

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

Кафедра высших растений биологического факультета  
Секция ботаники Московского общества испытателей природы  
Московское отделение Всероссийского общества генетиков и селекционеров

**XIII Московское совещание  
по филогении растений  
50 лет без К.И. Мейера**

Материалы международной конференции

*2–6 февраля 2015 г.*



УДК 573:581  
ББК 28.0:28.5  
П99

*Печатается по рекомендации Ученого совета биологического факультета  
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова  
(протокол № 9 от 25 декабря 2014 г.)*

Редактор: А.К. Тимонин

**50 лет без К.И. Мейера: XIII Московское совещание по филогении растений:** Материалы международной конференции (2–6 февраля 2015 г., Москва) / Ред. Тимонин А.К. — М.: МАКС Пресс, 2015. — 376 с.

ISBN 978-5-317-04906-5

Сборник включает краткое изложение материалов, вынесенных на обсуждение очередного, XIII Московского совещания по филогении растений, проходящего спустя полвека после кончины К.И. Мейера, вся многолетняя деятельность которого подготовляла появление этих совещаний. Среди опубликованных — работы по филогении водорослей, филогении и эволюции мхов и печёночников, морфологической эволюции гинеецев и вегетативных органов — по проблемам, наиболее интересовавшим К.И. Мейера в сфере эволюционной ботаники. Основное место занимают работы по филогении отдельных таксонов, выполненные по результатам молекулярно-генетических исследований и молекулярно-генетических в сочетании с классическими сравнительно-морфологическими и фитогеографическими исследованиями. Представлены также эволюционные реконструкции по палеоботаническим данным, привлечено внимание к достижениям генетики развития и их потенциале для филогенетики. В нескольких работах продемонстрированы возможности новых методов микроскопии, молекулярно-генетических исследований и компьютерной обработки морфологических данных, расширяющие арсенал средств для филогенетических реконструкций.

Для ботаников разной специализации, занимающихся проблемами филогенеза и семифилеза, специалистов в области филогенетики и теории эволюции, магистров и аспирантов по специальностям «биология» и «ботаника».

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

УДК 573:581

ББК 28.0:28.5

**Semicentenary after Konstantin Meyer: XIII Moscow Symposium on Plant Phylogeny:** Proceedings of the International Conference (February 2–6, 2015, Moscow) / Ed. Timonin A.C. — M.: MAKS Press, 2015. — 376 p.

The volume includes a summary of the materials presented at the XIII Moscow meeting on plant phylogeny which was held in half a century after the death of K. I. Meyer, whose scientific activities prepared a basis for these meetings. The topics discussed here include phylogeny of algae, phylogeny and evolution of mosses and liverworts, morphological evolution of gynoecia and vegetative organs — all these issues were the most interesting for K. I. Meyer in evolutionary botany. The major part of the contributions is dedicated to phylogeny of selected taxa, inferred by molecular genetic data along or in combination with classical comparative morphological approach and phytogeographical studies. Evolutionary reconstructions based on paleobotanical data, developmental genetics and its potential for phylogenetics are also among covered topics. Several studies demonstrated new techniques and approaches in microscopy, molecular genetic studies and computer processing of morphological data to expand arsenal of tools for phylogenetic reconstructions.

The book would be useful for professional botanists of different specializations dealing with phylogeny, experts in the field of phylogenetics and evolution, Masters and PhD students specializing in “biology” and “botany”.

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

ISBN 978-5-317-04906-5

©Авторы, 2015

# СОДЕРЖАНИЕ

---

Предисловие . . . . .	9
Состав оргкомитета . . . . .	12
Список участников совещания . . . . .	13
<i>Калиниченко И. М.</i> Московские совещания по филогении растений . . . . .	27
<i>Леонов М. В., Новиков В. С.</i> Электронный библиографический диск «Русский ботаник К. И. Мейер» . . . . .	31
<i>Ахметьев М. А.</i> Палеонтологическая история семейства Betulaceae в Северо-Восточной Азии . . . . .	37
<i>Барыкина Р. П.</i> Нодальная анатомия как источник филогенетической информации . . . . .	42
<i>Бобров А. А., Мовергоз Е. А., Мочалова О. А., Чемерис Е. В., Эрст А. С., Залевска-Галош Й.</i> К систематике и географии водяных лютиков ( <i>Batrachium</i> , Ranunculaceae) России . . . . .	47
<i>Борисюк А. А. Бартиш И. В.</i> Обнаружение возможных ледниковых рефугиумов в Алтае-Саянском регионе по данным генетической изменчивости и популяционной структуры <i>Hippophaë rhamnoides</i> ssp. <i>tongolica</i> Rousi (Elaeagnaceae) . . . . .	52
<i>Васюков В. М.</i> Ряд <i>Marschalliani</i> Klokov et Des. — Shost. рода <i>Thymus</i> L. (Lamiaceae) . . . . .	57
<i>Вильнет А. А., Бакалин В. А.</i> Современный подход к изучению таксономии и эволюции комплекса <i>Solenostoma</i> Mitt. — <i>Plectocolea</i> (Mitt.) Mitt. (Jungermanniales, Marchantiophyta) на Российском Дальнем Востоке . . . . .	62
<i>Виноградова Ю. К., Галкина М. А.</i> О возможности гибридного происхождения <i>Videns connata</i> