических признаков, соответствующая кладка не присутствовала (Linder et al., 2000). Поскольку род *Anarthria* уже был выделен в особое семейство, было предложено выделение семейств Hopkinsiaceae и Lyginiaceae (Briggs, Johnson, 2000). В системе APG III (2009) было принято широкое понимание Anarthriaceae с включением *Anarthria*, *Lyginia* и *Hopkinsia*. Это было продиктовано нежеланием принимать семейства, состоящие из одного

рода, в случаях, когда топология филогенетического дерева позволяет выделить более крупных семейств (независимо от характера распределения морфологических признаков). В системе APG IV (2016) принято ещё более широкое понимание семейств, где роды *Anarthria*, *Lyginia* и *Hopkinsia* включены в состав Restionaceae как подсемейство.

При любом понимании объема Restionaceae большинство видов и родов сосредоточено в Австралии и Южной Африке, где эти растения играют важную роль в сложении растительных сообществ. Все рестииды – ветроопыляемые растения. Важнейшая морфологическая черта, определяющая облик многих видов, – это слабое развитие листовых пластинок, в силу чего хлоренхима расположена преимущественно в стеблях. Большинство рестиевых – двудомные растения. В настоящий момент выделяют 31 род и 127 видов австралийских Restionaceae s.str. (Briggs et al., 2014).

Признаки строения листа традиционно широко используются при идентификации злаков и осоковых, но для многих рестиид они в таксономической литературе описаны неполно и недостаточно востребованы в определительных ключах. Данные по анатомии листа рестиид были приведены в работе D.F. Cuttler (1969), однако детали внешнего строения листа в этой работе отражены фрагментарно. Вопрос о морфологической интерпретации листьев некоторых рестиид рассматривают В.Г. Briggs et al. (2014), где приведена информация о листовых пластинках *Anarthria scabra* как унифациальных, у *A. humilis* и *Lyginia barbata* отмечено наличие адаксиальной поверхности в виде узкой полосы, проходящей вдоль верхней стороны пластинки, которую авторы интерпретируют как унифациальную, хотя ее правильное называть субунифациальной, представляющей собой частный случай бифациальной (Ozerova, Timonin, 2009). Н.Р. Linder a. L.R. Caddick (2001) используют для установления унифациальности такие признаки, как расположение проводящих пучков в виде кольца на поперечном срезе, сходство эпидермы по всей поверхности пластинки, а наличие лигулы, по мнению авторов, является одним из ключевых аргументов в пользу унифациальной интерпретации листовой пластинки.

Мы исследовали морфологическое разнообразие листьев австралийских рестиид с особым вниманием к зоне влагилишно-пластиночного сочленения с целью установления значения полученных данных для систематики и диагностики австралийских Restionaceae s.l. По гербарному и отчасти собранному в природе фиксированному материалу изучены 118 видов из 33 родов австралийских Restionaceae s.str., а также все виды *Anarthria*, *Hopkinsia*, *Lyginia* и смоделированы возможные сценарии эволюции признаков строения влагилишно-пласти-

ночного сочленения методом максимальной экономии с использованием топологии молекулярно-филогенетического дерева из работы Briggs et al. (2014).

Кодируя признаки строения влагалищно-пластиночного сочленения при анализе сценариев эволюции листа, мы выделяли 4 состояния: (0) лигула отсутствует, границы между адаксиальной и абаксиальной сторонами, заметные во влагалище, продолжают в нижней части пластинки, которая выглядит как бифациальная, (1) лигула отсутствует, границы между адаксиальной и абаксиальной сторонами сходятся друг к другу в месте перехода к пластинке, так что пластинка, по крайней мере внешне, выглядит унифациальной, (2) листья с хорошо развитой лигулой, пластинка внешне выглядит унифациальной, (3) листья без лигулы, но с рядом трихом в месте перехода к пластинке, пластинка внешне выглядит унифациальной. Мы установили, что то или иное состояние признака нередко стабильно в пределах одного рода и может быть использовано как диагностический признак (таблица).

Таблица

**Строение зоны влагалищно-пластиночного сочленения листа австралийских Restionaceae s. l.**

п/п	Род	Число видов всего	Число изученных видов	Состояние признака строения влагалищно-пластиночного сочленения листа (см. описание в тексте)
1	<i>Alexgeorgea</i>	3	3	(0)
2	<i>Anarthria</i>	6	6	(2–2 вида), (1–4 вида)
3	<i>Apodasmia</i>	3	1	(2)
4	<i>Baloskion</i>	8	5	(0–4 вида), (0/2–1 вид)
5	<i>Calarophus</i>	2	2	(2)
6	<i>Catacolea</i>	1	1	(2)
7	<i>Chaetanthus</i>	3	3	(2)
8	<i>Chordifex</i>	20	19	(2–14 видов), (3–5 видов)
9	<i>Coleocarya</i>	1	1	(2)
10	<i>Cytogonidium</i>	1	1	(2)
11	<i>Dapsilanthus</i>	4	3	(0–2 вида), (2–1 вид)
12	<i>Desmocladius</i>	15	12	(2)
13	<i>Dielsia</i>	1	1	(2)
14	<i>Empodisma</i>	2	2	(2)
15	<i>Eurychorda</i>	1	1	(0)
16	<i>Harperia</i>	4	3	(2)
17	<i>Hopkinsia</i>	2	2	(0)
18	<i>Hypolaena</i>	7	4	(0–2 вида), (1–2 вида), (3–1 вид)
19	<i>Kulinia</i>	1	1	(2)

п/п	Род	Число видов всего	Число изученных видов	Состояние признака строения влагалищно-пластиночного сочленения листа (см. описание в тексте)
20	<i>Lepidobolus</i>	6	6	(2–5 видов), (3–1 вид)
21	<i>Leptocarpus</i>	2	2	(1–1 вид), (0–2 вида)
22	<i>Lepyrodia</i>	13	12	(2)
23	<i>Loxocarya</i>	5	5	(2–4 вида), (?–1 вид)
24	<i>Lyginia</i>	3	3	(1)
25	<i>Meeboldina</i>	5	5	(0)
26	<i>Melanostachya</i>	1	1	(2)
27	<i>Onychosepalum</i>	3	3	(2)
28	<i>Platychora</i>	2	2	(0)
29	<i>Sporadanthus</i>	7	4	(0–3 вида), (2–1 вид)
30	<i>Stenotalis</i>	1	1	(0)
31	<i>Taraxis</i>	1	1	(2)
32	<i>Tremulina</i>	2	1	(3)
33	<i>Tyrbastes</i>	1	1	(2)

Нами была предпринята попытка интерпретировать фациальность листа австралийских рестиид в зависимости от морфологических особенностей зоны влагалищно-пластиночного сочленения. Можно предположить, что лигула маркирует так называемую поперечную зону листа, то есть границу листового зачатка, выше которой развивается унифациальная часть листа. Сближение при переходе к пластинке краев листа, видных во влагалище (состояние 1), вероятно, указывает на элиминацию адаксиальной стороны листа и переход к унифациальности (или субунифациальности). У части видов по краю в остальном голого влагалища развит ряд трихом, который затем переходит на края лигулы, образуя непрерывный реснитчатый край. Возможно, что у видов *Restionaceae* s. l. без язычка, но с поперечным рядом волосков (состояние 3) в ходе эволюции лигула полностью редуцируется, а трихомы, расположенные по краю листового влагалища и лигулы у предковых форм, сохраняются. Согласно полученным нами сценариям эволюции признака, наличие трихом в области перехода являются производным состоянием. Если все листья с лигулой, поперечным рядом трихом и сходящимися краями влагалища трактовать как одно состояние признака (предполагая, что все это разные варианты листьев с унифациальными пластинками), а листья без лигулы с краями влагалища, переходящими в края пластинки рассматривать как второе состояние (пластика бифациальная), то, согласно оптимизации, исход-



ным состоянием для рестиид был, возможно, унифациальный лист, а бифациальность возникала независимо 10 раз.

Анализ данных в контексте современных представлений о филогении группы говорит о высоком уровне гомоплазий в эволюции признаков строения листа. Особенности строения листа, прежде всего, наличие или отсутствие язычка или волосков в месте перехода к пластинке, представляют собой потенциально важные таксономические и диагностические признаки таксонов рестиевых ранга рода и ниже.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-14-00250).

### Литература

*Briggs B.G., Marchant A.D., Perkins A.J.* Phylogeny and features in Restionaceae, Centrolepidaceae and Anarthriaceae (restiid clade of Poales) // Diversity, phylogeny and evolution in the monocotyledons / Ed. Seberg O., Petersen G., Barfod A.S., Davis J.I. Aarhus: Aarhus University Press, 2010. P. 357–388.

*Briggs B.G., Marchant A.D., Perkins A.J.* Phylogeny of the restiid clade (Poales) and implications for the classification of Anarthriaceae, Centrolepidaceae and Australian Restionaceae // Taxon. 2014. Vol. 63. P. 24–46.

*Cuttler D.F.* Anatomy of the monocotyledons, vol. 4, Juncales. Oxford: Clarendon Press, 1969. 358 p.

*Cuttler D.F., Airy Shaw H.K.* Anarthriaceae and Ecdeiocoleaceae: Two new monocotyledonous families, separated from Restionaceae // Kew Bull. 1965. Vol. 19. P. 489–499.

*Hieronymus G.* Restionaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 2, Abt. 4. Leipzig: W. Engelmann, 1889. S. 3–10

*Linder H.P., Caddick L.R.* Restionaceae seedlings: morphology, anatomy and systematic implications // Feddes Repert. 2001. Vol. 112. P. 59–80.

*Linder H.P., Briggs B.G., Johnson L.A.S.* Restionaceae: A morphological phylogeny // Monocots: systematics and evolution / Ed. Wilson K.L., Morrison D. Melbourne: CSIRO, 2000. P. 653–660.

*Ozerova L.V., Timonin A.C.* On the evidence of subunifacial and unifacial leaves: developmental studies in leaf-succulent *Senecio* L. species (Asteraceae) // Wulfenia. 2009. Vol. 16. P. 61–77.

## Изменчивость структуры репродуктивных побегов

### *Anemone* L. (Ranunculaceae)

В.Е. Харченко<sup>1</sup>, Д.Ю. Щербаков<sup>2</sup>, Е.В. Минчева<sup>2</sup>, А.А. Порошина<sup>2</sup>,  
Е.С. Петруненко<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Луганский национальный аграрный университет,  
Луганск

*viktoriakharchenko@rambler.ru*

<sup>2</sup> Лимнологический институт СО РАН, Иркутск

<sup>3</sup> Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток

### Variation of structure of reproductive shoots of *Anemone* L. (Ranunculaceae)

V.E. Kharchenko, D.Yu. Shcherbakov, E.V. Mincheva, A.A. Poroshina,  
E.S. Petrunenko

Расположение цветков имеет важное адаптивное значение для покрытосеменных, так как обуславливает эффективность воспроизведения растений. Род *Anemone* широко распространён в Северном полушарии и насчитывают около 200 видов. Эволюционная история изменений репродуктивных побегов *Anemone* в процессе видообразования представляет интерес. У репродуктивных побегов *Anemone* варьируют длины междоузлий, уровни ветвления и наличие цветка на верхушке главного побега (Харченко, 2012, 2015). В частности, у *A. canadensis* L. на главном побеге формируется цветок, а у *A. dichotoma* L. он отсутствует. Оказалось, что *A. dichotoma*, распространённая на о. Сахалин, полиморфна по наличию/отсутствию цветка на верхушке главного побега.

*Anemone canadensis* и *A. dichotoma* являются викарирующими. Ареал распространения *A. canadensis* находится в Северной Америке, а *A. dichotoma* – в Евразии. Молекулярно-генетические исследования (Ehrendorfer et al., 2009, Meyer et al., 2010) показали, что *A. canadensis* имеет базальное положение в филогении *Anemone*. *A. dichotoma* не была включена в их анализ, однако выяснение их относительного положения на филогенетическом дереве позволит пролить свет на историю эволюции структуры репродуктивных побегов.

В случае, если линия *A. dichotoma* предшествовала появлению *A. canadensis*, терминальный цветок на верхушке главного побега является апоморфным признаком. Так как *Anemone* принадлежит к семейству Ranunculaceae, которое относится к базальным покрытосеменным (Красилов, 1989), появление терминального цветка на главном побеге может расцениваться как производное состояние признака.

Для выяснения относительного филогенетического положения *A. canadensis* и *A. dichotoma* и степени родства растений с о. Сахалин, различающихся по наличию терминального цветка, мы использовали молекулярно-филогенетический анализ на основе нуклеотидных последовательностей гена *rbcL*. Обсуждается сравнительная вероятность альтернативных гипотез порядка происхождения этих видов.

### Литература

Харченко В.Е. Структура и генезис соцветий. Saarbrucken: Lambert Academic Publishing, 2012. 502 с.

Харченко В.Е. Трансформация структуры репродуктивных побегов в ходе дивергенции *Anemone* (Ranunculaceae) // Комаровские чтения. 2015. Вып. 63. С. 164–190.

Ehrendorfer F., Ziman S.N., Konig C., Keener C.S., Dutton B.E., Tsarenko O.N., Bulakh E.V., Bosxcaiu M., Medail F., Kastner A. Taxonomic revision, phylogenetics and transcontinental distribution of *Anemone* section *Anemone* (Ranunculaceae) // Bot. J. Linn. Soc. 2009. Vol. 160. P. 312–354.

Meyer K.M., Hoot S.B., Mary T.K. Phylogenetic affinities of South American *Anemone* (Ranunculaceae), including the endemic segregate genera, *Barneoudia* and *Oreithales* // Int. J. Plant Sci. 2010. Vol.171, N 3. P. 323–331.

## О некоторых критических видах *Alchemilla* (Rosaceae) во «Флоре Восточной Европы»

А.В. Чкалов, Д.В. Пакина, К.Д. Молодкина, И.Е. Распутина  
Нижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского,  
Нижний Новгород  
biofor@yandex.ru

## On some critical species of *Alchemilla* (Rosaceae) in «Flora of East Europe»

A.V. Chkalov, D.V. Pakina, K.D. Molodkina, I.E. Rasputina

Важнейшим обобщением результатов изучения рода *Alchemilla* L. в России с середины XX века является обработка, выполненная В.Н. Тихомировым (2001) для «Флоры Восточной Европы». Представляется, что ряд апомиктических видов, в адрес которых автор выразил сомнения в самостоятельности, можно рассматривать как некие «маяки», подсказывающие исследователю, куда прежде всего следует устремить усилия для научного поиска. Результаты изучения некоторых из этих таксонов с целью выяснения их таксономического статуса мы представляем здесь.

Первая пара видов – это *A. glyphodonta* Juz. и *Alchemilla dasycrater* Juz. Сопоставляя распространение этих видов, мы наблюдаем следующее. Максимум встречаемости *A. glyphodonta* наблюдается на территории Ивановской области, как следует из обилия материала в гербарии Плёсского музея-заповедника. На территории Нижегородской области нами зафиксированы достаточно многочисленные находки, преимущественно с низким обилием (за исключением окрестностей пос. Б. Козино) (все – NNSU, leg. A. Czkalov): Дальнеконстантиновский р-н, с. Суроватиха, 17.06.2006; Кстовский р-н, д. Зименки, 17.06.2006; Балахнинский р-н, пос. Большое Козино, 02.06.2006; Богородский р-н, в 2 км к востоку от с. Алешково, 02.07.2006; северная окраина г. Павлово, 07.06.2006; Краснобаковский р-н, пос. Перехватка, 15.07.2006; Большемурашкинский р-н, в 3 км к юго-востоку от д. Лубяницы, 04.07.2006; Городецкий р-н, окр. с. Пурех, 22.07.2007; г. Нижний Новгород, Приокский р-н, Малиновая гряды, 28.05.2007, A. Czkalov, И. Мининзон; Краснобаковский р-н, пос. Шеманиха, 15.06.2006. Второй вид демонстрирует иное распространение. В результате экспедиции, предпринятой нами в Татарстан, в Зеленодольский район и пригород Казани, где находится его *locus classicus*, выявлено, что там данный вид является массовым, подобно, например *A. substrigosa* Juz. в Правобережье Нижегородской области, или

*A. leiophylla* Juz. в её Заволжье. Его зона обилия (Чкалов, Воротников, 2009) распространяется и на территорию сопредельной республики Марий Эл, как следует из материалов, хранящихся в YOLA (основные пункты): Новоторъяльский р-н, близ с. Пектубоева, 06.1977, Талаева; Новоторъяльский р-н, близ д. Петриково, 22.06.2005, И. Тильманова; Параньгинский р-н, бл. с. Илеть, 10.07.1982, Т. Ягодова; Сернурский р-н, бл. д. Большие Ключи, 16.07.1997, Е. Кузикова; Куженерский р-н, окр. с. Русские Шои, 08.07.1972, Н. Абрамов; Куженерский р-н, окр. с. Шойдум, 06.07.1972, Н. Абрамов; Куженерский р-н, заказник «Горное Заделье», 20.06.2006, А. Смирнов; окр. г. Йошкар-Ола, 28.06.1967, Хабibuлина; Волжский р-н, бл. д. Учейкино, 27.06.2009, Смирнов и др.; Волжский р-н, бл. д. Пинжан-Кукмор, 02.07.2009, Смирнов и др.; Мари-Турекский р-н, бл. пос. Лесной, 02.09.1982, Климова. На территории Нижегородской области и Чувашии имеются лишь единичные находки. Собранный материал позволил сравнить эти два вида морфометрически. Несмотря на заметные габитуальные различия (прежде всего, из-за формы зубцов), основные показатели структуры листа (включая признаки-отношения) их довольно сходны, и, несмотря на статистически значимые различия, сильно перекрываются, не позволяя использовать их в ключах. Исключение – длина гипантиев: 0,80–1,30 мм у *A. glyphodonta*, 1,20–1,85 мм у *A. dasycrater*. Исходя из географической и морфологической определённости, данные виды должны рассматриваться как самостоятельные.

Следующая пара видов – *A. nemoralis* Alechin и *A. rigescens* Juz. В.Н. Тихомиров счёл необходимым считать последнюю синонимом. Однако, исследовав *A. nemoralis* в гербарии, природе и культуре, изучив массовые сборы *A. rigescens* из Южно-Уральского заповедника, довольно обильные материалы в LE, можно заключить, что эти два вида имеют устойчивые морфологические отличия (упомянутые, кстати, по большей части, в протологе С.В. Юзепчуком (1941)). *A. nemoralis* имеет опушённые доверху стебли, совершенно голые цветки, равномерно опушённые листья, в то время как стебли *A. rigescens* голые на 1–2 верхних междоузлиях, чашелистики её очень часто бородчатые, верхние (внутренние) листья чаще всего оголяющиеся снизу. *A. nemoralis* массово произрастает в северной части Приволжской возвышенности (прежде всего, в Нижегородской области и Чувашии), севернее, южнее или восточнее встречается лишь спорадически. Ареал простирается на восток до Приуралья, но ни с Урала, ни восточнее сборов её мы не видели. Все находки из Сибири, с Алтая (с учётом материалов из LE, MW, TK, ALTB, NS, MHA) относятся к настоящей *A. rigescens*, которая массово произрастает, по-видимому,

только на Южном Урале. В вышеупомянутых областях, на Среднем Урале (судя по нашим исследованиям в заповеднике «Басеги»), на равнинах Восточной Европы она встречается лишь единично. С учётом морфологической и географической определённости эти два вида следует считать самостоятельными.

Следующая тройка видов: *A. lindbergiana* Juz., *A. trifolia* Zämelis, *A. cinerascens* Juz. Два последних вида В.Н. Тихомиров (2001) отнес к синонимам *A. lindbergiana*. Морфологически *A. cinerascens* хорошо отличается от двух других видов очень короткими стеблями (в количестве 1–2), изредка чуть превышающими по высоте черешки прикорневых листьев, несущими до 4 стеблевых листьев, имеет полукруглые или дуговидные лопасти, чуть притупленные на концах, с надрезами между ними до 1,5 длин стандартного зубца. Цвет листьев, вынесенный в название, также довольно специфичен. *A. trifolia* имеет длинные стебли (в количестве 3–5), в 1,5–2 раза превышающими черешки прикорневых листьев, с 5–7 стеблевыми листьями, полуяйцевидными (до яйцевидных), лопастями, с надрезами глубиной 1,5–2,5 длины стандартного зубца. *A. lindbergiana* более сходна с *A. trifolia*, отличаюсь количеством стеблевых листьев (до 4), формой лопастей (дуговидных, равнобедренных или широкотреугольных, трапециевидных) и короткими надрезами (до 1,5 длин стандартного зубца).

Наиболее своеобразно распространение *A. cinerascens*: массово произрастая на Среднем Урале, она резко редет на Южном. И, хотя она встречается в Западной Сибири, находки её там очень редки. С другой стороны, она демонстрирует экологическую специфику: произрастая на подгольцовых лугах, она демонстрирует тяготение к интразональной растительности, в отличие, от *A. trifolia*, которая представляет неморально-опушечный элемент и характерна для горнолесного пояса. Последняя массово произрастает на Приволжской возвышенности (юг Нижегородской области, Мордовия, Пензенская область) и так же обильно простирается в Предуралье, на Южный Урал, заходит в Западную Сибирь до Алтая. Изредка встречается и западнее (как занос – в Карелии), в высокогорьях Среднего Урала. Ареал *A. lindbergiana* простирается очень широко: от Прибалтики до Алтая, в основном встречаясь лишь изредка. По-настоящему обильно она произрастает только в Московской области и к северо-западу от неё. Причину таких явлений мы можем попытаться объяснить экологически. *A. cinerascens*, будучи доминантом на Среднем Урале, в остальном встречается очень редко, несмотря на сопряженность с интразональной растительностью, предоставлявшей возможности для широкого расселения (Чкалов, Воротников, 2009). Вероятной причиной этому

может быть её низкая конкурентоспособность. Ареалы *A. atrifolia* и *A. lindbergiana* совпадают в своих границах, и экологически виды тоже весьма сходны, а значит высококонкурентны. Можно высказать следующее предположение, объясняющее различия в их распространении: как неморальный вид, *A. atrifolia* редет к северу и, снижая конкурентное давление, даёт возможность доминировать *A. lindbergiana*. Исходя из сказанного выше, мы допускаем самостоятельность всех трёх видов.

Относительно *A. glabricaulis* Н. Lindb. и *A. parcipila* Juz., самостоятельность которых В.Н. Тихомиров признавал, вкратце можно отметить, что, вероятно, оба вида уральские по происхождению и являются викарирующими, так как весь материал, собранный восточнее Урала определяется безусловно как *A. parcipila*, а западнее его – как *A. glabricaulis*. Дифференцирующий их признак – наличие слабого опушения черешков и стеблей у *A. parcipila* – очень стабильный и надёжный.

Последняя пара видов – *A. conglobata* Н. Lindb. и *A. juzepeczukii* Alechin. Протолог *A. juzepeczukii* довольно краток, и некоторые признаки, описанные там, могут вводить в заблуждение: во-первых, надрез между лопастями у *A. juzepeczukii* должен быть глубиной до 0,5 см, а таких коротких надрезов у *A. conglobata* не бывает, и, во-вторых, опушение черешков и стеблей должно быть горизонтально, изредка слегка кверху направленным, в то время как у *A. conglobata* опушение кверху оттопыренное, часто почти прижатое. Долгое время мы колебались по поводу таксономического статуса *A. juzepeczukii*, так как на юго-востоке Нижегородской области, в Мордовии и Пензенской области встречаются экземпляры с почти треугольными лопастями, короткими надрезами, почти горизонтальным, чуть кверху направленным опушением, которые невозможно отнести ни к *A. conglobata*, ни к *A. monticola* Opiz, но которые очень хорошо соответствуют протологу *A. juzepeczukii*. Синтипы её довольно многочисленны, но все виденные нами (хранящиеся в MW и NNSU), принадлежат к типичной *A. conglobata*, что вынуждает считать *A. juzepeczukii* синонимом.

### Литература

Тихомиров В.Н. *Alchemilla* L. // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и Семья, СПХФА, 2001. Т. 10. С. 470–531.

Чкалов А.В., Воронников В.П. Опыт выделения флорогенетических групп манжеток (*Alchemilla* L., Rosaceae) Центральной России // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 9. С. 1279–1294.

Юзепчук С.В. *Alchimilla* L. // Флора СССР. М.; Л.: Наука, 1941. Т.10. С. 289–410.

## **Возможные трансформации семязачатков цветковых растений**

И.И. Шамров

*Российский государственный педагогический университет  
имени А.И. Герцена, Санкт-Петербург*

*Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург,  
ivan.shamrov@gmail.com*

### **Possible transformations of angiosperm ovules**

I.I. Shamrov

Семязачатки цветковых растений характеризуются значительным разнообразием, особенно по форме. Выделяют 5 морфологических типов (ортотропный, анатропный, гемитропный, кампилотропный и амфитропный), не считая промежуточных состояний. Однако критерии, по которым их можно идентифицировать, не всегда аргументированы. Сложившиеся представления требуют коренной системной ревизии. Прежде всего, уточним содержание понятий «семязачаток» и «семя». Семязачаток является органом семенного растения, в котором происходят дифференциация археспория, мегаспорогенез и формирование зародышевого мешка. После оплодотворения возникают зародыш и обычно эндосперм в системе формирующегося семени. Существенное значение приобретают методические приемы (анализ плоскостей срезов, стадии развития), особенно при изучении семязачатков, изменяющих положение в ходе морфогенеза.

Из имеющихся вариантов наиболее четко отличаются ортотропный и анатропный семязачатки, которые принимают соответствующую форму уже в период мегаспорогенеза. Морфологический тип гемитропного семязачатка окончательно устанавливается перед оплодотворением. Становление кампилотропного семязачатка является самым продолжительным и начинается, как правило, после мегаспорогенеза, но семязачаток принимает окончательный вид только после оплодотворения. Именно с этих позиций, амфитропный семязачаток должен быть признан несуществующим, так как его часто идентифицируют в период развития кампилотропного семени, когда уже формируются эндосперм и зародыш.

Кампилотропные семязачатки отличаются большим разнообразием. В любом искривленном семязачатке признаки кампилотропии начинают проявляться в изменении формы роста с антирафальной стороны, главным образом, интегумента (возрастает активность делений, увеличивается число слоев и происходит его удлинение, преимущественно в области микропиле), что приводит к изгибу морфологической



оси семязачатка. До оплодотворения изогнутыми могут также стать зародышевый мешок, нуцеллус и халаза. Происходит постепенное смещение структур халазальной области (основания интегументов, гипостазы, халазы, проводящего пучка) в геми-положение. В дальнейшем, особенно после опыления, начинают проявляться черты различия. Варианты кампилотропных семязачатков и семян можно объединить в 2 группы. 1-ая группа – орто-кампилотропные семязачатки и семена: 1-ый вариант – изгиб морфологической оси в семязачатке дугообразный, а в семени подковообразный; зародыш в зрелом семени часто занимает почти всю его полость и повторяет подковообразную форму изгиба; запасные питательные вещества накапливаются преимущественно в зародыше (*Alismataceae*, *Brassicaceae*, *Portulacaceae*, *Resedaceae*, некоторые *Alliaceae*); 2-ой вариант – зародыш почти прямой, имеет небольшие размеры и все запасные вещества накапливаются в эндосперме (*Dilleniaceae*). В обоих вариантах семязачатки и семена характеризуются длинным фуникулусом. В ходе возрастания степени изгиба структуры халазальной области из геми-положения в фуникулярном семязачатке вторично смещаются в орто-положение в развивающемся семени, но при этом, в отличие первичного орто-положения в семени, формируется рафе. 3-ий вариант – сохраняется изгиб семязачатка и семени в форме дуги; зародыш имеет разные размеры и разную степень изгиба; структуры халазальной области остаются в исходном орто-положении (вероятно, некоторые *Euphobiaceae*). 2-ая группа – геми-кампилотропные семязачатки и семена: 4-ый вариант – изгиб морфологической оси в форме дуги присущ как семязачатке, так и семени; в зрелом семени почти всю его полость занимает зародыш, который повторяет дугообразную форму изгиба семени и преимущественно в нем накапливаются запасные питательные вещества (*Aizoaceae*, *Amaranthaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Molluginaceae*, *Sapindaceae*, *Tetragoniaceae*); 5-ый вариант – в изгибе структур семязачатка и зародыша не всегда наблюдается соответствие; зародыш может оставаться некрупным, прямым или быть слабоизогнутым, при этом форму изгиба семязачатка и семени часто повторяет эндосперм вслед за зародышевым мешком (*Buddlejaceae*, *Canellaceae*, *Ericaceae*, *Papaveraceae*, *Schisandraceae*).

Все указанные выше аргументы не позволяют нам полностью согласиться с точкой зрения, согласно которой становление кампилотропии по сравнению с анатропией имеет иное филогенетическое и адаптивное значение, а именно, в период развития зародыша, а не на стадии зародышевого мешка (Bouman, Voesewinkel, 1991). По нашему мнению, это действительно только для кампилотропных семян с круп-

ным изогнутым зародышем, занимающим почти всю их полость (варианты 1 и 4). Однако появление таких кампилотропных семязачатков и семян было вызвано не только созданием условий внутри семени для формирования крупного дифференцированного зародыша, в котором стали накапливаться основные запасные питательные вещества, необходимые для прорастания. Вторым приобретением, сопровождающим кампилотропию, стало более рациональное размещение формирующихся семян в завязи. Что касается семязачатков и семян, в которых не наблюдается соответствия в изгибе структур семязачатка и зародыша (варианты 2, 3 и 5), то их становление осуществлялось, главным образом, в направлении оптимального расположения семязачатков в завязи, что сопровождалось изменением формы от прямостоячей до изогнутой, вследствие чего развивающиеся семязачатки стали занимать меньше места на плацентах. Также не происходило увеличение размеров зародыша, и запасные питательные вещества накапливались преимущественно в эндосперме.

Мы уже упоминали о важном значении методических приемов, используемых при исследовании семязачатков. Об одном из них (стадия развития) шла речь при обсуждении статуса амфитропного семязачатка. Другой аспект (анализ плоскостей срезов) особенно становится актуальным при изучении гемитропного семязачатка, который часто смешивают с анатропным семязачатком, если изучение последнего осуществляется не в дорсивентральной, а билатеральной плоскости. Семязачаток, в котором интегументы и нуцеллус лежат наклонно к плаценте и образуют с фуникулусом угол в  $90^\circ$ , некоторые авторы обозначают как гемиманатропный (Davis, 1966; Bouman, 1984). Исследование ряда растений с ортотропным семязачатком свидетельствует о том, что мы имеем дело с другим вариантом гемитропного семязачатка. У *Polygonum affine* (Шамров, 2015; Шамров, Анисимова, 2015) семязачаток формируется не в основании завязи, а занимает боковое положение на плаценте, которая постепенно смещается из нижней части завязи в верхнюю часть. Вследствие изгиба морфологической оси и изменения угла поворота с  $90^\circ$  на  $135^\circ$  семязачаток начинает располагаться в продольной плоскости завязи: микропиле обращено к столбику, а халаза – к основанию завязи. При этом сильнее разрастается антирафальная сторона семязачатка по сравнению с рафальной. Подобный семязачаток, относящийся к категории гемитропных, нами было предложено трактовать как гемитортопный. Предположительно он присущ представителям семейств Ceratophyllaceae, Circaeasteraceae, Cymodoceae, Lardizabalaceae, Poaceae, Potamogetonaceae, Zosteraceae, у которых висячие семязачатки и семена занимают боковое положение в завязи, к основанию завязи часто обра-

щено микропиле, которое не подходит к плаценте и стенке завязи или плода, при этом морфологическая ось и зародыш являются изогнутыми. Гинецей у этих растений преимущественно полимерно-апокарпный или псевдомономерный.

Исходя из особенностей морфогенеза семязачатков, нами была предложена новая классификация морфологических вариантов семязачатка, которая включает 4 типа и 4 подтипа: ортотропный и анатропный типы, гемитропный тип и его подтипы (геми-анатропный и геми-ортотропный), кампилотропный тип и его подтипы (орто-кампилотропный и геми-кампилотропный). На основании анализа результатов проведенных нами многолетних исследований и имеющихся литературных данных можно сделать ряд выводов. Прежде всего, типы семязачатка у некоторых ранее изученных таксонов требуют переисследования. Особенно нуждаются в корректировке кампилотропные семязачатки, так как число таксонов с подобными семязачатками явно больше, чем считали до сих пор. При изучении семязачатков и характеристике их типов и вариантов необходимо принимать во внимание не только признаки самого семязачатка, но и особенности строения завязи, ее форму, наличие в завязи необходимого пространства для развивающихся семязачатков, особенности плацентации и плацентарных выростов, степень развития фуникулуса и проводниковой ткани, тип обтуратора.

При оценке первичности морфологического типа семязачатка цветковых растений нами поддерживается точка зрения, что исходными вариантами семязачатков были ортотропные и анатропные семязачатки. Однако дивергенция этих типов произошла в эволюции, вероятно, очень рано и их трансформации были независимыми. Все дальнейшие преобразования происходили через серии промежуточных состояний (прежде всего варианты гемитропных и кампилотропных семязачатков), при этом коррелятивно возникали изменения в форме и строении завязи (в том числе плацентации), семязачатков и семян, а также характере запасной питательной ткани и размерах зародыша.

### Литература

- Шамров И.И.* Эмбриология и воспроизведение растений. СПб., 2015. 200 с.
- Шамров И.И., Анисимова Г.М.* Строение гинецея и происхождение семязачатка у *Polygonum affine* (Polygonaceae // Бот. журн. 2015. Т 100, № 6. С. 521–539.
- Bouman F.* The ovule // Embryology of angiosperms. Berlin etc., 1984. P. 123–157.
- Bouman F., Boesewinkel F.D.* The campylotropous ovules and seeds, their structure and functions // Bot. Jahrb. Syst. 1991. Bd. 113, H. 2/3. S. 255–270.
- Davis G.L.* Systematic embryology of angiosperms. New York etc., 1966. 528 p.

**Систематика и филогения рода *Filipendula* (Rosaceae):  
морфолого-географический метод В.Л. Комарова  
и молекулярная филогенетика**

И.А. Шанцер

Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН,

Москва

*ischanzer@gmail.com*

**Taxonomy and phylogeny of the genus *Filipendula* (Rosaceae):  
morphological-geographical method of V.L. Komarov  
and molecular phylogenetics**

I.A. Schanzer

Небольшой род *Filipendula* Mill. включает 15 видов, распространенных во внетропических областях Северного полушария, преимущественно, в Восточной Азии. В течение XIX–XX вв. род рассматривался разными авторами как в составе подсемейства Spiraeoideae так и Rosoideae, были предложены также три различные системы рода (Shimizu, 1961; Сергиевская, 1967; Schanzer, 1994). Согласно современным молекулярно-генетическим данным (Potter et al., 2007), *Filipendula* занимает базальное положение в основании клады Rosoideae, однако молекулярно-филогенетического исследования рода до сих пор никем не опубликовано. Проведенное нами совместно с коллегами из НИИФХБ им. Белозерского, студентами МСХА им. Тимирязева и Саратовского ГУ молекулярно-филогенетическое исследование рода (неопубликованные данные) позволяет сравнить результаты, получаемые на основании анализа морфологических признаков и современных ареалов таксонов и молекулярных маркеров.

По крайней мере Сергиевская и Шанцер в своей работе использовали морфолого-географический метод В.Л. Комарова, чему весьма способствуют особенности географического распространения видов *Filipendula*. Современные ареалы видов рода позволяют наблюдать две классические дизъюнкции (Восточная Азия – восточная Северная Америка и Восточная Азия – западная Северная Америка) и несколько рядов викарных или дизъюнктивных ареалов на территории Евразии. Поэтому Сергиевская в своей работе широко использовала такую таксономическую категорию, как ряд, в то время как Шанцер, выделяя только секции и подсекции, также вкладывал в них географический смысл комаровских рядов.

Между предложенными системами рода, основанными на анализе морфологических признаков, есть различия, но все же больше сходст-

ва. У Сергиевской и Shimizu род делится на три подрода: два моно-типных, к которым относятся узколокальный эндемик Тихоокеанского побережья Северной Америки *F. occidentalis* и широко распространенный западноевразийский вид *F. vulgaris*, соответственно. К третьему подроду относятся все остальные виды. Шанцер подродов не выделял, но *F. occidentalis* отнес к монотипной секции, а *F. vulgaris* поместил в одну секцию с *F. ulmaria* и близкими к ней видами на основании характерной для обоих видов особенности – разрастания цветоложа с образованием небольшого карпофора, предположив, что все остальные различия могли возникнуть в результате адаптации *F. vulgaris* к ксерофитным условиям обитания.

Основная масса видов рода распространена в Азии. Сергиевская и Shimizu объединяют их в четыре секции, несколько различающиеся по составу у обоих авторов, у Шанцера секций только три. Рассмотрим их на примере системы Шанцера. Секция *Schalameya* (у Сергиевской – *Aceraria*) объединяет большинство дальневосточных видов, имеющих викарные, частично перекрывающиеся ареалы. У Шанцера это *F. camtschatica* (Камчатка – Сахалин – Хоккайдо – Хонсю), *F. glaberima* (Приморский край – Корея – Хоккайдо), *F. multijuga* (юг Хонсю – Кюсю – Сикоку), *F. formosa* (юг Кореи), *F. tsuguwoi* (Кюсю – Сикоку) и *F. kiraishiensis* (Тайвань). Эти виды Шанцер называл тихоокеанской биогеографической группой и рассматривал, как возникшие в результате расселения из Северной Америки на юг вдоль тихоокеанского побережья Азии. При этом Сергиевская *F. formosa*, *F. tsuguwoi*, *F. kiraishiensis* и *F. multijuga* выделяла в отдельную секцию *Gymnocarpa* на основании наличия у всех видов неопушенных плодиков, а Shimizu рассматривал *F. formosa*, *F. tsuguwoi*, *F. kiraishiensis* и *F. vestita* в составе секции *Sessilia*, как обладающих сидячими плодиками с полностью редуцированной ножкой.

Вторая секция *Albicoma* включает три вида: *F. palmata* (Камчатка – Сахалин – Приморье – Корея и Восточная Сибирь до Енисея), *F. angustiloba* (долина Амура и СВ Китай) и *F. rubra* (восточная Северная Америка). Шанцер полагал *F. palmata* и *F. angustiloba* близкородственными викарными видами, а *F. rubra* – производным их общего предкового вида, датируя дизъюнкцию между ними средним миоценом, когда берингийский мост существовал в условиях теплоумеренного климата.

Третья секция *Ulmaria* включает *F. ulmaria* (Европа – Западная Сибирь до Лены), *F. stepposa* (степная зона от Венгрии до Алтая), *F. megalocarpa* (Закавказье, западная Турция и северный Иран) и *F. Vestita* (Гималаи). Шанцер даже выдвинул подробную гипотетиче-

скую схему их возникновения в результате миграции общего предка через Гималаи на запад и затем через Эльбурс и Кавказ с последующим широким расселением на равнинах Европы и Западной Сибири. К этой же секции он отнес и *F. vulgaris*, которую считал достаточно молодым видом, адаптировавшимся к ксерофитным условиям существования.

Все секции можно охарактеризовать небольшими комплексами общих морфологических признаков. Таким образом, характер изменчивости морфологических признаков и рисунок ареалов видов рода *Filipendula* как будто неплохо объясняются с позиций морфолого-географического подхода.

В работах по филогении семейства Rosaceae и подсемейства Rosoideae (Potter et al., 2007; Eriksson et al., 2003) по данным изменчивости нескольких хлоропластных и ядерных участков ДНК было убедительно показано, что рода *Filipendula* является наиболее базальной группой для подсемейства Rosoideae. Это говорит о значительной древности рода в целом и о том, что филогенетические отношения входящих в него видов могут быть гораздо сложнее.

Молекулярно-филогенетический анализ всех видов рода был проведен по двум маркерам: ядерному ITS1-5,8S-ITS2 и хлоропластному *trnL-trnF*. Для анализа филогенетических отношений использованы методы максимальной экономии, максимального правдоподобия (ML) и Neighbor Net, а для оценки генеалогических отношений гаплотипов в группах филогенетически близки видов – метод статистической парсимонии. В качестве внешней группы были использованы последовательности видов филогенетически наиболее близкого рода *Rubus* – *R. caesius* и *R. idaeus*.

Результаты анализа ядерных последовательностей показали, что наиболее филогенетически удаленными и базальными для всех остальных видов рода оказались *F. occidentalis* и *F. vulgaris*. При всех способах анализа данных они образуют граду в основании дерева и подтверждают обоснованность выделения их в самостоятельные монотипные подроды, как это было сделано Shimizu и Сергиевской. Все остальные виды образовали общую кладу, разделяющиеся на две большие клады. В первую попали образовавшие три самостоятельные субклады образцы *F. rubra*, *F. palmata* – *F. angustiloba* и *F. glaberrima* – *F. camtchatica*. При этом последовательности южнокорейского эндемика *F. formosa* оказались сестринскими по отношению к этой кладе. Во вторую кладу попали, также образовавшие самостоятельные субклады, образцы японской *F. multijuga* вместе с единственным исследованным образцом *F. purpurea* var. *auriculata*; *F. megalocarpa* – *F. ulmaria* – *F. stepposa*. В первом случае образец *F. tsuguwoi* оказался сестринским остальным

образцам, вошедшим в состав субклады, а в последнем – образец *F. megalocarpa*. Образцы *F. kiraishiensis* и *F. vestita* образовали граду в основании этой клады. Анализ генеалогических отношений гаплотипов методом статистической парсимонии показал, что гаплотипы *F. occidentalis*, *F. vulgaris* и *F. kiraishiensis* не могут быть объединены статистически достоверно в одну сеть с гаплотипами основных видов из-за слишком большого числа нуклеотидных замен, превышающего порог 95% достоверности. В остальных случаях гаплотипы распределились в соответствии с видовой принадлежностью образцов, однако группы оказались разделены большим числом мутаций (гипотетических гаплотипов, отсутствующих в выборке), что свидетельствует о больших филогенетических дистанциях между большинством видов.

Анализ хлоропластных последовательностей дал сходный, хотя и не во всем конгруэнтный результат, свидетельствующий о вероятных гибридизационных событиях в истории рода.

На основании проведенных исследований эволюционные отношения видов *Filipendula* предстали в совершенно ином свете. Так, *F. occidentalis* и *F. vulgaris*, несомненно, являются остатками былого разнообразия вымерших групп *Filipendula*, дожившими до наших дней. Островные эндемики юга Японии и Тайваня *F. tsuguwoi* и *F. kiraishiensis*, развили двудомность и полигамию, соответственно, независимо друг от друга и не являются близкородственными. Узко-локальный эндемик южной Кореи *F. formosa* представляет собой остаток группы, предковой для большинства азиатских видов. В секции *Albicoma* *F. palmata* и *F. angustiloba* действительно оказались близкородственными, а вот североамериканская *F. rubra*, хотя и попала в ту же кладу, но оказалась не ближе к ним, чем виды секции *Schalameya*. А вот отношения в группе *F. vestita* – *F. megalocarpa* – *F. ulmaria* – *F. stepposa* оказались реконструированными вполне корректно на основании предположения, что их ареалы являются викарирующими и маркирующими следы миграции с востока на запад Евразии.

Таким образом, морфолого-географический метод неплохо работает с группами близкородственных видов, возникших и эволюционировавших, видимо, в геологически недавнее время. Если же мы имеем дело с группами видов одного рода, филогенетически далекими друг от друга, внешнее сходство по морфологическим признакам в сочетании с близостью современных ареалов может привести к совершенно ложным выводам об их возможном родстве.

Молекулярная часть данной работы была выполнена усилиями многих людей, в т.ч. студентки РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева О. Семелевой, сотрудников НИИ ФХБ им. А.Н. Белозерского

К.М. Вальехо-Роман и Т.Х. Самигуллина, аспирантки Саратовского ГУ им. Н.Г. Чернышевского И. Кочановой. Материалы по редким и практически отсутствующим в большинстве крупных гербариев видам, таким как *F. occidentalis*, *F. tsuguwoi*, *F. kiraishiensis*, *F. formosa* были получены благодаря Dr. Yuichi Kadota (National Museum of Nature and Science, Japan), Dr. Hui Kim (Dept. of Medicinal Plants Resources, Korea) and Dr. David Giblin (University of Washington, USA) и Dr. David Boufford (Harvard University Herbaria).

### Литература

*Сергиевская Е.В.* Монография рода *Filipendula* Adans. // Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Л., 1967. 15 с.

*Eriksson T., Hibbs M.S., Yoder A.D., Delwiche C.F., Donoghue M.J.* The phylogeny of Rosoideae (Rosaceae) based on sequences of the internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA and the *trnL/F* region of chloroplast DNA // *Int. J. Plant Sci.* 2003. Vol. 164, N 2. P. 197–211.

*Potter D. et al.* Phylogeny and classification of Rosaceae // *Pl. Syst. Evol.* 2007. Vol. 266. P. 5–43.

*Schanzer I.A.* Taxonomic revision of the genus *Filipendula* (Rosaceae) // *J. Jap. Bot.* 1994. Vol. 69. N 5. P. 290–319.

*Shimizu T.* Taxonomical notes on the genus *Filipendula* Adans. (Rosaceae) // *J. Fac. Text. Sci. Technol. Shinshu Univ., Ser. A (Biol.)*. 1961. Vol. 26. P. 1–20.



**Систематика и филогения эндемичных видов  
рода *Astragalus* L. Азиатской России: использование  
морфологических и молекулярных данных**

Т.А. Шеметова<sup>1</sup>, Е.Г. Зибзеев<sup>1</sup>, Е.Ж. Баяхметов<sup>2</sup>, Д.С. Феоктистов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск

<sup>2</sup>Национальный исследовательский Томский государственный  
университет, Томск

**Taxonomy and phylogeny of endemic species of the genus  
*Astragalus* L. from Asiatic Russia: use of morphological  
and molecular data**

T.A. Shemetova, E.G. Zibzeev, E.Zh. Bayakhmetov, D.S. Feoktistov

Род *Astragalus* L. – один из крупнейших родов цветковых растений, насчитывающий приблизительно 2500–3000 видов, распространенных, преимущественно, в холодных аридных и семиаридных горных областях Северного полушария, а также в Южной Америке (Podlech, Zargе, 2013). За годы исследования рода *Astragalus* было предложено достаточно много классификационных систем. Авторы по-разному трактуют объем рода, понижая или завышая ранг некоторых таксонов. Диагностика видов базируется на соотношении количественных и качественных признаков: длина побега, число пар листочков, длина чашечки и ее форма, размер бобов, опушение и др. Многие диагностические признаки изучаемых видов перекрываются и в значительной степени носят субъективный характер. На основании этого факта, определение границ рода иногда является достаточно трудным. Отнесение некоторых видов к той или иной секции сомнительно и часто не подтверждено филогенетическими исследованиями.

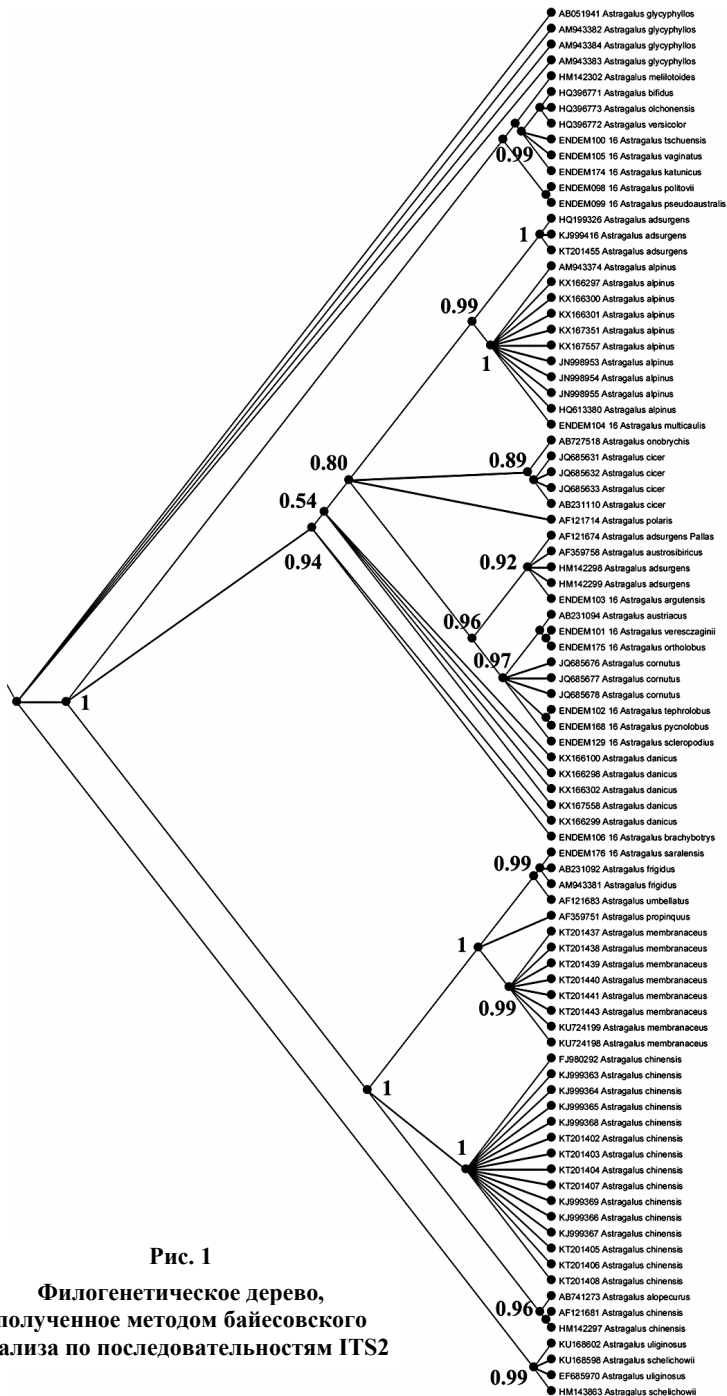
С момента своего описания К. Линнеем в «Species plantarum» (Linnaeus, 1753) род *Astragalus* был подвергнут многим таксономическим исследованиям. Среди этих систем классификация А. Бунге (Bunge, 1868, 1869), основанная на морфолого-географическом методе, которая в настоящее время признана в своей основе наиболее удачной. На основе детальных морфологических исследований, с акцентом на тип опушения, D. Podlech (1982) объясняет конвергентный характер многих морфологических признаков, используемых им для разграничения видов рода на подроды, как это было предложено А. Бунге (Bunge, 1868, 1869). В своей классификации D. Podlech (1982) сокращает число признанных подродов до трех: *Astragalus*, *Cercidothrix* Bunge и *Trimeniaeus* Bunge.

В последнее время для целей систематики все чаще применяются молекулярно-филогенетические данные. Начальные предварительные филогенетические исследования астрагалов были сосредоточены на определенных небольших группах видов. Это, в большей степени связано высокой степенью эндемизма, особенно в пределах Азии (Xu, Podlech, 2010). Первое молекулярно-филогенетическое исследование, включающее достаточное число видов, было проведено A. Liston (1992). Он рассматривал ограниченные участки последовательностей *trnC1* и *trnC2* хлоропластной ДНК (*cp DNA*) на отдельных североамериканских видах. Другие филогенетические исследования астрагалов были предприняты S.K. Osaloo et al. (2003, 2005). Эти авторы применяли только ITS-последовательности, как основные наборы данных. Их исследования подтвердили монофилию рода и его тесную связь с родом *Oxytropis* DC. Более современные исследования проводились с использованием нескольких различных маркеров (Zhang et al., 2009; Kazemi et al., 2009; Riahi et al., 2011). Эти исследования показали, что комбинированный подход с использованием различных маркеров приводит к увеличению разрешающей способности и поддержки клад в роде *Astragalus*.

Для выяснения филогенетических связей представителей рода *Astragalus* L. Азиатской России (большой части эндемичных видов), уточнения границ таксонов в работе применен комплексный подход, основанный на анализе морфологических и молекулярных данных. Целью данного исследования является изучение эндемичных североазиатских видов рода *Astragalus* и уточнение филогенетической системы рода на основании морфологических и молекулярных данных.

Для морфологического анализа были проанализированы 23 качественных признака для 32 видов рода *Astragalus*. В рамках молекулярно-генетического подхода были получены нуклеотидные последовательности для хлоропластных локусов *rbcL* и *matK*, а также для ядерного региона ITS2. При построении филогенетических деревьев для каждого локуса были добавлены последовательности видов рода *Astragalus*, полученных из генбанка. Анализ матрицы морфологических признаков проводился в программе Mesquite с использованием алгоритма UPGMA. Для нуклеотидных последовательностей был применен байесовский подход, реализованный в программе MrBayes. Итоговая визуализация дендрограмм осуществлена в программе Mesquite.

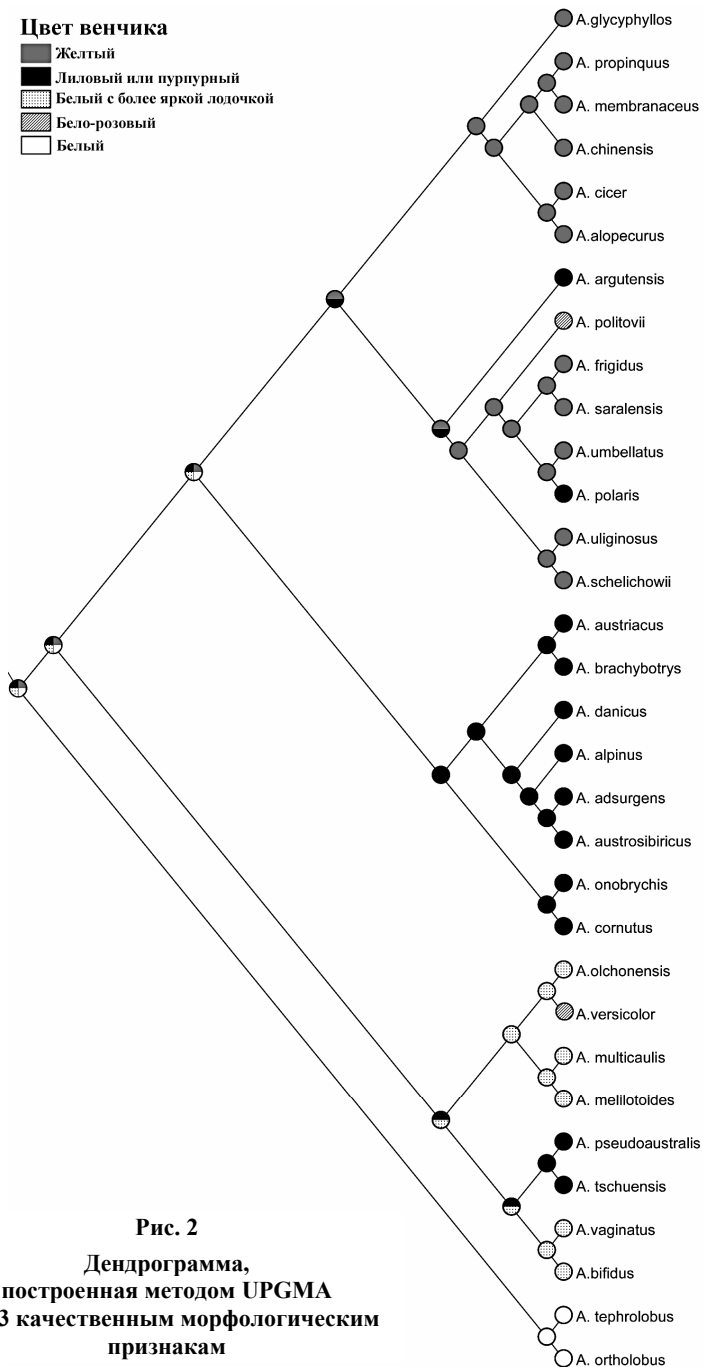
Анализ филогенетического дерева показывает, что род *Astragalus* представляет собой группу, состоящую из нескольких клад с высоким уровнем поддержки. Дендрограммы, полученные с помощью молекулярно-генетических (рис. 1) и морфологических (рис. 2) данных, согласуются между собой.



**Рис. 1**  
**Филогенетическое дерево,**  
**полученное методом байесовского**  
**анализа по последовательностям ITS2**

**Цвет венчика**

- Желтый
- Лиловый или пурпурный
- Белый с более яркой лодочкой
- Бело-розовый
- Белый



**Рис. 2**  
**Дендрограмма,**  
**построенная методом UPGMA**  
**по 23 качественным морфологическим**  
**признакам**

При этом на филогенетическом дереве можно выделить три клады с высокой апостериорной вероятностью. Первая, включает представителей подрода *Cercidothrix* (секции: *Xiphidium* Bunge, *Trachycercis* Bunge, *Helmia* Bunge). Однако следует отметить, что сестринской ко всем членам клады, с невысоким уровнем поддержки состоит из представителей секции *Laguropsis* Bunge. Хотя виды данной секции обладают рядом морфологических свойств, не типичных для остальных членов клады. Вторая, наиболее большая клада, объединяет виды секций *Cenantrum* Koch, *Hemiphragmium* (Koch) Bunge, *Hemiphaca* Gontsch., *Komaroviella* Gontsch., *Nuculiella*, *Orobella* Gontsch. В третью вошли представители секции *Myobroma* (Stev.) Bunge из подрода *Astragalus*.

В дальнейшем планируется проведение молекулярно-филогенетических исследований по подобранным ранее маркерам для эндемичных североазиатских видов рода, которые не указывались в данной работе. Вновь полученные данные будут интегрированы в общие филогенетические деревья с учетом морфологических признаков, что позволит трактовать полученные данные и сопоставить их с уже существующими системами рода *Astragalus*.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проекты № 15-34-20513 мол\_а\_вед (молекулярно-филогенетические данные) и № 16-34-50284 мол\_нр (морфологические данные).

### Литература

Bunge A.A. Generis *Astragali* species gerontogaeae. Pars 1. Claves diagnosticae // Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.). Ser. 7. 1868. T. 11, № 16. 140 p.

Bunge A.A. Generis *Astragali* species gerontogaeae. Pars 2. Specierum enumeratio // Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.). Ser. 7. 1869. T. 15, № 1. 242 p.

Kazemi M., Osaloo S.K., Maassoumi A., Pouyani E. Molecular phylogeny of selected Old World *Astragalus* (Fabaceae): incongruence among chloroplast *trnL-F*, *ndhF* and nuclear ribosomal DNA ITS sequences // Nordic J. Bot. 2009. Vol. 27. P. 425–436.

Langran X., Podlech D. The genus *Astragalus* L. // Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y. (eds.). Flora of China. Vol. 10 (Fabaceae). Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2010. 680 p.

Linnaeus C. Species plantarum. Ed. 1. Holmiae, 1753. 1200 p.

Liston A. Variation in the chloroplast genes *rpoC1* and *rpoC2* of the genus *Astragalus* (Fabaceae): evidence from restriction site mapping of a PCR-amplified fragment // Amer. J. Bot. 1992. Vol. 79. P. 953–961.

Osaloo S.K., Maassoumi A., Murakami N. Molecular systematics of the genus *Astragalus* L. (Fabaceae): Phylogenetic analyses of nuclear ribosomal DNA internal

transcribed spacers and chloroplast gene *ndhF* sequences // *Plant Syst. Evol.* 2003. Vol. 242. P. 1–32.

*Osaloo S.K., Maassoumi A., Murakami N.* Molecular systematics of the Old World *Astragalus* (Fabaceae) as inferred from nrDNA ITS sequence data // *Brittonia*. 2005. Vol. 57. P. 69–83.

*Podlech D.* Neue Aspekte zur Evolution und Gliederung der Gattung *Astragalus* L. // *Mitt. Staatssamml. Munchen*. 1982. 18, 359–378.

*Podlech D., Zarre S.* Taxonomic Revision of the Genus *Astragalus* L. (Leguminosae) in the Old World, vol. II. Vienna, Austria: Naturhistorischen Museum Wien. 2013. 2439 p.

*Riahi M., Zarre S., Maassoumi A., Osaloo S., Wojciechowski M.* Towards a phylogeny for *Astragalus* section *Caprini* (Fabaceae) and its allies based on nuclear and plastid DNA sequences // *Plant Syst. Evol.* 2011. Vol. 293. P. 119–133.

*Zhang M., Kang Y., Zhou L., Podlech D.* Phylogenetic origin of *Phyllobium* with a further implication for diversification of *Astragalus* in China // *J. Int. Plant Biol.* 2009. Vol. 51. 889–899.

**Phylogeny of the genus *Thismia* (Thismiaceae, Dioscoreales)  
with emphasis on Southeast Asian species and evolution  
of its main morphological traits**

E.A. Shepeleva<sup>1</sup>, S. Chantanaorrapint<sup>2</sup>, M. Hroneš<sup>3</sup>, S.S. Mar<sup>4</sup>,  
M.D. Logacheva<sup>1</sup>, M.S. Nuraliev<sup>1,5</sup>

<sup>1</sup> *M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow,  
katya15255@gmail.com*

<sup>2</sup> *Prince of Songkla University, Hat Yai, Thailand*

<sup>3</sup> *Palacký University, Olomouc, Czech Republic*

<sup>4</sup> *Ying Wa College, Hong Kong*

<sup>5</sup> *Joint Russian-Vietnamese Tropical Scientific and Technological Center,  
Hanoi, Vietnam*

**Филогения рода *Thismia* (Thismiaceae, Dioscoreales)  
с акцентом на виды Юго-Восточной Азии и эволюция  
его важнейших морфологических признаков**

Е.А. Шепелева, С. Чантанаоррапент, М. Хронеш, Ш.Ш. Мар,  
М.Д. Логачева, М.С. Нуралиев

*Thismia* Griff. is the largest genus of the family Thismiaceae. It comprises more than 60 species. Members of the genus *Thismia* occur mainly in tropical regions, but a few species are also found in subtropical and even temperate zones. Representatives of this genus are mycoheterotrophic herbs, typically growing among leaf litter, with very peculiar and intricate morphology. They are small plants possessing tuberous, vermiform or coralloid underground parts, highly reduced leaves, and actinomorphic (or rarely zygomorphic) flowers. The flower is characterized by a pronounced hypanthium and a perianth of six free tepals in two whorls of three. The inner tepals are sometimes connected at the apex forming a mitre. There are six stamens which are often connate with each other by their lateral margins, forming a ring that is suspended from a prominent annulus. The stamens often bear various appendages and/or hairs at free apical margins. Gynoecium is topped by a style divided apically into three stigmas. Ovary is inferior, unilocular, and fruit is cup-shaped.

Very little is known about phylogenetic affinities within the genus *Thismia*. The morphological and molecular data available to date are scarce and controversial. Therefore, thorough examination is necessary in order to ascertain relationships between its species.

Relationships of the genus *Thismia* were investigated using integrated analysis of molecular and morphological data. Morphological characters

were chosen on the basis of literature. For molecular phylogenetic analysis, two regions, the first encoded in the mitochondrial genome (*atp1* gene) and the second in the nuclear genome (consisting of two ribosomal RNA genes, 18S and 5,8S, and the internal transcribed spacers, ITS1 and ITS2), were selected. High interspecific divergence in sequences of internal transcribed spacers was found, which makes it impossible to use them for phylogenetic inference at the level of the whole genus. Nevertheless, ITS sequences are shown to be significant in resolving the phylogenetic relationships within groups of closely related species of *Thismia*.

Analysis of molecular data sets enabled to determine phylogenetic relationships within the genus. In particular, *T. panamensis* (Standl.) Jonker from Panama (Central America) occupies sister position in relation to the other investigated species. Then, a well-supported clade of four closely related species was revealed, two being the Vietnamese *T. mucronata* Nuraliev and *T. puberula* Nuraliev and two others – Thai *T. nigricans* Chantanaorr. et Sridith and *T. mirabilis* K. Larsen. Additionally, *T. annamensis* K. Larsen et Aver. from Vietnam, *T. filiformis* Chantanaorr. and *T. alba* Holttum ex Jonker from Thailand, *T. aseroe* Becc. and *T. inconspicua* ined. from Borneo also form a monophyletic group.

Furthermore, the obtained phylogenetic reconstruction allowed inferring the evolutionary pathways of a number of morphological characters: floral symmetry, the presence of a mitre, leaves, appendages of tepals, a wing-like appendage of a connective, the number of appendages and some others. It was demonstrated that evolution of some characters (including the presence of transverse bars inside the hypanthium and the number of stamen appendages) is homoplastic. Thus, our results indicate that combination of most of the morphological characters widely employed in taxonomy of the genus *Thismia* and the obtained phylogenetic reconstruction has the value in elucidating a more complete picture of the phylogenetic relationships within the Old World representatives of this genus.

The work of MSN on morphology of *Thismia* is supported by the Russian Science Foundation (project 14-14-00250); molecular investigations are supported by project 14-50-00029 of Russian Science Foundation.



**Еще раз о восточноевропейских роголистниках  
(*Ceratophyllum* L., *Ceratophyllaceae*)**

А.В. Щербakov, Н.В. Любезнова

Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова,  
shch\_a\_w@mail.ru

**Once again on East European species  
of *Ceratophyllum* L. (*Ceratophyllaceae*)**

A.V. Shcherbakov, N.V. Lyubeznova

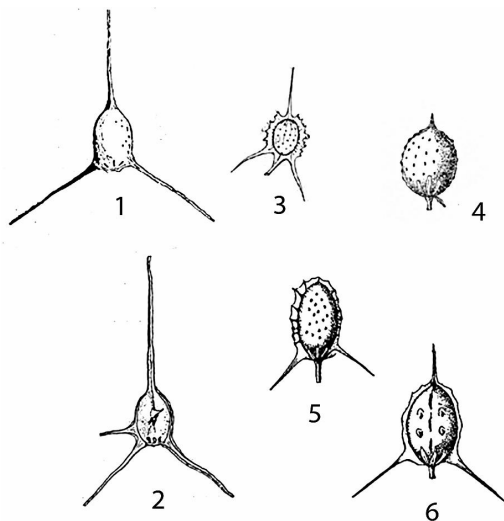
Хотя в Европе встречается лишь несколько видов рода *Ceratophyllum* L., их систематика весьма запутана. К. Линней для этой территории указал всего два вида *C. demersum* L. (Linnaeus, 1753) и *C. submersum* L. (Linnaeus, 1763). Впоследствии, А. Chamisso (1829) описал еще 2 вида, которые, согласно позднейшим литературным данным, встречаются и в Восточной Европе (*C. muricatum* Cham. и *C. platyacanthum* Cham.), а в начале XX в. А.А. Сапегин (1902) добавил к ним еще один – *C. tanaiticum* Sapjg.

Во флоре СССР этот род обрабатывала О.И. Кузенева (1937), и для Восточной Европы она привела 5 видов *C. demersum*, *C. submersum*, *C. tanaiticum*, а также описанные ею *C. komarovii* Kuzen. и *C. kossinskyi* Kuzen. Эта обработка была раскритикована Н.Н. Каденом (1953б), который показал неправомочность включения *C. platyacanthum* в состав *C. submersum* и несостоятельность описания *C. komarovii* в качестве самостоятельного вида. Он предложил считать достоверно произрастающими в европейской части СССР 4 вида (*C. demersum*, *C. submersum*, *C. platyacanthum* и *C. tanaiticum*) и пока не рассматривать видовую самостоятельность *C. kossinskyi* из-за практически полного отсутствия гербарного материала по этому таксону.

Во флоре Восточной Европы Н.Н. Цвелёв (2001) указал эти же 5 видов: *C. demersum*, *C. kossinskyi*, *C. platyacanthum*, *C. submersum* и *C. tanaiticum*, причем для *C. kossinskyi* к этому времени, помимо типового экземпляра, стал известен еще один сбор Г.Е. Сафонова. Со сходных позиций ситуация была оценена в статье Д. Лес (Les, 1989), с той только разницей, что *C. kossinskyi* автором был указан в качестве подвида *C. muricatum*.

С другой стороны, в статье М. Wilmot-Dea (1985) обнаруживается возврат к позиции К. Линнея: в работе оставлено лишь 2 вышеупомянутых вида-«линнеона» – *C. demersum* и *C. submersum*. Этому примеру во «Flora Europaea» последовал монограф рода D.A. Webb (1993), который также оставил 2 вида роголистников, включив *C. platyacanthum* в *C. demersum*, а *C. kossinskyi* и *C. tanaiticum* – в *C. submersum*.

По вегетативным признакам все вышеприведенные роголистники делятся на две группы: с листьями, которые ветвятся 1–2 раза (*C. demersum* и *C. platyacanthum*), и с листьями, которые ветвятся 3–5 раз (*C. kossinskyi*, *C. submersum* и *C. tanaiticum*). Однако этот признак не является абсолютным: среди видов первой группы, хотя и редко, можно встретить растения с трижды-перисторассеченными листьями, а среди видов второй группы – с дважды-перисторассеченными. Цветки всех роголистников весьма сходны, а потому систематика рода в основном построена на основании деталей строения плодов. Растения *C. demersum* и *C. platyacanthum* имеют плоды с длинными, иногда многочисленными шипами (рис. 1: 1, 2). У *C. submersum* есть только верхний короткий шипик (рис. 1: 4), *C. kossinskyi* и *C. tanaiticum* имеют кожистую непрозрачную кайму различной ширины (рис. 1: 5, 6), причем у *C. tanaiticum* нет верхнего шипа (рис. 1: 5). Однако в определении по плодам имеются свои трудности: растения, относящиеся к видам из первой группы, в умеренных областях Европы образуют плоды крайне редко. Именно по этим причинам большие надежды в прояснении вопроса внутриродовой систематики роголистников возлагались на использование молекулярно-генетических методов.



**Рис. 1. Плоды восточноевропейских роголистников:**

- 1 – *Ceratophyllum demersum* L. (Каден, 1953а),
- 2 – *C. platyacanthum* Cham. (Каден, 1953а),
- 3 – *C. muricatum* Cham. (Chamisso, 1829),
- 4 – *C. submersum* L. (Кузенева, 1937),
- 5 – *C. tanaiticum* Sapjg. (Кузенева, 1937),
- 6 – *C. kossinskyi* Kuzen. (Кузенева, 1937).

Подобная работа недавно была выполнена А. Местерхази с соавторами (Mesterházy et al., 2015). На основании анализа молекулярно-генетической информации по маркерам ITS и *matK* ее авторы сделали вывод о существовании в Евразии лишь 3 видов: *C. demersum*, *C. submersum* и *C. tanaiticum*. При этом, следуя М. Вильмот-Деару и Д.А. Веббу, *C. platyacanthum* был включен в *C. demersum*, а *C. kossinskyi* (в данной работе рассматриваемый как *C. muricatum* subsp. *kossinskyi*) – в *C. submersum*.

Мы полностью согласны с первым таксономическим выводом. Плоды этих видов различаются числом и длиной дополнительных шипов (рис. 1: 1, 2). Н.Н. Каден (1953а) приводит несколько подвидов, выделенных из *C. demersum* на основании длины нижних шипов, и *C. platyacanthum* с разным числом дополнительных шипов. Наблюдения Г.Ю. Клиновой и Ю.А. Будник (2000) на Нижней Волге, где роголистники образуют плоды более регулярно, показали, что в крупных зарослях этих растений всегда можно найти всю гамму переходов от плодов одного вида к плодам другого. А плоды, характерные для *C. platyacanthum*, являются лишь одним из крайних случаев такого варьирования. Косвенно факт необходимости отнесения *C. platyacanthum* к *C. demersum* подтверждается и тем, что роголистник плоскошиповатый имеет в Европе обширный ареал, однако все его находки в отдельных регионах являются единичными, а занимаемые местообитания далеко не уникальны.

В отношении правомерности включения *C. kossinskyi* в *C. submersum* у нас возникают большие сомнения, так как плоды у этих видов различаются слишком сильно (рис. 1: 4, 6). Изучив обширный материал по роду *Ceratophyllum* в IBIW, LE, МНА, MW, MWG, NNSU, VOR, VU и ряде других гербариев страны, мы нигде не видели у *C. submersum* плодов, хоть в чем-то уклоняющихся к *C. kossinskyi*. Вероятно, А. Mesterhazy с соавторами для молекулярно-генетического анализа вместо *C. kossinskyi* по ошибке был взят побег *C. submersum*, тем более, что, по нашим наблюдениям, роголистники в зоне совместного произрастания нередко образуют смешанные заросли разных видов. Вероятно, было бы целесообразно повторить это исследование, используя ДНК из растений, имеющих плоды, а, если это невозможно, – из гербарных образцов типичных растений *C. kossinskyi*.

И в заключение, о таксономическом статусе *C. kossinskyi*. Из работы Н.Н. Кадена (1953б) следует, что О.И. Кузенева, вероятно, не была знакома с работой А. Шамиссо. В частности, это обсуждается при определении правомочности включения ею *C. platyacanthum* в *C. submersum*. Вероятно, то же самое имело место и при описании *C. kossinskyi*.

Морфологическое описание плода *C. kossinskyi* в обработке О.И. Кузенева (1937) практически идентично таковому в работе А. Шамиссо (Chamisso, 1829), вышедшей веком ранее (рис. 1: 3, 6). Таким образом, *C. kossinskyi* следует рассматривать в качестве внутривидового таксона *C. muricatum* – вероятнее всего, подвидового ранга: *C. muricatum* Cham. subsp. *kossinskyi* (Kuzen.) Les.

Работа выполнена в рамках госзадания МГУ имени М.В. Ломоносова (темы № АААА-А16-116021660045-2 и АААА-А16-116021660105-3).

### Литература

Каден Н.Н. Плоды и семена среднерусских роголистниковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953а. Т. 58, вып. 3. С. 82–85.

Каден Н.Н. Роголистники Европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953б. Т. 58, вып. 3. С. 86–89.

Клиноква Г.Ю., Будник Ю.А. Новые данные о систематике роголистников (*Ceratophyllum* L.) Европейской России // V Всерос. конф. по водным растениям «Гидробиотаника 2000»: тез. докл. Борок, 2000. С. 155–156.

Кузенева О.И. Род 506. Роголистник – *Ceratophyllum* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7 / Под ред. Б.К. Шишкина. С. 15–20.

Сапегин А.А. К систематике рода *Ceratophyllum* // Тр. О-ва испытателей природы Харьков. ун-та. Харьков, 1902. Т. 37. С. 313–318.

Цвелёв Н.Н. Род 1. Роголистник – *Ceratophyllum* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. Покрытосеменные, двудольные / Под ред. Н.Н. Цвелёва. С. 31–33.

Chamisso A. Aquaticae quaedam diversae affinitates // Linnaea. 1829. Vol. 4. P. 497–505.

Les D.H. The evolution of achene morphology in *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae). IV. Summary of proposed relationships and evolutionary trends // Syst. Bot. Vol. 14, № 2. P. 254–262.

Linnaeus C. Species Plantarum: in 2 T. Holmiae: Impr. Laurentii Salvii, 1753. 1200 p.

Linnaeus C. Species Plantarum: in 2 T. Ed. 2. Holmiae: Impr. Laurentii Salvii, 1763. 1684 p.

Mesterházy A., Csiky J., Stranzinger Sz., Szalontai B., Efremov A.N., Kipriyanova L.M., Laktionov A. Phylogenetic analysis of Eurasian *Ceratophyllum* L. taxa // Proc. of Int. Conf. “Problems of taxonomy and geography of aquatic plants”, Borok, Russia, 21–24 Oct. 2015. Yaroslavl, 2015. P. 93.

Webb D.A. 60. Ceratophyllaceae // Flora Europaea. 2<sup>nd</sup> Ed. Cambridge (UK), 1993. Vol. 1: Psilotaceae to Platanaceae / Eds. T.G. Tutin et al. P. 248.

Wilmot-Dear M. *Ceratophyllum* revised – a study in fruit and leaf variation // Kew Bull. 1985. Vol. 40, № 2. P. 243–271.

**Morpho-anatomical notes on *Thonningia sanguinea*  
(Langsdorffiae, Balanophoraceae)**

R.K. Eberwein

*Regional Museum of Carinthia, Carinthian Botanic Center,  
Klagenfurt, Austria*

*roland.eberwein@landesmuseum.ktn.gv.at*

**Морфолого-анатомические заметки  
о *Thonningia sanguinea* (Langsdorffiae, Balanophoraceae)**

Р.К. Эбервайн

Balanophoraceae are a pantropical family of fleshy, holoparasitic plants parasitizing on roots of diverse hosts. At the point of contact with the host root, subspherical or irregularly lobed, subterranean tubers emerge. In some taxa, slender, stolon-like runners are formed. Leaves are missing or reduced to scales and all inflorescences develop endogeneously. Flowers are unisexual and they very often show extreme reductions. All taxa lack chlorophyll and they do not have stomata (Kuijt, Dong, 1990; Hansen, 2015). Nevertheless, H.G.K. Nyawuame and L.S. Gill (1991) reported stomata-like structures in *Thonningia sanguinea* and interpreted them as vestigial stomata.

*Thonningia* is a monotypic genus occurring mainly in tropical regions of western Africa. Together with *Langsdorffia* (four species of them can be found in northern South-America, Madagascar and South-East Asia), they comprise the tribe Langsdorffiae. Stolon-like runners and capitulum-like inflorescences are most characteristic of them.

Hairs are rarely found in vegetative parts of Balanophoraceae. B. Hansen (2015) reports a dense cover of unicellular hairs on the tubers of *Langsdorffia*, whereas in *Thonningia*, hairs are 2–3-celled (Harms, 1935). Recent observations of *T. sanguinea* show mostly 2-celled hairs, some of them occurring in the empty axils of scale leaves below the inflorescence. Their function remains unclear.

Cross-sections of the tubers show concentric and collateral bundles, storage parenchyma, conspicuous grit cells and a dermal tissue consisting of cells with a very thick outer cell wall. Some cells just below the dermal tissue have prominent, cone-shaped cell wall structures jutting into the lumen. They resemble cell wall structures of the dermal tissue of the tubers of *Balanophora* pointing to their close relationship. Way of formation and functional connections are unknown.

New collections of *T. sanguinea* from Guinea allowed reexamining stomata-like structures. Unfortunately, H.G.K. Nyawuame and L.S. Gill

(1991) observed only the cuticula and they give no additional data. Sections show only small slits between some epidermal cells. If these slits are artifacts caused by preparation or formations of the epidermis, will be subject of further investigations. Until now, no functioning parts of a stomatal apparatus have been found.

Extreme reduction of vegetative and generative parts, enigmatic structures, unknown functioning as well as the occurrence as pest in cocoa, cola and rubber plantations (Nyawuame, Gill, 1991) make *T. sanguinea* attractive for further studies.

### References

*Hansen B.* Balanophorales // Kubitzky K. (ed.). The families and genera of vascular plants. Vol. 12. Flowering plants. Eudicots. Santalales, Balanophorales. Cham (Switzerland): Springer, 2015. P. 191–208.

*Harms H.* Trib. VI. 2. Balanophoroideae-Langsdorffieae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien [2<sup>nd</sup> ed.]. Band 16 b. Angiospermae: Reihen Santalales, Aristolochiales, Balanophorales. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1935. S. 335–339.

*Kuijt J., Dong W.-X.* Surface features of the leaves of Balanophoraceae – A family without stomata? // Plant Syst. Evol. 1990. Vol. 170. P. 29–35.

*Kuijt J., Dong W.-X.* The systematic significance of surface features of the *Balanophora* tuber (Balanophoraceae) // Plant Syst. Evol. 1991. Vol. 171. P. 129–134.

*Nyawuame H.G.K., Gill L.S.* Cuticular studies of *Thonningia sanguinea* and *Loranthus incanus* // Fifth International Symposium on Parasitic Weeds, Nairobi, Kenya; June 24<sup>th</sup>–30<sup>th</sup>. 1991. P. 6–9.

**Взаимосвязь роли опылителей, гибридизации  
и таксономического разнообразия  
азиатских представителей рода *Aquilegia* (Ranunculaceae)**

А.С. Эрст<sup>1,2</sup>, Ю.Н. Данилов<sup>3</sup>, Т.В. Эрст<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

<sup>2</sup>Национальный исследовательский Томский  
государственный университет

<sup>3</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН

<sup>4</sup>Федеральный исследовательский центр  
Институт цитологии и генетики СО РАН

**Correlations between roles of pollinators, hybridization  
and taxonomic diversity of Asian members  
of the genus *Aquilegia* (Ranunculaceae)**

A.S. Erst, Yu.N. Danilov, T.V. Erst

Род *Aquilegia* L. (Ranunculaceae Juss.) включает 50–70 видов, широко распространенных в Северном полушарии, включая Северную Америку и Евразию (Nold, 2003). Известно, что в интродукции представители этого таксона гибридизируют в различных сочетаниях, а в естественных условиях произрастания гибриды встречаются редко (Grant, 1994). Все представители этого рода имеют специализированные актиноморфные цветки, что помогает привлекать насекомых. Некоторые виды выделяют в окружающую среду аттрактанты, что также способствует привлечению опылителей. Различия в структуре цветка у разных представителей рода водосбор могут функционировать в качестве механизма этологической изоляции для симпатрических видов (Grant, 1952, 1992; Fulton, Hodges 1999; Hodges et al., 2004). Роль цветковой изоляции в разнообразии видов рассматривалась во многих работах, в том числе посвященных некоторым представителям рода *Aquilegia* из Северной Америки, Европы и Китая (Grant, 1994, 1952; Hodges et al., 2004; Tang et al., 2007). Остается неясным, поддержано ли разнообразие видов в роде из Северной Азии также цветковой изоляцией. Мы исследовали фенологию, особенности строения цветка и опылителей у трех видов *Aquilegia* (*A. glandulosa*, *A. sibirica* и *A. viridiflora*) в республике Тува, Россия с 2008 по 2016 гг. Длинношпорцевый степной *A. viridiflora* цветет раньше, чем другие два вида с короткими (*A. glandulosa*) и более длинными, вздутыми (*A. sibirica*) шпорцами, фенологические спектры двух последних видов перекрываются. Главные опылители *A. glandulosa* и *A. sibirica* – шмели рода *Bombus*, в то время как *A. viridiflora* опыляют пчелы рода *Anthophora*.

Поэтому наши наблюдения подтверждают, что механическая изоляция через различных опылителей могла привести к репродуктивной изоляции между степными и высокогорными комплексами видов из Северной Азии в исторической перспективе. Играет ли цветочная изоляция главную роль в репродуктивной изоляции между *A. glandulosa* и *A. sibirica*, однако, еще неизвестно. Дальнейшие исследования должны определить роль географической и экологической изоляции, а также возможности самоопыления в группах этих таксонов, потому что они занимают различные экологические ниши и плотность особей в природных популяциях также различна.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 14-04-01415а.

### Литература

Nold R. Columbines: *Aquilegia*, *Paraquilegia* and *Semiaquilegia*. Portland: Timber Press, 2003. 192 p.

Grant V. Isolation and hybridization between *Aquilegia formosa* and *A. pubescens* // *Aliso*. 1952. Vol. 2. P. 341–360.

Grant V. Floral isolation between ornithophilous and sphingophilous species of *Ipomopsis* and *Aquilegia* // *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)*. 1992. Vol. 89. P. 11828–11831.

Grant V. Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms // *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)*. 1994. Vol. 91. P. 3–10.

Fulton M., Hodges S. Floral isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens* // *Proc. Roy. Soc. London. Ser. B*. 1999. Vol. 266. P. 2247–2252.

Hodges S.A., Fulton M., Yang J.Y., Whittall J.B. Verne Grant and evolutionary studies of *Aquilegia* // *New Phytol.* 2004. Vol. 161. P. 113–120.

Tang L.L., Yu Q., Sun J.F., Huang S.Q. Floral traits and isolation of three sympatric *Aquilegia* species in the Qinling Mountains, China // *Pl. Syst. Evol.* 2007. Vol. 267. P. 121–128.



**Принципы кладистики Хеннига применительно  
к *Atraphaxis* и *Polygonum* (Polygoneae, Polygonaceae)**

О.В. Юрцева

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Москва

[olgayurtseva@yandex.ru](mailto:olgayurtseva@yandex.ru)

**Hennig's principles of cladistics as applied  
to *Atraphaxis* and *Polygonum* (Polygoneae, Polygonaceae)**

O.V. Yurtseva

Согласно принципам кладистики В. Хеннига (Hennig, 1966; Павлинов, 2005), парафилия таксона в филогенетических реконструкциях – основание для переработки системы группы. В качестве таксонов могут быть приняты только монофилетические группы, выделение которых проводится на основании синапоморфий.

При применении этих принципов Хеннига к конкретным таксонам, возникают вопросы, которые требуют практического решения. Например, если монофилетическая группа включает несколько монофилетических групп, каждая из которых обладает своими синапоморфиями, это дает основания для выделения таксонов в пределах общей группы, однако ранг их представляет особую проблему. Это могут быть новые таксоны того же ранга, что и общая группа, или же таксоны низшего ранга. Иногда морфологически уклоняющийся монотипный таксон занимает сестринское положение по отношению к более численной монофилетической группе, формируя общую монофилетическую группу. Стоит ли признавать их как самостоятельные таксоны равного ранга, или нужно включить монотипную группу в состав второй? Бывают случаи, когда часть членов монофилетической группы обладают синапоморфией, но не образуют монофилетическую группу по молекулярным данным, поэтому не могут быть выделены в таксон. Наконец, параллельное возникновение сходных апоморфий у части членов сестринских монофилетических групп также не служит основанием для их объединения в общий таксон.

Для решения подобных вопросов в конкретных таксонах требуется тщательный анализ морфологических признаков и выявление синапоморфий у представителей монофилетических групп. Продемонстрируем поиски решений на примере таксонов *Polygonum* L. и *Atraphaxis* L. из трибы Polygoneae. Еще недавно филогенетические отношения этих родов строились исключительно на морфологических данных и были не вполне ясны. Центры разнообразия обеих групп находятся в Средней и Центральной Азии, где оба таксона представлены деревянистыми формами, но в роде *Polygonum* широко представлены травянистые формы.

Важное диагностическое отличие родов *Polygonum* и *Atraphaxis* – особенности их околоцветника. У *Polygonum* околоцветник колокольчатый или бокальчатый, с пятью равными долями. У большинства видов *Atraphaxis* околоцветник более специализирован, с нитевидной трубкой, удлиняющей цветоножку, и дифференциацией листочков внешнего и внутреннего круга по размеру.

Недавние молекулярно-филогенетические реконструкции трибы Polygoneae (Tavakkoli et al., 2015; Yurtseva et al., 2016) прояснили филогенетические связи этих родов. Была выявлена парафилия рода *Polygonum*, большая часть видов которого сформировала кладу, сестринскую к *Polygonella*. Несколько видов *Polygonum* из Средней Азии порознь вошли в кладу *Atraphaxis* s. str. и были перенесены в этот род как *A. ariana* (Grigorj.) T.M. Schust. et Reveal, *A. atraphaxiformis* (Botsch.) T.M. Schust. et Reveal, *A. toktogulica* (Lazkov) T.M. Schust. et Reveal (Юрцева и др., 2010; Schuster et al., 2011).

Еще несколько видов из Ирана (*Polygonum aridum* Boiss. et Hausskn., *P. dumosum* Boiss., *P. spinosum* H. Gross., *P. khajeh-jamali* Khosravi et Poormahdi и *P. salicornioides* Jaub. et Spach) в молекулярно-филогенетических реконструкциях сформировали кладу, сестринскую к *Atraphaxis*, и были включены Tavakkoli et al. (2015) в *Atraphaxis* в качестве секции *A. sect. Polygonoides* S. Tavakkoli, Kaz. Osaloo et Mozaff.

*Polygonum ovczinnikovii* из Памира и близкий вид из Тянь-Шаня сформировали кладу, сестринскую к кладе (*A. sect. Polygonoides* + *Atraphaxis*) в реконструкциях, основанных на пластидных маркерах. В реконструкциях, основанных на ITS, эти таксоны занимают близкое положение, но демонстрируют парафилию (Yurtseva et al., 2016).

Ранее в анализе, не включавшем иранские виды, таксон из Тянь-Шаня занимал сестринское положение к роду *Atraphaxis* s. str. и был включен в него как *A. ovczinnikovii* (Czukav.) Yurtseva (Yurtseva et al., 2012a,b). При включении в анализ группы иранских видов из рода *Polygonum*, род *Atraphaxis* стал полифилетичен, что послужило основанием для укрупнения рода *Atraphaxis* L. emend. Tavakkoli и включения *A. ovczinnikovii* в него в ранге секции *A. sect. Ovczinnikovia* O.V. Yurtseva ex S. Tavakkoli (Tavakkoli et al., 2015). Впоследствии вскрылись новые морфологические особенности таксонов из Памира и Тянь-Шаня, и оба были отнесены к особому роду *Bactria* O.V. Yurtseva et E.V. Mavrodiev под названиями *B. ovczinnikovii* (Czukav.) O.V. Yurtseva et E.V. Mavrodiev и *B. lazkovii* O.V. Yurtseva et E.V. Mavrodiev (Yurtseva et al., 2016).

Перечисленные выше таксоны в молекулярно-филогенетических реконструкциях образуют единую монофилетическую группу, но их положение предполагает разные таксономические решения: 1) призна-

ние 3–4 отдельных родов; 2) объединение в один род сестринских групп *Polygonoides* и *Atraphaxis* s. str.; 3) объединение всех таксонов в единый род *Atraphaxis* s. l., что было сделано Tavakkoli et al. (2015), однако правомерность их объединения в единый род была поставлена под сомнение ввиду отсутствия явных морфологических синапоморфий.

Кладистический анализ 27 морфологических признаков и поиск синапоморфий в монофилетических группах позволили внести коррективы в это решение. В полученных кладограммах позиции *B. ovczinnikovii* и *B. lazkovii*, *Polygonoides* и *Atraphaxis* совпадают с таковыми в реконструкциях, основанных на молекулярных данных, и особенно на ITS. Исключение составляют виды *Polygonum*, попавшие в кладу *Atraphaxis* s. str. Они сформировали в пределах *Atraphaxis* кладу, сестринскую по отношению остальным членам рода, но отсутствующую в молекулярных реконструкциях. Рассмотрим признаки каждой группы.

*Bactria ovczinnikovii* из Памира и *B. lazkovii* из Тянь-Шаня занимают проксимальное положение в общей кладе, не формируя монофилетической группы. Они демонстрируют сходство в строении побеговых систем, раструбов, соцветий, тирсов, имеют колокольчатый околоцветник с 5 равными долями, но с разной степенью расчленения (8/10 и 4/5). Похожий околоцветник в трибе *Polygoneae* имеют роды *Knorrhingia*, *Muehlenbeckia*, *Duma*, *Polygonum*, что говорит о плезиоморфном состоянии признака, а также все виды клады *A. sect. Polygonoides* и часть видов *Atraphaxis* s. str. Сетчато-ямчатая поверхность спородермы, найденная у *Bactria ovczinnikovii*, имеется у *Knorrhingia*, *Muehlenbeckia* из *Polygoneae*, у *Calligonum*, *Oxygonum*, *Fagopyrum*, *Pteropyrum*, *Parapteropyrum* из других триб *Polygonaceae*, что говорит об плезиоморфном состоянии признака. *Bactria lazkovii* первой отходит в общей кладе *Atraphaxis* s. lat. и отличается от следующей за ней *B. ovczinnikovii* строением листьев, тычиночных нитей, особенностями строения околоцветника, плода, поверхность ее пыльцы варьирует от сетчато-ямчатой до ямчато-перфорированной, что говорит в пользу более высокого ранга таксонов.

Группа *Polygonoides* из Ирана, сестринская к *Atraphaxis* s. str., габитуально своеобразна и отличается от *Atraphaxis* строением побегов, раструбов, листьев. Хотя морфология их цветка, сходная с таковой у *Bactria* и четырех видов из клады *Atraphaxis* s. str., плезиоморфна, их околоцветник опушен более тонкими волосками, чем у некоторых *Atraphaxis*, что может быть параллелизмом. У большинства видов *Polygonoides* поверхность спородермы сетчато-ямчатая, как у *Bactria ovczinnikovii*, что говорит о плезиоморфном состоянии признака. Только *P. dumosum* имеет струйчатую поверхность пыльцы, характерную

для большинства видов *Atraphaxis*. Такая поверхность, присутствующая у части *A. sect. Polygonoides* и большинства *Atraphaxis s. str.*, возникла параллельно в сестринских кладах *A. sect. Polygonoides* и *Atraphaxis s. str.* и не является общей синапоморфией – основанием для их объединения в один род.

Виды *Atraphaxis s. str.* образуют кладу как по результатам молекулярно-филогенетических реконструкций, так и по результатам морфологического кладизма. Им присущи общие габитус, особенности побеговой системы, строение тирсов, раструбов и листьев, и такие синапоморфии, как петаллоидный околоцветник и струйчато-перфорированная поверхность пыльцы. Большинство видов имеет компактные тирсы, длинную нитевидную трубку околоцветника, дифференциацию листочков околоцветника по размеру, струйчатую поверхность пыльцы с узкими отчетливыми струями, т. е. комплекс синапоморфий, возникший в пределах *Atraphaxis s. str.* в связи с особым модусом опыления.

В кладистическом анализе, построенном на морфологии, *A. ariana*, *A. atraphaxiformis*, *A. toktogulica* из Средней Азии и *A. tortuosa* Losinsk. из Монголии сформировали кладу в пределах *Atraphaxis s. str.* на основании сходства в строении терминальных тирсов, листьев, раструбов и околоцветника. Однако они не группируются по молекулярным данным, что не позволяет выделять их как таксон. Их колокольчатый околоцветник с 5 равными долями сходен с таковым у *Bactria* и *A. sect. Polygonoides*, и эта симплезиоморфия не может служить основанием для выделения их в особый таксон. Несмотря на струйчатую поверхность их пыльцы, характерную для *Atraphaxis*, струи сглажены и широко расставлены, а у *A. toktogulica* поверхность пыльцы переходная от сетчато-перфорированной к струйчато-перфорированной, то есть признак находится в состоянии, близком к исходному в группе в целом.

Итак, в пределах общей монофилетической группы *Atraphaxis s. lat.* виды *Bactria* имеют плезиоморфное состояние ряда признаков (сетчато-ямчатая поверхность пыльцы, колокольчатый околоцветник, папиллы по краям долей околоцветника), но не имеют синапоморфий с дистальными таксонами. Их проксимальная позиция в молекулярных филогениях и парафилия в ядерных реконструкциях, некоторые различия в расчленении околоцветника, поверхности пыльцы позволяют предполагать родовую самостоятельность. Клада *Polygonoides* имеет отдельные синапоморфии (габитус, строение побеговых систем, тирсов, раструбов, листьев, околоцветника, узкие волоски, покрывающие околоцветник), которые позволяют выделить эту группу как самостоятельный род. Виды клады *Atraphaxis s. str.* имеют такие синапоморфии, как габитус, строение листьев, раструбов, петаллоидный около-

цветник, струйчатая поверхность пыльцы, что также позволяет выделить их в отдельный род.

Напротив, группа в целом, и две дистальные сестринские клады, несмотря на монофилию, не имеют синапоморфий. Мы имеем симплезиоморфии у проксимальных таксонов и отдельных членов дистальных групп в виде терминальных тирсов, кустарничковой ЖФ, колокольчатого околоцветника с равными долями, сетчато-ямчатой поверхности пыльцевых зерен. Таким образом, группа таксонов в целом не может быть рассмотрена как единый род, но представлена самостоятельными родами, каждый из которых обладает собственным набором синапоморфий, что лишний раз иллюстрирует применимость принципов Хеннига при выделении таксонов.

Автор благодарит Е.В. Мавродиева за постоянную поддержку и помощь. Настоящая работа была выполнена в рамках госзадания МГУ имени М.В. Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

### Литература

Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М.: Т-во науч. изданий КМК, 2005. 391 с.

Юрцева О.В., Троцкий А.В., Боброва В.К., Войлокова В.Н. К ревизии системы рода *Polygonum* L. s. str. (Polygonaceae): молекулярные и морфологические данные // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 2. С. 226–247

Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana: Illinois Univ. Press. 1966. 263 p.

Tavakkoli S., Kazempour Osaloo S.H., Mozaffarian V., Maassoumi A. Molecular phylogeny of *Atraphaxis* and the woody *Polygonum* species (Polygonaceae): taxonomic implications based on molecular and morphological evidence // Plant Syst. Evol. 2015. Vol. 301, N 4. P. 1157–1170.

Yurtseva O.V., Kuznetsova O.I., Severova E.E., Troitsky A.V. Taxonomy and morphology of *Atraphaxis* (Polygoneae, Polygonaceae) // Caryophyllales: New Insights into the Phylogeny, Systematics and Morphological Evolution of the Order. Proceedings of the Symposium held on 24–27 September 2012 at Moscow. Tula: MV Lomonosov State University, Grif & Co, 2012a. P. 114–118.

Yurtseva O.V., Levina M.S., Severova E.E., Troitsky A.V. Morphology and taxonomy of *Polygonum cognatum* Meisn., *P. alpestre* C.A. Mey. and allied taxa from Central Asia and the Caucasus (Polygonaceae) // Wulfenia. 2012b. Vol. 19. P. 141–180.

Yurtseva O.V., Severova E.E., Bovina I.Yu. Pollen morphology and taxonomy of *Atraphaxis* (Polygoneae, Polygonaceae) // Plant Syst. Evol. 2014. Vol. 300, N 4. P. 749–766.

Yurtseva O.V., Kuznetsova O.I., Mavrodieva M.E., Mavrodiyev E.V. What is *Atraphaxis* L. (Polygonaceae, Polygoneae): cryptic taxa and resolved taxonomic complexity instead of the formal lumping and the lack of morphological synapomorphies // PeerJ. 2016. Vol. 4. e1977.

**Genus *Persepolium* nom. provis. (Polygonaceae, Polygoneae):  
evidence from the results of the standard Maximum  
Parsimony analysis and the Three-taxon statement analysis  
of the comprehensive morphological dataset**

O.V. Yurtseva<sup>1</sup>, E.V. Mavrodiev<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *M.V. Lomonosov Moscow State University,  
Moscow, Russia  
olgayurtseva@yandex.ru*

<sup>2</sup> *Florida Museum of Natural History, University of Florida,  
Gainesville, Florida, USA  
evgeny@ufl.edu*

**Род *Persepolium* nom. provis. (Polygonaceae, Polygoneae):  
данные стандартного анализа по методу максимальной  
экономии и трехтаксонного анализа полной  
морфологической матрицы**

О.В. Юрцева, Е.В. Мавродиев

Recent molecular phylogenetic analyses of Tavakkoli et al. (2015) discovered the sister position of *Polygonum* sect. *Spinescentia* Boiss. (Boissier, 1879) (= *Atraphaxis* sect. *Polygonoides* S. Tavakkoli, Kaz. Osaloo et Mozaff.) to *Atraphaxis* L., as well as the sisterhood of the clade (*Polygonum* sect. *Spinescentia* plus *Atraphaxis*) and *A. ovczinnikovii* (Czukav.) Yurtseva. As a result, Tavakkoli et al. (2015) included all of the listed taxa to the monophyletic *Atraphaxis*, treating this genus in a wide circumscription, perhaps wider than ever before. Due to the loss of morphological identity of such circumscribed *Atraphaxis* this conclusion of Tavakkoli et al. (2015) has been highly challenging (Yurtseva et al., 2016).

The geographically remarkable *Polygonum* sect. *Spinescentia* is the subject of our recent considerations. It comprises several narrow endemics of West and South Iran: *Polygonum aridum* Boiss. et Hausskn., *P. dumosum* Boiss., *P. khajeh-jamali* Khosravi et Poormahdi, *P. salicornioides* Jaub. et Spach, and *P. spinosum* H.Gross (Jaubert et Spach, 1844–46; Boissier, 1846; Boissier, 1879; Gross, 1913; Khosravi et Poormahdi, 2008; Tavakkoli et al., 2015)<sup>1</sup>. They are all erect dwarf caespitose undershrubs, or shrubs with intensively branched, shortly puberulent shoots, linear-elliptical or linear-

---

<sup>1</sup> Tavakkoli et al. (2015) and Yurtseva et al. (2016) reported the conflicting phylogenetic placement of *Polygonum botuliforme*, extremely rare and poorly known member of *Polygonum* sect. *Spinescentia*. As already mentioned, this issue requires better reappraisals (Yurtseva et al., 2016), and at the moment *P. botuliforme* is excluded from the future considerations.

lanceolate leaf blades, short bifid truncate tubular ochreas, terminal thyrses of several fascicules of 1–2 (3) flowers, and campanulate perianths with five equal-sized segments.

Our own results of Maximum Likelihood (ML) and Bayesian analyses (BI) based on ITS nrDNA (ITS hereinafter) regions and combined plastid regions (*trnL* intron, *trnL-F* IGS, and *rpl32-trnL*<sup>(UAG)</sup> IGS) of *Atraphaxis* and related taxa (Yurtseva et al., 2016) confirmed *Polygonum* sect. *Spinescentia* as a strongly supported sister of *Atraphaxis* s. str. (Tavakkoli et al., 2015). However we found that the previously proposed circumscription of the last section with *Atraphaxis* (Tavakkoli et al., 2015) is fairly questionable from a morphological standpoint.

Due to the vague and extremely complicated morphology, morphological cladistic treatment of *Atraphaxis* and closely related taxonomic entities had never been performed. Therefore such treatment is the primary goal of our study.

Here, the standard Maximum Parsimony (MP) analysis and the Three-taxon statement analysis (3TA) were applied to the comprehensive morphological dataset of the widely circumscribed genus *Atraphaxis* (incl. *A.* section *Ovczinnikovia* Yurtseva ex S. Tavakkoli and *Polygonum* sect. *Spinescentia* Boissier). In total, 27 characters including the life history, habit, morphology of the shoots, leaf blades, ochreas, perianth, achene, ultrasculpture of perianth and achene surfaces, as well as the pollen morphology were described in much details (Yurtseva et al., in prep.).

All 27 characters have been treated as ordered (additive), conceptualized with a certain number of states, and arranged to the transformation series *a priori* to analyses.

Three-taxon permutations of the morphological data matrix were performed using TAXODIUM ver. 1.2 (Mavrodiev and Madorsky, 2012). Assuming the simplest hierarchy of the character-states, TAXODIUM represents ordered multistate characters as uniformly weighted three-taxon statement (3TS) equivalents, exactly as described in Nelson and Platnick (1991), but optionally saving only unique 3TSs that were derived from the conventional character as new pseudo-characters in the resulted 3TS matrix (reviewed in Mavrodiev and Madorsky, 2012; see also Williams and Ebach, 2008).

Wagner Parsimony as in PAUP\* 4.0a150 (Swofford, 2002) was conducted using TAXODIUM's output NEXUS files with a heuristic search of 1000 random addition replicates (saving no more than 100 trees per replicate), and the TBR branch swapping/MulTrees option into effect. The implied weights (Goloboff, 1993) as implemented in PAUP\* (Swofford, 2002) were also included in all search procedures with the value

of the *k*-function (Goloboff, 1993) assigned as three. Branches with a minimum length of zero were collapsed. Conventional parsimony analysis is established using the same search options. The bootstrap resampling of both conventional and 3TS matrices have been performed as described in Mavrodiev and Madorsky (2012).

The obtained patterns of the relationships (Fig. 1) appeared to be well congruent to the topologies, which resulted from previous molecular treatments of the same taxonomical complex (Tavakkoli et al., 2015; Yurtseva et al., 2016). Both conventional Parsimony and 3TA have confirmed that monophyletic *Polygonum* sect. *Spinescentia* is a well-supported sister of the narrowly defined *Atraphaxis* (Fig. 1). This is a key result of the study.

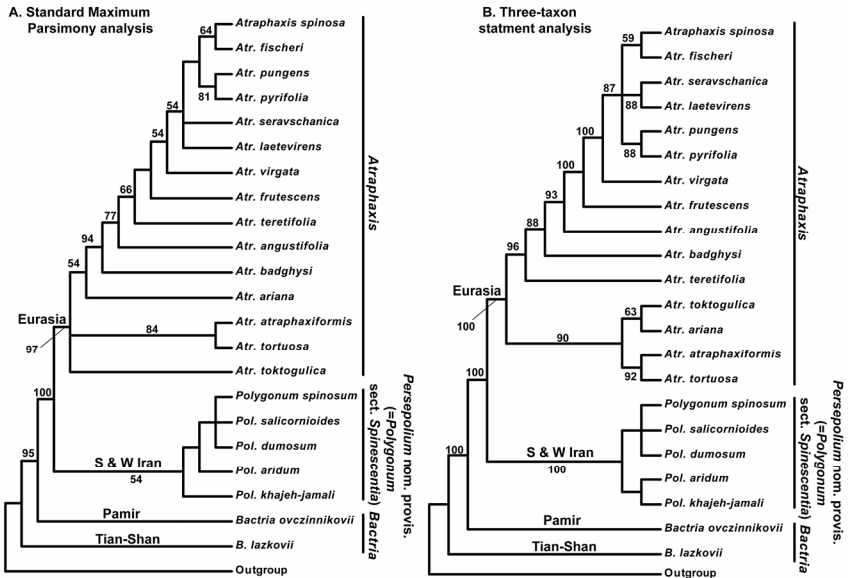
On a hunch *Polygonum* sect. *Spinescentia* differs from *Atraphaxis* by its densely caespitose habit, terete wiry shoots, sessile linear-lanceolate leaf blades, truncate-tubular ochreas, leafy consistence of the perianth velutino-puberulent outside by linear papillae, as well as by the linear stigmas and geography. Thus, the genus *Persepolum* Yurtseva et Mavrodiev (= *Polygonum* sect. *Spinescentia* Boiss.), in the circumscription of five species, is proposed here as new for science.

In an agreement with the results of the previous analyses of ITS sequence data (Yurtseva et al., 2016), we also found that the genus *Bactria*, which has been recently described in circumscription of two species (*Bactria lazkovii* and *B. ovczinnikovii* (Czukav.) Yurtseva et Mavrodiev), is paraphyletic (Fig. 1). Thus, according to the results of recent ML and BI analyses of the DNA sequences (Yurtseva et al., 2016) as well as our recent results (Fig. 1), *Bactria ovczinnikovii* (Czukav.) Yurtseva et Mavrodiev and *Bactria lazkovii* Yurtseva et Mavrodiev can also be formally described as two distinct genera.

Finally, our recent topologies (Fig. 1) have demonstrated that the 3TA may outperform the standard Parsimony in cases of the complexes with vague and complicated morphology. In general, the morphological 3TA established slightly better congruence with the intuitive vision of the whole complex, if compared with the results of MP analyses of the additive morphological data, as well as the results of ML and BI treatments of the molecular datasets (Yurtseva et al., 2016). For example, the morphological 3TA placed all species of *Atraphaxis* with equal-sized perianth segments (*A. ariana*, *A. toktogulica*, *A. atraphaxiformis*, and *A. tortuosa*) in a well-supported clade (Fig. 1) with discussable rank and status.

We are also arguing that the idea of the “fourth parallelism” (Williams and Ebach, 2004, 2008) is *in principle* sufficient for the improvement of the taxonomic work using modern cladistic methodology (Fig. 1B).





**Fig. 1**

**A.** Strict consensus of two most parsimonious phylogenetic trees (Goloboff fit = -20.16840 (the tree length = 108 steps); CI = 0.5000; RI = 0.8286), recovered from a MP analysis of the conventional morphological matrix of *Atraphaxis* s. l. All 27 characters are parsimony informative.

**B.** Strict consensus of two nested most parsimonious hierarchies of patterns (Goloboff fit = -17426.40000 (the tree length = 21456 steps); CI = 0.8435; RI = 0.8145), recovered from a MP analysis of the three-taxon statement representation of the conventional morphological matrix of *Atraphaxis* s. l. (A.). The number of three-taxon statements (characters) is equal to 18098, all are parsimony informative. The bootstrap values are indicated near branches.

The morphological study was carried out in accordance to Government order for the Lomonosov Moscow State University (project No. AAAA-A16-116021660045-2).

## References

- Boissier E.* Diagnoses Plantarum Orientalium Novarum. Ser. 1. Lipsiae: B. Hermann, 1846. 130 p.
- Boissier E.* Flora Orientalis. Vol. 4. Genevae et Basileae: H. Georg Bibliopolam, 1879. 1276 p.
- Goloboff P.A.* Estimating character weights during tree-search // *Cladistics*. 1993. Vol.9, N 1. P. 83–91.
- Gross H.* Beitrage zur kenntnis der polygonaceen // *Bot. Jb.* 1913. Bd. 49, H. 2. S. 243–348.
- Jaubert H.F.C., Spach E.* *Atraphaxis* L. // *Illustrationes Plantarum Orientalium*. Vol. 2. Paris: Roret, 1844–1846. Tabs. 110 – 115.

*Khosravi A.R., Poormahdi S. Polygonum khajeh-jamali (Polygonaceae), a new species from Iran // Ann. Bot. Fenn. 2008. Vol. 45, N 6. P. 477–480.*

*Mavrodiev E.V., Madorsky A. TAXODIUM Version 1.0: a simple way to generate uniform and fractionally weighted three-item matrices from various kinds of biological data. PLoS One 2012, 7(11): e48813.*

*Mozaffarian V. New species and new plant records from Iran // Iranian J. Bot. 1988. Vol. 4, N 1. P. 61–70.*

*Nelson G., Platnick N.I. Three-taxon statements – a more precise use of Parsimony? // Cladistics. 1991. Vol. 7. P. 351–366.*

*Swofford D.L. PAUP\*. Phylogenetic analysis using Parsimony (\*and other methods). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2002.*

*Tavakkoli S., Kazempour Osaloo S., Mozaffarian V., Maassoumi A.A. Molecular phylogeny of *Atraphaxis* and the woody *Polygonum* species (Polygonaceae): taxonomic implications based on molecular and morphological evidence // Plant Syst. Evol. 2015. Vol. 301, N 4. P. 1157–1170.*

*Williams D.M., Ebach M.C. The reform of palaeontology and the rise of biogeography – 25 years after 'ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law' (Nelson, 1978) // J. Biogeogr. 2004. Vol. 31, N 5. P. 685–712.*

*Williams D.M., Ebach M.C. Foundations of systematics and biogeography. New York, United States: Springer, 2008. 310 p.*

*Yurtseva O.V., Kuznetsova O.I., Mavrodieva M.E., Mavrodiev E.V. What is *Atraphaxis* L. (Polygonaceae, Polygoneae): cryptic taxa and resolved taxonomic complexity instead of the formal lumping and the lack of morphological synapomorphies // PeerJ. 2016. Vol. 4. e1977.*

**Методология систематики растений  
в историческом аспекте  
(по книге А.А. Уранова 1979, 2016 гг., 126 с.)**

Н.И. Шорина, Е.И. Курченко

*Московский педагогический государственный университет,  
Москва*

*ninshor@mail.ru, kurchenko@inbox.ru*

**Methodology of plant systematics in a historical aspect  
(after the book by A.A. Uranov 1979, 2016, 126 p.)**

N.I. Shorina, E.I. Kurchenko

Книга А.А. Уранова (1901–1971) содержит конспект его лекций, прочитанных в 1968–1971 гг. для слушателей ФПК (факультет повышения квалификации преподавателей педвузов МПГИ им. В.И. Ленина). Первое издание книги было малотиражным, и оно осталось мало известным ботаникам. В наши дни, когда происходит смена парадигм в систематике растений и борьба классических методов построения систем с новыми, основанными на анализе ДНК молекулярно-филогенетическими (точнее кладистическими), актуальность книги А.А. Уранова не утрачена, а, напротив, возросла.

В этом своем последнем лекционном курсе А.А. поставил целью проследить в хронологическом порядке развитие систематики растений в зависимости от философских взглядов, принятых в ту или иную историческую эпоху. Будучи талантливым лектором и незаурядным эрудитом, А.А. справился с этой задачей. В своем лекционном курсе он отразил законы развития и взаимосвязь наук, составляющих ботанику *s. l.*, т.е. включающую грибы, водоросли, лишайники и прокариоты. А.А. пишет «...старое, т.е. фундаментальные основы и понятия», определяет новое и стимулирует его появление. Актуальность книги подтверждает и выпуск ее в 2016 г. репринтом на школе-семинаре, посвященном 150-летию со дня рождения А.А. Уранова (Пенза, 10–14 мая 2016 г.).

В Предисловии к книге ее редактор проф. А.Г. Еленевский подчеркивает, что примерно 60% ее объема занимает анализ долининеевского периода развития систематики, мало известного современным ботаникам. Такое распределение материала А.Г. Еленевский считал правильным, поскольку узловые понятия систематики (вид, род, семейство) были разработаны еще до Линнея.

Во **Введении**, озаглавленном «**Объекты и основные направления современной ботаники**», обсуждены актуальные и пока еще не

решенные проблемы этой науки. Объектом ботаники А.А. считал растительную форму жизни, свойственную, кроме растений, также грибам и некоторым протистам. Обсуждены феномены риккетсий, спирохет и миксомицетов, а также проблемы фильтрующихся вирусов. Все перечисленное не укладывается в двухчленную схему царств природы Растения-Животные. В настоящее время объект изучения ботаники оказался далеко не простым и самоочевидным. Понятие «растение», как пишет А.А., уточняется двумя методами: 1) выделением структурных и биологических особенностей растительных организмов; 2) доказательством единства происхождения всех растений. Оба пути не исключают друг друга, но химическое разнообразие и молекулярная структура клеточных оболочек в разных группах наводят на мысль о происхождении растений не от одного общего корня, а разными путями. Такое понимание перекликается с теорией индивидуальности хромосом Теодора Бовера (1862–1915) и идеей возникновения клеточного ядра у эукариот путем симбиогенеза (Зеров, 1972 стр. 21–23), который происходил неоднократно и не противоречит учению Ч. Дарвина. В настоящее время эукариотические клетки растений s. l. рассматриваются как системы, возникшие в результате нескольких этапов симбиогенеза (ДНК присутствует у них в ядре, митохондриях и пластидах). Рассмотрены варианты выделения царств и подцарств органического мира по А.Л. Тахтаджану (1973). А.А. не считает необходимым классифицировать организмы на строго филогенетической основе и придерживается более широкого понимания слова «растения», включая в него и грибы, которые происходят от бесцветного эукариотического предка, давшего две взаимодополняющие по способу питания ветви – автотрофную и гетеротрофную. Заканчивается Введение в книгу классификацией ботанических дисциплин по С. Чулоку (1910) и обсуждением вопроса о правомочности параллелизмов в изучении объектов разных уровней организации. А.А. подчеркивает, что современная систематика использует данные экологии и географии растений, палеоботаники, учение об эволюции и изменчивости растений (генетики).

Основная часть книги А.А. называется «Развитие методологической основы современной систематики» и включает 9 разделов, отражающих важнейшие этапы развития этой науки.

**Раздел 1. Зарождение систематики** очень короткий. В нем А.А. объясняет, что если за начало систематики признать умение узнавать растение, то эта наука возникла еще в доисторический период в мире животных, как проявление инстинкта узнавания. Эту мысль А.А. иллюстрирует примерами насекомых-опылителей, млекопитающих (белок, хомяков, сеноставок), а также птиц (кедровка). Высочайшую спе-

циализацию этого инстинкта демонстрируют муравьи рода *Acta*, выращивающие в своих муравейниках мицелий гименомицета из рода *Rozites*. Муравьи питаются особыми круглыми тельцами, образующимися на мицелии этого гриба.

Сознательный подход к названиям растений А.А. связывает с появлением земледелия, которое возникло V–VI тысячелетий до н.э. С этого времени начали накапливаться знания о растениях, но ботаника, как наука, еще не существовала. Она возникла лишь с появления письменности и обобщающих трудов.

**Раздел 2. Теофраст.** Основателем ботаники как науки принято считать греческого ученого Теофраста 371–286 до н.э. Он был учеником Платона, другом и последователем великого мыслителя и философа Аристотеля, создавшего школу философов-перипатетиков. Сохранились до наших дней два крупных сочинения Теофраста «Причины растений» (6 книг) и «Исследования растений» (9 книг). В первой описаны способы размножения растений, их рост и изменения в культуре под влиянием внешних условий, во второй показано, чем растения отличаются друг от друга. Согласно Теофрасту изучать растения с одной стороны легче, чем животных, с другой – труднее. Теофраст пишет «Растение – нечто многообразное, сложное и трудно поддающееся определениям». Основные части растений – корень, стебель, разветвленные ветви, но эти части присутствуют не у всех растений (их нет у грибов и трюфелей). Есть и другие более мелкие части (листья, цветки, ножки и плоды), но они недолговечны и быстро опадают. Есть и части, которыми обладают лишь некоторые растения (галлы у дуба, усики у винограда). Различать растения надо по многим признакам, совокупность которых создает представление об их облике. Надо учитывать также, что растения могут различаться в зависимости от условий их произрастания. Например, водные растения имеют разный облик в водах рек, озер, болот и морей. Теофраст выделял 4 вида растений: деревья, кустарники, полукустарники и травы и дал им определение. Понятие вид у Теофраста соответствует современному понятию жизненная форма, а сам он считал его за таксономическую единицу.

**Раздел 3. От Теофраста до Возрождения.** После кончины Теофраста ботанические знания в Греции не получили дальнейшего развития. Центр ботанической науки перемещается в Рим. Здесь складываются свои философские учения, и по-своему развивается естествознание. Появляются труды по истории и экономике сельского хозяйства. Наиболее крупным ученым в I веке н.э. был Плиний Старший (23–78 гг. н.э.). Он занимал ряд крупных административных постов,

был начальником флота и трагически погиб при извержении Везувия. Плиний Старший – автор 37-томной «Естественной истории», 16 томов которой посвящены растениям. Это была грандиозная литературная сводка, к сожалению, недостаточно критическая. Главное внимание в ней обращено на сельское хозяйство и вопросы практики. В сводке описано 1000 растений и сделана попытка их классификации с учетом, главным образом, полезных свойств. Интересно, что внутри категорий, близких к современным видам, Плиний выделял более мелкие подразделения (например, яровые и озимые пшеницы, сорта злаков, например, полбу). В Древнем Риме наука была подчинена утилитарному принципу, и классификация растений не продвинулась вперед. Широкий теоретический подход Теофраста был раскритикован и отвергнут. Например, Варон – основатель первой в Риме библиотеки, писал о Теофрасте как об отвлеченном теоретике.

Период до XII века н.э. называют Средневековьем, господствуют богословские науки, и естествознание вперед не продвигается. Однако в Позднем Средневековье выделяется личность Альберта Великого (1193–1298) епископа-доминиканца, которого считают самым выдающимся ботаником в период между Теофрастом и Чезальпино (Чезальпином). Наиболее ценно его сочинение “De vegetabilis” VII книг (переведено на русский язык в 1936 г), где он пишет о растениях, как о существах одушевленных, но душа у них примитивная, т.к. не обладает ни чувствами, ни желаниями. Существование пола у растений сомнительно. Они имеют нечто подобное венам, однако, это только аналогичное функциональное сходство. А.А. оценил эти высказывания Альберта Великого как зарождение мыслей об аналогиях и гомологиях, и они были провозвестниками приближающейся эпохи Возрождения.

**Раздел 4. Канун Возрождения.** В Италии он наступил в конце XIII века, а в остальных европейских странах в конце XV – начале XVI веков. Эта эпоха создала новую систему взглядов, пересматривающих традиции и догмы средневековья. Возникает необходимость изучать растения, обитающие вокруг и независимо от описания их в трудах древних авторов. Быстро растет фонд сведений о растениях. Этому способствует изобретение способа их консервации путем высушивания, т.е. гербаризации (XV век итальянец Лука Гини, 1500–1556 гг.). Появляются аптекарские огороды и ботанические сады (1333 г. – Венеция, 1526 г. – Падуя, 1544 г. – Пиза). Возникает искусство гравировки и книгопечатания, создаются сборники (Herbaria – травники), составителями которых часто бывали врачи, занимавшиеся траволечением.

**Раздел 5. Отцы ботаники и Чезальпино.** Составителей травников XVI–XVII веков называют отцами ботаники. Они искали растения,

описывали и изображали их в травниках, но размещали их там без особого порядка, чаще всего в алфавитной последовательности, иногда выделяя отдельные группы (Брунфельс, Лобелий), делали это наощупь по произвольно выбранным признакам.

Травники были, как правило, объемными тяжеловесными книгами. Один из ранних травников, составленный О. Брунфельсом (1479–1531), изданный в 1530–1536 годах под названием «Живые изображения растений», представляет ботанический атлас с латинскими и греческими названиями растений и перечислением их медицинских свойств. Первую попытку разработки ботанической терминологии предпринял Л. Фукс (1501–1556). Его травник включал 400 видов растений и словарь терминов, в котором, однако, отсутствовали общеизвестные слова – корень, цветок, тычинка и т.д. Поэтому не всегда можно было понять, о чем пишет автор. Отцы ботаники обращали больше внимания на вегетативные органы, считали их главными у растений. Первым оценил важность изучения цветков и плодов Конрад Геснер (1753–59), который едва ли не первый обратился к таксономическим категориям «род» и «вид» и осознал значение генеративных органов для установления родства. В XVI веке были опубликованы крупные труды многих отцов ботаники – голландцев Додонеуса (1512–1585), Клузиуса (1525–1416), Лобелиуса (1538–1616), немца Брунфельса и др. Память об отцах ботаники увековечена в названиях родов растений: фуксия, клузия, лобелия, брунфельсия и др.

Накопление сведений о растениях опережало их упорядочивание, и возник вопрос – как охватить разнообразие растений? XVII век протекает под знаменем решения этого вопроса. Решения искали двумя путями: 1) создавали теоретическое обоснование методов классификации (дедукция), 2) группировали растения по их сходству и различиям (индукция). Оба пути получили развитие – первым шел Чезальпино (Чезальпин лат.), вторым – Каспар Баугин (1560–1624). Идея о таксономической категории «род» носилась в воздухе. Ботаники уже ввели двусложные названия растений – родовое и определяющий видовой эпитет. Однако категория «род» ещё не имела дефиниции, а была лишь символом сближения, сущность её оставалась неясной.

Андреа Чезальпино (1619–1603) ученик Л. Гини, профессор Пизанского университета, сочетал качества естествоиспытателя и натурфилософа. В своем основном труде «De plantis. Libri XVI» (16 томов) он использует как теоретические подходы, так и результаты собственных экспериментов. Опираясь на Аристотеля, в своих классификациях растений он отталкивался от принципа разбиения множеств (от общего к частному), но предварительно экспериментально изучал само рас-

тение – его строение и жизненные отправления. Например, движение жидкостей в растениях (млечного сока у фикусов и молочаев) проследил экспериментально, а для объяснения полученных результатов построил три гипотезы о причинах движения влаги: 1) притяжение подобное магнитному; 2) наличие в теле растения пустот; 3) втягивание жидкости подобно фитилю. Прделав опыт с лоскутом, один конец которого был погружен в сосуд с водой, а другой висел в воздухе, Чезальпино принял третью гипотезу.

Он был сыном своего века и стал знатоком подлинного Аристотеля, изучив его в переводе не с арабского, а с греческого языка. По богатству знаний и широте мыслей Чезальпино заслужил у современников прозвище «Аристотель XVI века». Принимая философские представления Аристотеля, он искал душу в живых растениях и нашел её в том месте, где корень соединяется со стеблем (т.е. в гипокотиле), в его мягких тканях (т.е. в паренхиме сердцевины). Находит «сердце» Чезальпино также в пазухах листьев, там, где боковой стебель соединяется с материнским, и тоже расположена мягкая ткань. Главная цель жизни растений по Чезальпино – это формирование плодов и семян, и это отражено в их разнообразии и «во всё возрастающей и достойной удивления их красоте по мере их развития». В трудах Чезальпино можно усмотреть начало сравнительной морфологии растений. Он был противником схоластики, признавал бесконечность творческого процесса в природе, а центром и источником жизни считал Солнце.

Чезальпино построил оригинальную классификацию растений. Её первый шаг – деление растений на древесные и травянистые, последующие шаги учитывают признаки положения «сердец», строение и число семян и плодов, как самых важных органов растений – цель их жизни. Хотя классификация опиралась на «правильные» рассуждения её автора, получилась она искусственной и мало понятной, современники и последующие поколения ботаников её не признали. А.А. Уранов считал главными её недостатками – неразработанную ещё систему таксонов разного ранга и отсутствие общего обзора. Кроме того надо учесть, что Чезальпино опирался на небольшое число признаков и неправильно понимал ряд ботанических терминов (например, называл цветком то, что не имеет отношения к плоду, т.е. околоцветник и андроцей, перикарпием – сочные съедобные части плодов и пульпозные покровы семян и т.д.). В системе Чезальпино есть и удачно выделенные группы – Однодольные, Сложноцветные, Зонтичные, Бобовые.

**Раздел 6. От Чезальпино до Линнея.** Каспар Баугин (1560–1624) в своем труде объединил 6000 названий растений, выяснил их синонимиику и четко разделил на роды и виды, продолжив традиции Гесне-



ра. Он проделал громадный труд, распределив все изученные им растения на «естественные группы» по объему примерно равные современным семействам. Естественные группы воспринимались интуитивно, подобно понятиям «звери», «птицы», «грибы» и др. Они не были кем-то открыты. Заслуга Баугина в том, что он сумел выделить естественные группы мелкого масштаба. Их существование угадывал Лобелий, использовавший, правда, для их выделения признаки только одного органа – листа.

Продолжателем Чезальпино стал английский ботаник Джон Рэй (1623–1705). Он опирался на труды немецкого ботаника Юнга (1587–1657), которые критически переработал и создал собственную оригинальную систему растений. В основе этой системы – морфология зародышей, число их семядолей – одна, две или они отсутствуют (орхидеи). Другими словами, Рэй разделил растения на двудольные и однодольные. Он сделал большой шаг в сторону естественных систем, построенных на основе родственных отношений и совокупности многих признаков, и выделил крупные группы родства. Любопытно, что деление растений на деревья и травы Рэй проводит по признаку «наличие или отсутствие почек». А.А. полагает, что Рэй имеет в виду не отсутствие почек, а отсутствие у них чешуй, т.е. открытые почки, весьма обычные для трав в мягком климате Англии. Большую ценность представляют разработки Рэем таксономической категории «вид». Он пишет: «Вид – это мелкие совокупности организмов морфологически тождественных, совместно живущих и дающих потомство». Понятие «вид» Рэй сближал с понятием «порода», принятым в зоологии. Рэй знал о наличии пола у растений, что совпадало с мнением Н. Грю (1628–1711), навеянным опытами зрителя Оксфордского ботанического сада Джека Бобарта (1599–1689). Он проводил опыты с *Lychnis dioica*, у этого двудомного растения плоды завязывают только экземпляры с пестичными цветками и только при условии, что рядом растут экземпляры с тычиночными цветками. Наблюдения Бобарта проведены на 15–20 лет раньше известных опытов Камерария с шелковицей. В понятие «вид» Рэй ввел критерий «воспроизводство», и это понятие из логического превратилось в естественно-научное. По Рэю «вид – это конкретное единство множества особей, сходных морфологически и физиологически, живущих совместно неограниченно долгое время». Иными словами, вид сочетает в себе противоречивые свойства – дискретность и слитность.

#### **Раздел 7. К. Линней и значение его трудов для систематики.**

Дж. Рэй умер в 1705 г., а в 1707 г. родился Карл Линней, ставший приемником его учения. Линнея считают крупнейшим систематиком со-

временности. Он жил в эпоху великих географических открытий, когда в Европу хлынул поток неведомых растений из разных стран мира, и возникла острая необходимость их различать, называть и классифицировать. Линней сумел исчерпать всё доступное ему разнообразие растений – 10000 видов, – и показал, что нет у них другой формы существования кроме видовой. Как и Рэй, Линней придерживался концепции неизменности видов, но от его внимательного взгляда не ускользнули и разновидности, возникающие под воздействием внешних причин (сильных ветров, изменение почвы и климата). Используя современную терминологию, можно думать, что Линней еще в 1735 г. всё-таки допускал изменяемость видов, но только в пределах нормы их реакции на динамику среды, разновидности же представляют сильные отклонения от этой нормы, как бы уродства. Линней демонстрирует подобные изменения на примерах *Achillea alpina* и *A. ptarmica*, *Drosera rotundifolia* и *D. anglica*, *Thalictrum lucidum* и *T. flavum*. К концу жизни Линней допускал большую роль гибридизации в возникновении новых форм. Он писал «...всемогущий Бог при начале растительной жизни создал столько растений, сколько есть естественных отрядов (семейств), затем перемешал их, и получилось столько растений, сколько существует родов, затем природа перемешала все роды, и получилось столько видов, сколько их существует ныне». Иными словами, высказана мысль о последовательном появлении во времени таксонов разного ранга: семейств – родов – видов. Первичный творческий акт ограничен созданием семейств, а процесс видообразования рассмотрен как дело природы. В целом Линней стоял на позиции невозможности нового видообразования и доказывал это простым расчетом: современных растений – 10000 видов (позже 8000), а мир по Библии существует 7356 лет, т.е. видообразование должно идти со скоростью 1 вид в год, что невозможно». Основа ботаники – систематические наименования растений – родовое и видовое. Линней писал «где нет названия, там нет и понимания. Чтобы познать растения, необходимо упорядочить их названия и создать их систему, которая может послужить ботанике ариадниной нитью». (Философия ботаники, параграф 156).

Свою систему Линней построил по признакам цветков, части которых уподоблял половым органам животных. Система была удобной для определения растений, но не все современники её приняли. Так, немецкий профессор Сигизбек, работавший в Российской Академии наук, назвал её неверной и безнравственной. Сигизбек пригласил Линнея на свой доклад, но Линней в Петербург не приехал, а прислал письмо с надписью «*Cuculus ingratus*» (то есть «кукушка неблагодар-

ная»). В письме были семена, из которых выросла сигизбекия, растение, названное так Линнеем в честь Сигизбека, на неблагодарность которого и указывала надпись.

Сам Линней считал созданную им искусственную половую систему (точнее искусную, сделанную мастером, прим. А.А. Уранова), временной паллиативной, не решающей вопрос о разнообразии растений. Перед Линнеем встала задача заменить эту искусственную систему на естественную, созданную самой природой. Однако здесь Линней столкнулся с большими затруднениями, т.к. прежние априорные признаки (плодоношение, устройство цветков, симметрия и т.д.) были непригодны. Линней подошел к пониманию того, что признак вытекает из рода, а не род из признаков. Эту проблему порочного логического круга Линней обсуждал в письмах и беседах со своим учеником Гизеке на примере сопоставления *Echinophora* (Compositae) и *Eryngium* (Umbelliferae). Линней доказывает, что одно дело выделить признаки таксона и совсем другое – дать ему название. Иногда лучше не обсуждать признаки, а положиться на собственную интуицию, инстинкт натуралиста, который был ярко выражен у самого Линнея. Он писал Гизеке «Я не могу дать основания для естественных порядков, но те, кто придут за мной, найдут эти основания и убедятся, что я был прав». Линней задумывался не только о признаках порядков, но о методах их выделения и их взаимоотношениях. Это доказывает составленная Линнеем таблица-карта, которую он назвал генеалогической. Порядки на ней расположены подобно странам на географической карте, и их положение демонстрирует степень их родства прямого (предок – потомок) или косвенного дальнего (племянники и др. дальние родственники). В таблице сближены порядки Graminae, Calamariae, Piperitae, Palmae, Ensetae (Musetae), Orchidae. Они объединены в класс Однодольные.

Основные достижения Линнея.

1. В «Fundamenta botanica» разработана морфологическая терминология (1000 терминов).

2. Заново описал 944 рода, которые выделены по признакам цветка.

3. Отграничены четкими различиями виды растений (особенно индийские). Заполонившие ботанику разновидности отнесены к видам. В первом издании *Species Plantarum* он предполагает, что всех видов не более 10 000, во втором издании приводит 7548 видов.

4. Ввел простые названия – «клички», которые не надо было изменять в случае описания новых видов, т.е. «клички» устойчивы, а полиномиальные названия подвижны.

Академик В.Л. Комаров пишет о Линнее: «...он выполнил поставленную себе задачу реформировать естественные науки, ликвидировать в них хаос и заложить прочные основы целого ряда научных дисциплин... Он служил науке и пока существует последняя, пока не стерта с лица Земли наша цивилизация, имя Линнея будет жить» (Комаров, Изб. соч., 1940 г., с. 425).

#### **Раздел 8. Династия Жюссье и развитие естественной системы.**

Династия Жюссье включает три поколения выходцев из Лиона: Антуан-старший (1686–1758), Бернар (1699–1777), Жозеф (1704–1779) и сын Антуана старшего – Антуан-Лоран (1748–1836). Два старших брата работали во Франции, младший – Жозеф провел несколько лет в Южной Америке, где собрал большую коллекцию растений. Учились братья в Монпелье у профессора Маньоля (1636–1715), который впервые в 1689 г. предложил использовать понятие «семейство». Братья работали во Франции в королевских садах, Антуан-старший был директором Парижского сада, Бернар работал в саду Трианон в Версале старшим садовником. В 1758 году Антуана старшего избрали членом Французской Академии наук, и через год он передал свою должность директора сада Бернару. Коллекции растений Бернар в начале своей карьеры высаживал в садах по линейному одномерному (с математической точки зрения) принципу – рядами так, что последние члены первой группы оказывались первыми в следующей группе. Но позже в середине карьеры он изменил способ посадки на плоскостной двумерный – сажал растения группами, которые размещал на газонах и лужайках парков наподобие стран на географической карте. Переход от линейного размещения к плоскостному выявил схожие группы родственных видов и семейств. Свою систему Бернар не опубликовал, ограничившись лишь каталогом растений, Бернар был очень скромным человеком и, будучи наставником своего племянника Антуана-Лорана, учил его – «нужно взвешивать признаки, а не просто их перечислять». Этот афоризм Бернара свидетельствует о его несогласии с входившей тогда в моду концепцией равноправия признаков, которой тогда увлекались французские ботаники, например Мишель Адансон (1727–1806). Принцип равноправия допускал множественность параллельных классификаций, ибо стремился считать признаки, а не взвешивать их.

Антуан-Лоран 22-летним юношей принял от своего дяди Бернара должность директора сада и сохранял ее до 1826 г. Антуан-Лоран – самый известный в ботанике представитель династии. Он автор двух монографий: 1. «Роды растений, расположенные в последовательности естественных порядков и выращенные в этом же порядке в ботаническом саду Парижа в 1774 г.» (1778 г.); 2. «Принципы естественной клас-

сификации растений» (1824). Принципы сведены к выделению групп видов со сходными признаками высокой константности, среди которых выделяют «верные» признаки и их включают в характеристику группы. Испытывают много признаков и эти результаты дают основание для выделения естественных групп. Иными словами, Антуан-Лоран де Жюссье выдвинул принцип объединения признаков, начало которому 100 лет назад положил Маньоль. Антуан-Лоран де Жюссье полагал, что наука не должна подчиняться предвзятой идее, и в природе наблюдается иерархия живых существ от простых к сложным. Родство растений – это объективная реальность, а не только логическое заключение.

**Раздел 9. Естественная система и вид.** XVIII век – время формирования естественных систем. Ученые начинают отход от креационизма, и главным становится вопрос об изменяемости видов во времени. Такие мысли высказывал Эразм Дарвин (1731–1821). Он писал, что виды возникают как результат смешения немногих естественных порядков. Ж.Л. Бюффон (1707–1788) основной единицей систематики считал не вид, а особь. Он писал «вид явление временное, это лишь скопление сходных индивидуумов, живущих совместно ограниченное время и постоянно обновляющихся в процессе размножения. Границы между видами обозначены способностью особей производить плодущее потомство». Хотя Бюффон сохранял веру в неизменность видов, он не мог не заметить фактов их изменяемости. Это доказывает рассуждение Бюффона об ослах и лошадях – «относятся ли эти животные к одному семейству или к разным?». Бюффон считал «все живые существа вышли из рук творца вполне сформированными, такими, какие мы их знаем сейчас». Однако он допускал их изменения под влиянием внешних факторов. Составленная Бюффоном генеалогия собак, учитывающая их географическое распространение, демонстрирует изменение их признаков от таковых у исходной лапландской пастушеской собаки ко всему разнообразию современных пород.

Систематики XVIII века гласно или негласно стремились отыскать планы строения живых существ, в том числе и живых растений. Ярким представителем подобного направления мыслей был швейцарец Огюстен Декандоль (1778–1841), родоначальник знаменитой династии французских ботаников, включающей три поколения: Альфонс Декандоль (1806–1893) – сын Огюстена и Казимир Декандоль (1896–1816) – его внук. Огюстен был современником двух швейцарских ботаников – Теодора Сосюра (1767–1845) и Сенестье (1748–1809), первый установил факт дыхания растений и усвоение ими углерода из углекислого газа, второй – был основателем новой науки – физиологии растений и исследовал влияние света на растения, сконструировал прибор – коло-

кол Сенестье. Огюстен Декандоль, интересовавшийся морфологией и систематикой растений, находился под влиянием этих двух ученых. О. Декандоль был автором ряда монографий, участвовал в составлении Флоры Франции Ламарка и основал «Prodromus (предвестник) естественной системы растений», где должны были быть описаны все известные в то время виды растений. Для «Prodromus» Декандоль обработал 100 семейств (из общего их числа 161) и написал 7 томов из 16 (остальные были написаны разными специалистами). Издавался «Prodromus» 49 лет (с 1824 по 1873 г.). Теоретические подходы к составлению «Prodromus» изложены в 3-х его монографиях, опубликованных в первую четверть XIX века: «Элементарная теория ботаники» издана в 1813 г., затем «Растительная органография» 1827 г., «Растительная физиология» 1832 г. Система Декандоля опубликована в книге 1813 г. Она сохранила принципы, разработанные А.-Л. Жюсье и его терминологию. Сохранены также основные таксономические подразделения. Растения сближены по признакам симметрии (особенно важные для характеристики цветков), уделено внимание дегенерации органов и их метаморфозам (превращение побегов в колючки, чашелистиков в волоски), задержке развития и недоразвития и редукции органов. Декандоль подчеркивает, что искусство классификации заключается в распознании плана растения. Конкретные же признаки, связанные с жизнедеятельностью растений, не имеют решающего значения. Планы строения включают – симметрию, число органов и их изменения (метаморфозы). Восстановлению планов помогают пелории(появление недостающих органов – пятая тычинка у *Linaria*) и сравнения (сравнительные ряды признаков, впервые примененные Ламарком в 1775 г.).

План симметрии не был изобретен Декандром. Он совпадает с идеей типов Ж. Кювье 1812 г. Тожественные (гомологичные) органы определяют по месту их положения среди смежных органов, по особенностям строения и функциям. Первые попытки выделить планы строения сделали еще греческие философы Аристотель, Эмпидокл, Платон. Исторические концепции Декандоля представляются более зрелыми, чем у Жюсье, но они были непоследовательными: догма постоянства видов приходила в противоречие с фактами выпадения, перерождения, срастания органов. Как писал К.А. Тимирязев, Декандоль построил естественную систему, но она еще не была исторична по заложенной в ней идее.

Беспорные заслуги естественных классификаций в том, что они дали материал для будущих генеалогических (т.е. филогенетических) классификаций. Система Декандоля содержит группы, принятые и в современной систематике: сосудистые и бессосудистые растения,

кольце- и рассеянно сосудистые растения, фанеро- и криптогамные растения, спайно- и раздельнолепестные и др.

Система Декандоля была признана не сразу, но уже к 30-м годам XIX века она была широко распространена в европейских странах, и ее стали считать образцом естественной системы и главной целью ботаники. В 1862–1883 гг. в Англии издана система Бентама (1862–1884) и Гукера (1817–1911) в 3 томах. В основном эта система повторила систему Декандоля. В нее включено много новых впервые описанных видов, роды подразделены на подроды и секции, введена новая крупная единица – когорта – промежуточная между классом и семейством. Эта система широко использовалась в странах Британского содружества и в США.

#### **Раздел 10. Развитие систематики в Германии после Декандоля.**

Немецкая ботаническая школа возникла в XIX веке. Ее основатель – поэт, философ и натуралист И.-В. Гёте (1744–1842). Он воспринимал природу как нечто цельное, живое и непрерывно меняющееся и создал учение о метаморфозах растений (1790), под которым он понимал изменение формы органов в онтогенезе растений, например листьев от семядолей и обычных зеленых до маленьких чешуек в соцветиях и лепестков у цветков. Эти свои представления Гёте изобразил в виде рисунка первичного растения *Uhrpflanze*. Это было первое графическое изображение плана строения растений. Гёте справедливо считают основателем теоретической морфологии растений.

Дальнейшее развитие морфологии растений связано с Александром Брауном (1805–1877) профессором нескольких немецких университетов, в последнем из них – Берлинском – Браун работал с 1851 года до конца жизни. Браун, как и Гёте, считал жизнь явлением динамическим, непрерывно меняющимся и обновляющимся. Это по Брауну хорошо доказывает палеонтология – старые виды и роды исчезают, а им на смену приходят новые, молодые.

Вклад Брауна в ботанику велик – он развил теорию филлотаксиса, создал учение о симметрии растений, изучал водоросли, папоротникообразные, цикадовые, явления партеногенеза и полиэмбрионии. А. Браун создал одну из первых естественных систем, включавшую 3 морфологические ступени и 9 классов, в том числе Однодольные и Двудольные. В СССР труды А. Брауна мало знали, но обвиняли его в идеализме, к которому ошибочно относили индуктивные методы его работы.

Особое место в истории немецкой ботаники занимает Вильгельм Гофмейстер (1824–1877). К.А. Тимирязев называл его гениальным са-

моучкой и величайшим ботаником своего времени. По профессии Гофмейстер был лавочником, а ботаникой занимался в свободное от торговли время. Он изучал циклы развития растений, их половые органы и клетки, процессы оплодотворения и развитие зародышей. Сначала (1849 г.) Гофмейстер все это изучил у тайнобрачных растений – хвощей, плаунов и папоротников, которых долгое время считали бесполоыми. Затем (1851 г.) исследовал высшие тайнобрачные (т.е. разноспоровые папоротники) и хвойные, а в 1868 г. опубликовал «Общую морфологию растений», куда вошли не только все уже изученные им группы, но ещё и цветковые. В этой книге Гофмейстер заявил себя эволюционистом. Возник новый подход к сближению групп в классификациях – теперь их сближали не просто по сходству, а по сходству их развития, т.е. типам онтогенеза.

В систематике была пробита брешь между тайно- и явнотайнобрачными и конкретизирована идея Ламарка о естественных системах как набросках путей эволюции, создана база для разработок новых филогенетических классификаций, преобладающих в настоящее время. Одной из первых таких классификаций была система австрийского ботаника А.В. Эйхлера (1839–1887), очень похожая на систему А. Брауна, но слоевищные в ней разделены на водоросли, грибы и лишайники, а мохообразные выделены в особый отдел, и уничтожена группа водных папоротников (вероятно не без влияния работ Гофмейстера). Эйхлер – автор двухтомника «Диаграммы цветков» (1875–1890), представляющего в сущности сравнительную морфологию цветков.

Ученик Эйхлера Адольф Энглер (1844–1930) внес огромный вклад в развитие систематики растений. Совместно со своим сотрудником К. Прантлем Энглер разработал и издал фундаментальную многотомную сводку «Естественные семейства растений» («Die Natürlichen Pflanzenfamilien», 1877–1905 гг. – первое издание, 1924 г. – второе издание). Кроме того он выпустил приложение к ней – серию методологических пособий – «Syllabus der Pflanzenfamilien». Первый «Syllabus» был опубликован в 1892 г., последующие 10 выпусков вышли в свет еще при жизни Энглера, 12-ый (в двух томах) был посмертным – 1951, 1964 гг. 13-ый выпуск опубликован уже в XXI веке: том «Водоросли» (2015).

В первых изданиях «Syllabus» представлены написанные Энглером статьи, которые он назвал «Принципы расположений». В них сформулированы задачи классификации растений; правила установления границ семейств; рассмотрены деления признаков на существенные и несущественные; оценен вес признаков; показаны закономерности расположения групп по уровням их эволюционного развития (ступеням); деление признаков на конституционные и приспособительные;



правила размещения простых и упрощенных форм; способы страховки от аналогий вместо родства. Пункты с 15 по 32 особенно важны и интересны в настоящее время. Они представляют собой так называемые прогрессии, то есть тенденции в эволюции отдельных признаков. Рассмотрены также вопросы о том, какие признаки следует считать примитивными, простыми и упрощенными, а какие – эволюционно продвинутыми, выделены критерии простоты и древности, сложности и эволюционной молодости (современные проблемы гетеробатмии и гетерохронии). Подробно разобран вопрос о выделении таксонов высоких рангов (выше порядков). Все эти методологические подходы актуальны и особенно сейчас. Их необходимо знать и использовать как в монографических обработках отдельных групп, так и при разработках новых классификационных систем.

В последней заключительной главе своей книги А.А. Уранов, обобщая свой педагогический опыт, пишет, что полноценное биологическое образование невозможно без знания ботаники как системы взаимосвязанных наук, и фундаментом ботанических знаний служит полевая практика в природе. Уранов предвидел трудности использования в систематике новых ультраструктурных, биохимических и молекулярных (ДНК) признаков. Он писал: «Они могут перевести ботанику на существенно новые рельсы... но никогда эта наука не откажется от морфологии, экологии и географии, ибо в классификации организмов нельзя отказаться от того, что дает нам зрение. Растения как всё живое неотрывны от условий жизни, и это нагляднее всего проявляется в характере их распространения и их коррелятивных связях со средой».

Мы рады возможности вспомнить о книге А.А. Уранова в рамках Совещания, посвященного памяти В.Н. Тихомирова. Вадим Николаевич был блестящим лектором, и обширная историческая часть его лекций по систематике цветковых растений тесно перекликалась по содержанию с книгой А.А. Уранова. Все ботаники древних и более новых времен, упомянутые в ней, вставали как личности в его лекциях, на которые он неизменно приносил настоящие старинные книги из Библиотеки Д.П. Сырейщикова. Сейчас эти книги мы с легкостью, но без замиранья сердца можем читать в интернете. Вся историческая часть курса слушалась как захватывающее введение к не решенным еще проблемам макросистематики покрытосеменных, так что невозможно было не загореться желанием их решить. В настоящее время, когда в систематике растений происходит смена парадигм и замещение классических методов молекулярно-генетическими в построении систем растений, книга А.А. Уранова приобретает особый интерес.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие .....	3
-------------------	---

### **В.Н. Тихомиров – человек и ученый**

<i>Алексеев Ю.Е.</i> Воспоминания о Вадиме Николаевиче Тихомирове .....	7
<i>Казакова М.В.</i> Счастье быть ученицей В.Н. Тихомирова .....	12
<i>Троицкая Т.А.</i> Воспоминания о Вадиме Николаевиче Тихомирове .....	16
<i>Силаева Т.Б.</i> «...Я счастлив каждый день и час, пока растет трава...» .....	19
<i>Григорьевская А.Я., Субботин А.С.</i> Ботанические прогулки по Центральному Черноземью России .....	21
<i>Игнатьева М.Е.</i> Воспоминания о Вадиме Николаевиче Тихомирове .....	24
<i>Птушенко В.В.</i> Полевая практика с В.Н. Тихомировым .....	26
<i>Мурашев В.В.</i> Воспоминания о Вадиме Николаевиче Тихомирове .....	29
<i>Киселёва К.В.</i> В.Н. Тихомиров – директор Ботанического сада МГУ .....	34
<i>Корнеева Т.М.</i> В.Н. Тихомиров и заповедники .....	37
<i>Авилова К.В.</i> Первый куратор .....	43
Воспоминания коллег и последователей о В.Н. Тихомирове – первом кураторе студенческой Дружины по охране природы .....	53
<i>Кавтарадзе Д.Н.</i> К юбилею нашего Учителя В.Н. Тихомирова: Лаборатория экологии и охраны природы на кафедре высших растений .....	58
<i>Девятов А.Г., Калинин И.М.</i> Некоторые публикации В.Н. Тихомирова как электронные ресурсы .....	68
<i>Калинин И.М.</i> Дополнение к библиографии опубликованных работ В.Н. Тихомирова .....	71

### **Систематика и эволюционная морфология растений: материалы докладов**

<i>Аверьянов Л.В., Майсак Т.В.</i> Новые данные о разнообразии орхидных Вьетнама, 2012–2016 .....	77
<i>Авраменко А.С., Лихачева О.Ю.</i> Морфологическая изменчивость представителей рода <i>Aulacoseira</i> Thwaites (Bacillariophyta) в среднем миоцене–плиоцене Южного Приморья .....	81
<i>Андреева Е.А., Нотов А.А.</i> Морфологические особенности полиморфизма аномальных цветков в комплексе <i>Alchemilla vulgaris</i> (Rosaceae) .....	86

<i>Андреева С.А., Мальцев Е.И., Подунай Ю.А.</i> Новый род диатомовых водорослей из Индонезии .....	89
<i>Ахметьев М.А.</i> Сравнение морфологии листьев розоцветных в современной и ископаемых флорах кайнозоя Евразии .....	90
<i>Бакалин В.А., Вильнет А.А.</i> Видообразование у печеночников (Hepaticae) в зоне контакта циркумбореальной и восточноазиатской флор в притихоокеанской Азии .....	94
<i>Барыкина Р.П., Алёнкин В.Ю.</i> О систематике и возможных путях соматической эволюции бурачниковых (Boraginaceae) по данным морфолого-анатомических исследований .....	99
<i>Башелье Ж.Б., Разик И., Суго Дж.Л. мл.</i> Морфолого-анатомическое строение корня <i>Austrobaileya scandens</i> (Austrobaileuaceae) и его значение для понимания эволюции корней цветковых растений .....	104
<i>Бобров А.А., Мальцева С.Ю., Мовергоз Е.А., Выглеб Г., Залевска-Галош Й.</i> Ревизия жестколистных водяных лютиков из группы <i>Ranunculus circinatus</i> ( <i>Batrachium</i> , Ranunculaceae) .....	106
<i>Болотова Я.В., Кравцова Т.И.</i> Некоторые особенности строения перикарпия у <i>Agrostemma githago</i> L. (Sileneae, Caryophyllaceae) .....	110
<i>Борисюк А.А., Бартиш И.В.</i> Генетическая структура природных популяций <i>Hippophae rhamnoides</i> ssp. <i>mongolica</i> Rousi (Elaeagnaceae) .....	113
<i>Броушкин А.В., Горденко Н.В.</i> Spongiophytales (проблематичные девонские растения с толстой кутикулой): современное состояние проблемы .....	117
<i>Веселова Т.Д., Джалилова Х.Х.</i> Особенности формирования семязачатка у <i>Polycnemum arvense</i> L. (lower core Caryophyllales) .....	119
<i>Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Ткачева Е.В.</i> Строение цветка у растений гибридогенного комплекса <i>Reynoutria</i> Houtt. (Polygonaceae) .....	124
<i>Вислобоков Н.А.</i> Сходства и различия в биологии цветения симпатрических видов <i>Balanophora</i> (Balanophoraceae): <i>B. fungosa</i> и <i>B. harlandii</i> .....	130
<i>Волис С., Жанг Й.-Х., Денг Т.</i> Зарождающееся видообразование у ирисов группы <i>Oncoscyclus</i> (Iridaceae): экологическое расхождение без репродуктивной изоляции? .....	133
<i>Гавриленко Т.А., Чухина И.Г., Антонова О.Ю., Клименко Н.С., Новикова Л.Ю.</i> О происхождении чилийского культурного картофеля ( <i>Solanum</i> sect. <i>Petota</i> Dumort.) .....	136
<i>Гаврилова О.А., Тихонова О.А., Иванова А.Н., Костина О.В.</i> Строение спородермы и систематика рода <i>Ribes</i> L. (Grossulariaceae) .....	141
<i>Глуценко А.М., Кузнецова И.В.</i> Новые и интересные виды рода <i>Luticola</i> D.G. Mann 1990 (Bacillariophyceae) из водоёмов Юго-Восточной Азии .....	146

<i>Гончаров А.А., Шохрина В.В.</i> Ближайшие родственники наземных растений ( <i>Zygnematomphyceae</i> , <i>Streptophyta</i> ): современное состояние филогенетики и систематики .....	149
<i>Гончаров М.Ю., Повыдыши М.Н., Яковлев Г.П.</i> Таксономическая ревизия и филогения трибы <i>Varhiaeae</i> ( <i>Fabaceae</i> ) .....	153
<i>Горюнова С.В., Семихов В.Ф., Трифонова А.А., Гнутиков А.А., Родионов А.В.</i> Сальтационные изменения последовательностей гена 18S рРНК и межгенного района <i>rrn18-rrn5</i> митохондриального генома злаков .....	158
<i>Дегтярева Г.В., Ефимов С.В., Варлыгина Т.И., Вальехо-Роман К.М.</i> Сравнительный анализ последовательностей ITS ядерной рибосомной ДНК дальневосточных видов родства <i>Paconia obovata</i> L. ( <i>Raeoniaceae</i> ) .....	162
<i>Завьялова Н.Е., Соколова А.Б.</i> Применение признаков морфологии и ультраструктуры пыльцевых зерен в систематике семейства <i>Cupressaceae</i> .....	168
<i>Зайченко С.Г., Зернов А.С.</i> Анатомия семян для системы <i>Minuartia</i> s. l. ( <i>Caryophyllaceae</i> ) .....	172
<i>Иванов В.Б., Жуковская Н.В., Быстрова Е.И.</i> Корреляция между гаплоидным содержанием ДНК, систематическим положением, жизненной формой, экологией, ростом и делением клеток в корнях проростков .....	177
<i>Игнатов М.С., Пятковский Б.Т.</i> Всегда ли симплезиоморфия не интересна? .....	181
<i>Игнатов М.С., Спирина У.Н., Федосов В.Э., Игнатова Е.А.</i> Бывают ли гаплотепидные мхи диплотепидными? .....	183
<i>Казакова М.В., Кугушева А.С.</i> О комплексном подходе к изучению <i>Iris arphylla</i> L. на Русской равнине .....	188
<i>Карасев Е.В.</i> О филогении примитивных хвойных на палеоботаническом материале из пермских отложений Европейской части России .....	192
<i>Кашин А.С., Крицкая Т.А., Пархоменко А.С., Кондратьева А.О., Петрова Н.А.</i> Полиморфизм видов <i>Chondrilla</i> ( <i>Asteraceae</i> ) Европейской части России .....	195
<i>Князев М.С., Филиппов Е.Г., Дымиакова О.С., Беляев А.Ю., Кутлунина Н.А.</i> Предварительные результаты популяционно-генетического исследования (изоэнзимный анализ) видов и рас <i>Astragalus</i> sect. <i>Helmia</i> ( <i>Fabaceae</i> ) на Урале .....	201
<i>Константинова А.И., Нилова М.В., Филатова И.О., Романова Е.С., Леонтьева М.Р.</i> Особенности строения перикарпия и секреторной системы плодов ряда видов <i>Pittosporum</i> и <i>Auranticarpa</i> ( <i>Pittosporaceae</i> ) .....	205

<i>Костина М.В., Павлова И.В., Воронина О.Е.</i> Цветорасположение в роде <i>Tamarix</i> L. (Tamaricaceae) в свете проблем эволюционной морфологии соцветий .....	208
<i>Коцера В.В., Мачс Э.М., Пробатова Н.С., Хубен А., Блаттнер Ф.</i> Молекулярный полиморфизм вида <i>Milium effusum</i> L. (Poaceae) .....	213
<i>Кравец Е.А.</i> Цитомиксис в популяции микроспороцитов может выполнять функцию примитивного полового процесса .....	218
<i>Крамина Т.Е.</i> Молекулярные маркеры и методы в изучении видовых комплексов и широкоареальных видов .....	221
<i>Куликовский М.С., Кузнецова И.В.</i> Возможна ли интеграция ископаемых диатомовых таксонов в современную систему, основанную на молекулярных подходах? .....	225
<i>Курченко Е.И.</i> Объективные и субъективные подходы в определении ранга вида (на примере семейства Poaceae) .....	227
<i>Кутлунина Н.А.</i> Оценка генетического разнообразия триплоидных и тетраплоидных популяций <i>Gladiolus tenuis</i> (Iridaceae) методом ISSR-маркирования .....	232
<i>Лысков Д.Ф., Самигуллин Т.Х.</i> Молекулярно-филогенетическое исследование комплекса видов <i>Seseli gummiferum</i> Pall. ex Sm. на территории Крыма, Кавказа и Малой Азии .....	237
<i>Мавродиёв Е.В.</i> О разнообразии полевицек ( <i>Eragrostis</i> N.M. Wolf, Poaceae) Восточной Европы в связи с Законом гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова .....	241
<i>Майоров С.Р.</i> Значение лаг-фазы в формировании новых инвазионных видов .....	246
<i>Макфален Т.Д., Северова Е.Э., Волкова О.А., Соколов Д.Д.</i> Систематика и эволюционная морфология австралийских представителей рода <i>Athenia</i> (Potamogetonaceae, Alismatales) .....	250
<i>Маслова Е.В., Иванов О.В.</i> О происхождении клеточного диморфизма сфагнового типа в листьях мхов .....	253
<i>Мельников Д.Г.</i> Границы рода <i>Clinopodium</i> L. (Lamiaceae) и близких родов Евразии .....	255
<i>Михайлова М.А.</i> О монотипных секциях в роде <i>Corydalis</i> DC. (Fumariaceae) .....	258
<i>Михайлова Ю.В.</i> Реконструкция внутривидовой генеалогии высокоизменчивых последовательностей ITS1-5,8S-ITS2 с помощью метода статистической парсимонии .....	262
<i>Москаленко С.В., Темралеева А.Д., Пинский Д.Л.</i> Новая классификация зеленых микроводорослей родов <i>Tetracystis</i> и <i>Spongiococcum</i> (Chlorophyta) на основе данных морфологии и 18S-rПНК филогении .....	265

<i>Надо С., Соке Э., Жаббур Ф., Доменек Б., Дамерваль К.</i> Эволюция околоцветника в порядке Ranunculales .....	271
<i>Нарышкина Н.Н.</i> Опыт применения сканирующего электронного микроскопа при изучении термофильных буковых (Fagaceae): значение для палеоэкологических и палеогеографических реконструкций Востока Азии .....	272
<i>Недосеко О.И., Викторов В.П.</i> Филогенетические связи жизненных форм и архитектурных модулей бореальных видов ив подродов <i>Salix</i> и <i>Vetrix</i> (Salicaceae) .....	277
<i>Нотов А.А.</i> Общая эволюционная морфология модульных организмов: мираж или маяк? .....	283
<i>Нуралиев М.С., Оскольский А.А., Бээр А.С.</i> План строения фертильных и стерильных цветков <i>Osmoxylon</i> (Araliaceae) в свете анатомических и морфогенетических данных .....	288
<i>Олонова М.В., Высоких Т.С.</i> Использование геостатистических методов для выявления эколого-климатической ниши вида .....	292
<i>Павлинов И.Я.</i> Таксономический монизм vs. плюрализм .....	297
<i>Платонова А.Г., Филин В.Р.</i> О морфологической интерпретации листа <i>Matonia</i> (Matoniaceae, Gleicheniales) .....	298
<i>Повыдыш М.Н., Гончаров М.Ю., Яковлев Г.П.</i> Триба Amburaneae (Fabaceae), « <i>Amburana</i> -group» или артефакт? .....	302
<i>Пожидаяев А.Е.</i> Морфологическая эволюция – филогенез, семофилез, морфогенез или метаморфоз? .....	306
<i>Полева С.В.</i> Гранулярные структуры в развивающихся и зрелых спородермах мохообразных .....	311
<i>Полева С.В., Колесникова М.А.</i> Ультраструктура и развитие спородермы <i>Andreaeobryum macrosporum</i> (Andreaeobryopsida) .....	316
<i>Пушкарева Л.А.</i> О различиях в способах перехода к псевдомонокотилии у зародышей <i>Pinguicula vulgaris</i> L. (Lentibulariaceae) .....	321
<i>Ремизова М.В.</i> Краев не видно: о некоторых особенностях строения плодолистиков у однодольных растений .....	324
<i>Решетникова Н.М.</i> «Новый вид?» для Средней России – Кипрей Лами ( <i>Epilobium lamyi</i> F. Schultz): морфологические признаки и распространение .....	327
<i>Родионов А.В., Добрякова К.С., Носов Н.Н., Пунина Е.О.</i> Система риботипов у видов рода <i>Elymus</i> (Poaceae) не согласуется ни с одной из систем секций и подсекций, предложенными систематиками на основании сравнительно-морфологического анализа .....	331
<i>Романова М.А., Евкайкина А.И., Климова Е.А., Тютерева Е.В., Добрякова К.С., Иванова А.Н., Павловский К., Берке Л., Проукс-Вера Э., Войцеховская О.В.</i> Эволюционные гомологии листьев высших растений: позволили ли молекулярно-генетические данные разрешить вопрос? .....	338

<i>Рудский И.В.</i> Программы развития и эволюционные преобразования тканей и органов растений .....	343
<i>Сабу М., Джо А.</i> Дополнения к индийским Musaceae после Флоры Британской Индии Гукера (1892).....	345
<i>Савиных Н.П., Шабалкина С.В.</i> Формирование запасяющих органов у растений в местах с переменным увлажнением в ходе эволюции .....	347
<i>Самигуллин Т.Х., Вальехо-Роман К.М., Дегтярева Г.В., Терентьева Е.И.</i> Полные последовательности шести хлоропластных геномов представителей подсемейств Papilionoideae и Caesalpinioideae семейства Fabaceae .....	351
<i>Сенников А.Н.</i> Таксономическое описание и присвоение ранга как важнейшие сложности в систематике растений .....	355
<i>Сильяк-Яковлев С., Идалго О., Гарнатже Т., Валлес Ж.</i> Основное число хромосом и размер генома изменяются в ходе диспloidии в роде <i>Reichardia</i> (Asteraceae, Cichorieae): эволюционное значение гетерохроматина и генов рибосомальной РНК .....	360
<i>Синюшин А.А.</i> Эволюция цветка Leguminosae: нет необходимости быть стабильным .....	361
<i>Сиримонгкол С., Ходкинсон Т., Парнелл Дж.</i> Обзор исключительно изменчивого рода <i>Henckelia</i> Spreng. (Gesneriaceae) в Таиланде .....	365
<i>Соколов Д.Д., Локк И.Э., Кузьмин И.В., Макфален Т.Д., Ремизова М.В.</i> Новые свидетельства изолированного положения рода <i>Tetroncium</i> в пределах Juncaginaceae (Alismatales): морфология соцветий и цветков .....	366
<i>Сперанская А.С., Криницына А.А., Логачева М.Д., Беленикин М.С.</i> Высокопроизводительное секвенирование и сравнительный анализ полных последовательностей хлоропластных геномов нескольких видов рода <i>Allium</i> (Alliaceae) .....	369
<i>Спирина У.Н., Воронкова Т.В.</i> О гомологии парафиллиев и псевдопарафиллиев у мхов .....	371
<i>Сытин А.К., Рязанова Л.В., Сластунов Д.Д., Хмарик А.Г.</i> Построение филогенетического дерева однолетних астрагалов ( <i>Astragalus</i> , Fabaceae) на основе компьютерного анализа фенетических признаков .....	374
<i>Темралеева А.Д., Синетова М.А.</i> Новый вид рода <i>Watanabea</i> (Trebouxiophyceae, Chlorophyta): морфологические, ультраструктурные, молекулярно-генетические и экологические доказательства .....	378
<i>Титова Г.Е., Яковлева О.В., Жинкина Н.А., Пушкарева Л.А., Гельтман Д.В.</i> К сравнительной эмбриологии подрода <i>Esula</i> рода <i>Euphorbia</i> (Euphorbiaceae): развитие семени у видов секций <i>Holophyllum</i> , <i>Helioscopia</i> , <i>Esula</i> и <i>Tithymalus</i> .....	382

Тихомиров Вал. Н. Молекулярная филогенетика и новая система <i>Stellaria</i> L. s. l. (Caryophyllaceae) .....	387
Торшилова А.А. К сравнительной эмбриологии рода <i>Dioscorea</i> L. (Dioscoreaceae): процесс двойного оплодотворения .....	391
Украинская У.А., Терентьева Е.И., Клюйков Е.В. Таксономическая ревизия эндемичных видов рода <i>Semenovia</i> (Umbelliferae-Apioideae), распространенных в северном Памиро-Алае, по результатам анализа морфологических данных и ITS1,2 ярдНК последовательностей .....	394
Урусов В.М., Петропавловский Б.С. Особенности адаптации и происхождения жизненных форм рода <i>Fraxinus</i> (Oleaceae) на Дальнем Востоке России .....	399
Урусов В.М., Петропавловский Б.С., Варченко Л.И. Факторы, определяющие разнообразие хвойных растений Дальнего Востока России .....	403
Федорова Т.А., Мосякин С.Л., Карлов Г.И. Возникновение естественных гибридов между тетраплоидными видами <i>Chenopodium acerifolium</i> и <i>C. strictum</i> s. l. (Chenopodiaceae) и их идентификация .....	407
Федосов В.Э., Инатова Е.А., Федорова А.В., Кузнецова О.И. Чем дальше, тем ближе? О распространении отдельных таксонов и гаплотипов мхов .....	412
Филин В.Р., Платонова А.Г. Окремнелая спородерма антоцеротовых – признак апоморфный или плезиоморфный? .....	415
Фомичёв К.И. Структурное разнообразие и эволюция листа в контексте систематики австралийских представителей Restionaceae s. l. ....	420
Харченко В.Е., Щербakov Д.Ю., Минчева Е.В., Порошина А.А., Петруненко Е.С. Изменчивость структуры репродуктивных побегов <i>Anemone</i> L. (Ranunculaceae) .....	425
Чкалов А.В., Пакина Д.В., Молодкина К.Д., Распутина И.Е. О некоторых критических видах <i>Alchemilla</i> (Rosaceae) во «Флоре Восточной Европы» .....	427
Шамров И.И. Возможные трансформации семячатков цветковых растений .....	431
Шанцер И.А. Систематика и филогения рода <i>Filipendula</i> (Rosaceae): морфолого-географический метод В.Л. Комарова и молекулярная филогенетика .....	435
Шеметова Т.А., Зибзеев Е.Г., Баяхметов Е.Ж., Феоктистов Д.С. Систематика и филогения эндемичных видов рода <i>Astragalus</i> L. Азиатской России: использование морфологических и молекулярных данных .....	440
Шепелева Е.А., Чантанорапхинт С., Хронеш М., Мар Ш.Ш., Логачева М.Д., Нуралиев М.С. Филогения рода <i>Thesium</i> (Thesiumaceae, Dioscoreales) с акцентом на виды Юго-Восточной Азии и эволюция его важнейших морфологических признаков .....	446



<i>Щербаков А.В., Любезнова Н.В.</i> Еще раз о восточноевропейских роголистниках ( <i>Ceratophyllum</i> L., Ceratophyllaceae) .....	448
<i>Эбервайн Р.К.</i> Морфолого-анатомические заметки о <i>Thonningia sanguinea</i> (Langsdorffieae, Balanophoraceae).....	452
<i>Эрст А.С., Данилов Ю.Н., Эрст Т.В.</i> Взаимосвязь роли опылителей, гибридизации и таксономического разнообразия азиатских представителей рода <i>Aquilegia</i> (Ranunculaceae) .....	454
<i>Юрцева О.В.</i> Принципы кладистики Хеннига применительно к <i>Atraphaxis</i> и <i>Polygonum</i> (Polygoneae, Polygonaceae) .....	456
<i>Юрцева О.В., Мавродиев Е.В.</i> Род <i>Persepolium</i> nom. provis. (Polygoneae, Polygonaceae): данные стандартного анализа по методу максимальной экономии и трехтаксонного анализа полной морфологической матрицы .....	461
<i>Шорина Н.И., Курченко Е.И.</i> Методология систематики растений в историческом аспекте (по книге А.А. Уранова 1979, 2016 гг., 126 с.) .....	466

## CONTENTS

Preface.....	3
--------------	---

### **V.N. Tikhomirov – a man and a scientist**

<i>Alexeev Yu.E.</i> Memoirs of Vadim N. Tikhomirov.....	7
<i>Kazakova M.V.</i> A happiness to be a pupil of V.N. Tikhomirov .....	12
<i>Troitskaya T.A.</i> Memoirs of Vadim N. Tikhomirov .....	16
<i>Silaeva T.B.</i> «...I am happy every day and hour, until the grass grows...» .....	19
<i>Grigoryevskaya A.Ya., Subbotin A.S.</i> Botanical tours in the Central Black Soil Region of Russia.....	21
<i>Ignatieva M.E.</i> Memoirs of Vadim N. Tikhomirov.....	24
<i>Ptushenko V.V.</i> Field practical course with V.N. Tikhomirov.....	26
<i>Murashev V.V.</i> Memoirs of Vadim N. Tikhomirov.....	29
<i>Kiseleva K.V.</i> V.N. Tikhomirov – a director of Botanic garden of Moscow State University.....	34
<i>Korneeva T.M.</i> V.N. Tikhomirov and zapovedniks.....	37
<i>Avilova K.V.</i> The first curator .....	43
Memories of colleagues and followers of V.N. Tikhomirov as the first Curator of Students' Team for Conservation of Nature .....	53
<i>Kavtaradze D.N.</i> To the anniversary of our Master, V.N. Tikhomirov: Laboratory of Ecology and Nature Conservation at the Department of Higher Plants.....	58
<i>Deviatov A.G., Kalinichenko I.M.</i> Some publications of V.N. Tikhomirov as electronic resources.....	68
<i>Kalinichenko I.M.</i> Addition to bibliography of publications of V.N. Tikhomirov .....	71

### **Taxonomy and evolutionary morphology of plants: materials of presentations**

<i>Averyanov L.V., Maisak T.V.</i> New data on orchid diversity of Vietnam, 2012–2016.....	77
<i>Avramenko A.S., Likhacheva O.Yu.</i> Morphological variation of representa- tives of the genus <i>Aulacoseira</i> Thwaites (Bacillariophyta) in middle Miocene-Pliocene of Southern Primorye .....	81
<i>Andreeva E.A., Notov A.A.</i> Morphological aspects of diversity of anomalous flowers in <i>Alchemilla vulgaris</i> complex (Rosaceae) .....	86

<i>Andreeva S.A., Maltsev E.I., Podunai Yu.A.</i> A new diatom genus from Indonesia .....	89
<i>Akhmetiev M.A.</i> Leaf morphology of Rosaceae in extant and fossil Cenozoic floras of Eurasia .....	90
<i>Bakalin V.A., Vilnet A.A.</i> Speciation of liverworts (Hepaticae) in a contact zone of circumboreal and East Asian floras of Pacific Asia.....	94
<i>Barykina R.P., Alyonkin V.Yu.</i> Taxonomy and possible ways of somatic evolution in Boraginaceae: evidence from morphological and anatomical study of the family.....	99
<i>Bachelier J.B., Razik I., Seago J.L., Jr.</i> Root structure and anatomy of <i>Austrobaileya scandens</i> (Austrobaileyaceae) and its implications for the evolution of roots in flowering plants.....	104
<i>Bobrov A.A., Maltseva S.Yu., Movergoz E.A., Wiegleb G., Zalewska-Galosz J.</i> A revision of rigid-leaved water crowfoots of <i>Ranunculus circinatus</i> group ( <i>Batrachium</i> , Ranunculaceae).....	106
<i>Bolotova Ya.V., Kravtsova T.I.</i> Some features of pericarp structure in <i>Agrostemma githago</i> L. (Sileneae, Caryophyllaceae) .....	110
<i>Borisyuk A.A., Bartish I.V.</i> Genetic structure of natural populations of <i>Hippophae rhamnoides</i> ssp. <i>mongolica</i> Rousi (Elaeagnaceae).....	113
<i>Broushkin A.V., Gordenko N.V.</i> Spongiophytales (enigmatic Devonian plants with thick cuticle): current state of problem.....	117
<i>Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh.</i> Aspects of ovule development in <i>Polycnemum arvense</i> L. (lower core Caryophyllales).....	119
<i>Vinogradova Yu.K., Kuklina A.G., Tkacheva E.V.</i> Flower structure in plants of the hybrid complex <i>Reynoutria</i> Houtt. (Polygonaceae) .....	124
<i>Vislobokov N.A.</i> Similarities and differences in floral biology of sympatric species of <i>Balanophora</i> (Balanophoraceae): <i>B. fungosa</i> and <i>B. harlandii</i> ....	130
<i>Volis S., Zhang Y.-H., Deng T.</i> Incipient speciation in <i>Oncocycclus</i> irises (Iridaceae): ecological divergence with no reproductive isolation? .....	133
<i>Gavrilenko T.A., Chukhina I.G., Antonova O.Yu., Klimenko N.S., Novikova L.Yu.</i> On the origin of Chilean cultivated potato ( <i>Solanum</i> sect. <i>Petota</i> Dumort.).....	136
<i>Gavrilova O.A., Tikhonova O.A., Ivanova A.N., Kostina O.V.</i> Sporoderm structure and taxonomy of the genus <i>Ribes</i> L. (Grossulariaceae).....	141
<i>Glushchenko A.M., Kuznetsova I.V.</i> New and interesting species of the genus <i>Luticola</i> D.G. Mann 1990 (Bacillariophyceae) from water bodies of South-East Asia.....	146
<i>Gontcharov A.A., Shokhrina V.V.</i> The closest relatives of land plants (Zygnematophyceae, Streptophyta): current state of phylogenetics and taxonomy.....	149
<i>Goncharov M.Yu., Povydysh M.N., Yakovlev G.P.</i> Taxonomic revision and phylogeny of the tribe Baphieae (Fabaceae) .....	153

<i>Goryunova S.V., Semikhov V.F., Trifonova A.A., Gnutikov A.A., Rodionov A.V.</i> Saltational transformations of sequences of 18S gene of rRNA and intergenic region <i>rrn18-rrn5</i> of grass mitochondrial genome .....	158
<i>Degtjareva G.V., Efimov S.V., Varlygina T.I., Valiejo-Roman C.M.</i> Comparative analysis of nuclear ribosomal ITS sequences in Far Eastern species related to <i>Paeonia obovata</i> L. (Paeoniaceae).....	162
<i>Zavialova N.E., Sokolova A.B.</i> Use of characters of morphology and ultrastructure of pollen grains in taxonomy of the family Cupressaceae.....	168
<i>Zaichenko S.G., Zernov A.S.</i> Seed anatomy and taxonomy of <i>Minuartia</i> s. l. (Caryophyllaceae) .....	172
<i>Ivanov V.B., Zhukovskaya N.V., Bystrova E.I.</i> Correlation between haploid DNA content, taxonomic position, life form, ecology, growth and division of cells in roots of seedlings .....	177
<i>Ignatov M.S., Pyatkovsky B.T.</i> Can symplesiomorphy be meaningful?.....	181
<i>Ignatov M.S., Spirina U.N., Fedosov V.E., Ignatova E.A.</i> Can haplolepidous mosses be diplolepidous? .....	183
<i>Kazakova M.V., Kugusheva A.S.</i> A complex approach in studies of <i>Iris aphylla</i> L. on the Russian plain .....	188
<i>Karasev E.V.</i> Phylogeny of primitive conifers: evidence from paleobotanical material from Permian deposits of European Russia.....	192
<i>Kashin A.S., Kritskaya T.A., Parkhomenko A.S., Kondratyeva A.O., Petrova N.A.</i> Polymorphism of species of <i>Chondrilla</i> (Asteraceae) of European Russia.....	195
<i>Knjazev M.S., Filippov E.G., Dymshakova O.S., Belyaev A.Yu., Kutlunina N.A.</i> Preliminary results of population genetic studies (isozyme analysis) of species and races of <i>Astragalus</i> sect. <i>Helmia</i> (Fabaceae) in the Urals .....	201
<i>Konstantinova A.I., Nilova M.V., Filatova I.O., Romanova E.S., Leontyeva M.R.</i> Features of pericarp structure and secretory system of fruits in some species of <i>Pittosporum</i> and <i>Auranticarpa</i> (Pittosporaceae) .....	205
<i>Kostina M.V., Pavlova I.V., Voronina O.E.</i> Flower arrangement in the genus <i>Tamarix</i> L. (Tamaricaceae) in the light of problems of evolutionary morphology of inflorescences .....	208
<i>Kotseruba V.V., Machs E.M., Probatova N.S., Houben A., Blattner F.</i> Molecular polymorphism of the species <i>Milium effusum</i> L. (Poaceae).....	213
<i>Kravets E.A.</i> Cytomixis in a population of microsporocytes can perform a function of primitive sexual process.....	218
<i>Kramina T.E.</i> Molecular markers and methods in studies of species complexes and widely distributed species.....	221
<i>Kulikovskiy M.S., Kuznetsova I.V.</i> Can fossil diatoms be integrated into the current system based on molecular approaches? .....	225
<i>Kurchenko E.I.</i> Objective and subjective approaches in determination of species rank (in terms of Poaceae family) .....	227

<i>Kutlunina N.A.</i> Evaluation of the genetic diversity of triploid and tetraploid populations of <i>Gladiolus tenuis</i> (Iridaceae) by ISSR-marking.....	232
<i>Lyskov D.F., Samigullin T.H.</i> Molecular phylogenetic study of species complex <i>Seseli gummiferum</i> Pall. ex Sm. in Crimea, Caucasus and SW Asia .....	237
<i>Mavrodiiev E.V.</i> On diversity of <i>Eragrostis</i> N.M. Wolf (Poaceae) of Eastern Europe in the context of N.I. Vavilov's Law of homological series in variation .....	241
<i>Majorov S.R.</i> The importance of lag-phase in the origin of new invasive species .....	246
<i>Macfarlane T.D., Severova E.E., Volkova O.A., Sokoloff D.D.</i> Taxonomy and evolutionary morphology of Australian <i>Althenia</i> (Potamogetonaceae, Alismatales).....	250
<i>Maslova E.V., Ivanov O.V.</i> On the origin of sphagnalean leaf cell dimorphism in Bryophytes.....	253
<i>Melnikov D.G.</i> Limits of the genus <i>Clinopodium</i> L. (Lamiaceae) and related Eurasian genera .....	255
<i>Mikhailova M.A.</i> On monotypic sections in the genus <i>Corydalis</i> DC. (Fumariaceae).....	258
<i>Mikhailova Yu.V.</i> Reconstruction of intraspecific genealogy of highly polymorphic sequences of ITS1-5,8S-ITS2 using the method of statistical parsimony .....	262
<i>Moskalenko S.V., Temraleeva A.D., Pinsky D.L.</i> A new classification of green microalgae of the genera <i>Tetracystis</i> and <i>Spongiococccum</i> (Chlorophyta) on the basis of data of morphology and 18S-rRNA phylogeny.....	265
<i>Nadot S., Sauquet H., Jabbour F., Domenech B., Damerval C.</i> Perianth evolution in Ranunculales .....	271
<i>Naryshkina N.N.</i> Experience of use of scanning electron microscope in research of termophilic Fagaceae: importance for paleoecological and paleogeographic reconstructions of East Asia.....	272
<i>Nedoseko O.I., Viktorov V.P.</i> Phylogenetic relations of life forms and architectural modules of boreal willows of subgenera <i>Salix</i> and <i>Vetrix</i> (Salicaceae).....	277
<i>Notov A.A.</i> General evolutionary morphology of modular organisms: mirage or lighthouse?.....	283
<i>Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Beer A.S.</i> Groundplan of fertile and sterile flowers of <i>Osmoxylon</i> (Araliaceae) in the light of anatomical and morphogenetic data .....	288
<i>Olonova M.V., Vysokikh T.S.</i> Use of geostatistical methods in identification of ecological and climatic niche of a species .....	292
<i>Pavlinov I.Ya.</i> Taxonomic monism vs. pluralism .....	297

<i>Platonova A.G., Filin V.R.</i> On morphological interpretation of <i>Matonia</i> leaf (Matoniaceae, Gleicheniales) .....	298
<i>Povydysh M.N., Goncharov M.Yu., Yakovlev G.P.</i> Tribe Amburaneae (Fabaceae), « <i>Amburana</i> -group» or artefact? .....	302
<i>Pozhidaev A.E.</i> Morphological evolution – phylogenesis, semophylexis, morphogenesis or metamorphosis? .....	306
<i>Polevova S.V.</i> Granular structures in developing and definitive sporoderms of bryophytes.....	311
<i>Polevova S.V., Kolesnikova M.A.</i> Ultrastructure and development of sporoderm in <i>Andraeobryum macrosporum</i> (Andraeobryopsida) .....	316
<i>Pushkareva L.A.</i> On differences in modes of transitions to pseudomonocotly in embryos of <i>Pinguicula vulgaris</i> L. (Lentibulariaceae).....	321
<i>Remizova M.V.</i> Where are the margins? Some structural aspects of carpels in monocots .....	324
<i>Reshetnikova N.M.</i> «A new species?» for Middle Russia – <i>Epilobium lamyi</i> F. Schultz: morphological characters and distribution .....	327
<i>Rodionov A.V., Dobryakova K.S., Nosov N.N., Punina E.O.</i> The system of ribotypes in species of <i>Elymus</i> (Poaceae) does not agree with any system of sections and subsections proposed by taxonomists on the basis of comparative morphology.....	331
<i>Romanova M.A., Evkaikina A.I., Klimova E.A., Tyutereva E.V., Dobryakova K.S., Ivanova A.N., Pawlowski K., Berke L., Proux-Wera E., Voitsekhovskaja O.V.</i> Evolutionary homologies of leaves in higher plants: do molecular genetic data allow resolving the question? .....	338
<i>Rudskiy I.V.</i> Developmental programs and evolutionary transformations of plant tissues and organs .....	343
<i>Sabu M., Joe A.</i> Additions to Indian Musaceae since Hooker's Flora of British India (1892) .....	345
<i>Savinykh N.P., Shabalkina S.V.</i> Formation of storage organs in plants of habitats with unstable dampness in course of evolution.....	347
<i>Samigullin T.H., Valiejo-Roman C.M., Degtjareva G.V., Terentjeva E.I.</i> Complete sequences of six plastid genomes of members of subfamilies Papilionoideae and Caesalpinioideae (Fabaceae).....	351
<i>Sennikov A.N.</i> Taxonomic circumscription and ranking as major difficulties in plant classification.....	355
<i>Siljak-Yakovlev S., Hidalgo O., Garnatje T., Vallès J.</i> Basic chromosome number and genome size changes during dysploidy in the genus <i>Reichardia</i> (Asteraceae, Cichorieae): evolutionary implications of heterochromatin and rRNA genes .....	360
<i>Sinjushin A.A.</i> Beyond trends of floral evolution in Leguminosae: no need to be stable.....	361

<i>Sirimongkol S., Hodkinson T., Parnell J.</i> The extremely variable <i>Henckelia</i> Spreng (Gesneriaceae) surveyed in Thailand .....	365
<i>Sokoloff D.D., Lock I.E., Kuzmin I.V., Macfarlane T.D., Remizowa M.V.</i> Further evidence for isolated position of <i>Tetroncium</i> in Juncaginaceae (Alismatales): inflorescence and flower morphology.....	366
<i>Speranskaya A.S., Krinitsina A.A., Logacheva M.D., Belenikin M.S.</i> Next generation sequencing and comparative analysis of complete sequences of plastid genomes in several species of the genus <i>Allium</i> (Alliaceae).....	369
<i>Spirina U.N., Voronkova T.V.</i> On homologies of paraphyllia and pseudo-paraphyllia in mosses .....	371
<i>Sytin A.K., Ryazanova L.V., Slastunov D.D., Khmarik A.G.</i> Phylogenetic tree of annual species of <i>Astragalus</i> (Fabaceae) constructed on the basis of computer analysis of phenetic characters .....	374
<i>Temraleeva A.D., Sinetov M.A.</i> A new species of <i>Watanabea</i> (Trebouxiophyceae, Chlorophyta): morphological, ultrastructural, molecular and ecological evidence.....	378
<i>Titova G.E., Yakovleva O.V., Zhinkina N.A., Pushkareva L.A., Geltman D.V.</i> To comparative embryology of <i>Euphorbia</i> subgen. <i>Esula</i> (Euphorbiaceae): seed development in species of sections <i>Holophyllum</i> , <i>Helioscopia</i> , <i>Esula</i> and <i>Tithymalus</i> .....	382
<i>Tikhomirov Val. N.</i> Molecular phylogenetics and a new system of <i>Stellaria</i> L. s. l. (Caryophyllaceae) .....	387
<i>Torshilova A.A.</i> To comparative embryology of the genus <i>Dioscorea</i> L. (Dioscoreaceae): the process of double fertilization.....	391
<i>Ukrainskaya U.A., Terentieva E.I., Kljuykov E.V.</i> Taxonomic revision of endemic species of the genus <i>Semenovia</i> (Umbelliferae-Apioideae) distributed in northern Pamir-Alay based on analysis of morphological data and nrITS sequences .....	394
<i>Urusov V.M., Petropavlovsky B.S.</i> Aspects of adaptation and origin of life forms of the genus <i>Fraxinus</i> (Oleaceae) in Far East of Russia.....	399
<i>Urusov V.M., Petropavlovsky B.S., Varchenko L.I.</i> Factors determining diversity of conifers in Far East of Russia.....	403
<i>Feodorova T.A., Mosyakin S.L., Karlov G.I.</i> The origin of natural hybrids between <i>Chenopodium acerifolium</i> and <i>C. strictum</i> s. l. (Chenopodiaceae) and their identification.....	407
<i>Fedosov V.E., Ignatova E.A., Fedorova A.V., Kuznetsova O.I.</i> The farther, the closer? On distribution of some moss taxa and haplotypes .....	412
<i>Filin V.R., Platonova A.G.</i> Silicified sporoderm of hornworts – apomorphic or plesiomorphic character? .....	415
<i>Fomichev C.I.</i> Structural diversity and evolution of leaves and taxonomy of Australian Restionaceae s. l.....	420

<i>Kharchenko V.E., Shcherbakov D.Yu., Mincheva E.V., Poroshina A.A., Petrunenko E.S.</i> Variation of structure of reproductive shoots of <i>Anemone</i> L. (Ranunculaceae).....	425
<i>Chkalov A.V., Pakina D.V., Molodkina K.D., Rasputina I.E.</i> On some critical species of <i>Alchemilla</i> (Rosaceae) in «Flora of East Europe» .....	427
<i>Shamrov I.I.</i> Possible transformations of angiosperm ovules .....	431
<i>Schanzer I.A.</i> Taxonomy and phylogeny of the genus <i>Filipendula</i> (Rosaceae): morphological-geographical method of V.L. Komarov and molecular phylogenetics.....	435
<i>Shemetova T.A., Zibzeev E.G., Bayakhmetov E.Zh., Feoktistov D.S.</i> Taxonomy and phylogeny of endemic species of the genus <i>Astragalus</i> L. from Asiatic Russia: use of morphological and molecular data .....	440
<i>Shepeleva E.A., Chantanaorrapint S., Hroneš M., Mar S.S., Logacheva M.D., Nuraliev M.S.</i> Phylogeny of the genus <i>Thismia</i> (Thismiaceae, Dioscoreales) with emphasis on Southeast Asian species and evolution of its main morphological traits.....	446
<i>Shcherbakov A.V., Lyubeznova N.V.</i> Once again on East European species of <i>Ceratophyllum</i> L. (Ceratophyllaceae) .....	448
<i>Eberwein R.K.</i> Morpho-anatomical notes on <i>Thonningia sanguinea</i> (Langsdorffiaeae, Balanophoraceae).....	452
<i>Erst A.S., Danilov Yu.N., Erst T.V.</i> Correlations between roles of pollinators, hybridization and taxonomic diversity of Asian members of the genus <i>Aquilegia</i> (Ranunculaceae).....	454
<i>Yurtseva O.V.</i> Hennig's principles of cladistics as applied to <i>Atraphaxis</i> and <i>Polygonum</i> (Polygoneae, Polygonaceae) .....	456
<i>Yurtseva O.V., Mavrodiev E.V.</i> Genus <i>Persepolium</i> nom. provis. (Polygonaceae, Polygoneae): evidence from the results of the standard Maximum Parsimony analysis and the Three-taxon statement analysis of the comprehensive morphological dataset.....	461
<i>Shorina N.I., Kurchenko E.I.</i> Methodology of plant systematics in a historical aspect (after the book by A.A. Uranov 1979, 2016, 126 p.).....	466



*Научное издание*

**СИСТЕМАТИКА  
И ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ  
РАСТЕНИЙ**

*Материалы конференции,  
посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова  
(31 января – 3 февраля 2017 г., Москва)*

Редакционная коллегия:  
*Д.Д. Соколов (председатель), Ю.О. Копылов-Гуськов (секретарь),  
К.В. Авилова, М.А. Ахметьев, Р.П. Барыкина, А.Г. Девятков,  
С.В. Ефимов, А.С. Зернов, М.С. Игнатов, Т.Е. Крамина, М.Д. Логачева,  
Е.Э. Северова, А.П. Серегин, А.В. Троицкий*

Материалы конференции  
доступны на сайте [msu-botany.ru](http://msu-botany.ru)

Подготовка оригинал-макета:  
*Издательство «МАКС Пресс»*  
Главный редактор: *Е.М. Бугачева*  
Компьютерная верстка: *Н.С. Давыдова*  
Дизайн обложки: *В.В. Кононов*

Подписано в печать 10.01.2017 г.  
Формат 60х90 1/16. Усл.печ.л. 31[+0,5]. Тираж 150 экз. Изд. № 003.

Издательство ООО «МАКС Пресс»  
Лицензия ИД N 00510 от 01.12.99 г.  
119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы, МГУ им. М.В. Ломоносова,  
2-й учебный корпус, 527 к.  
Тел. 8(495)939-3890/91. Тел./Факс 8(495)939-3891.

Отпечатано в ППП «Типография «Наука»  
121099, Москва, Шубинский пер., 6.  
Заказ №.

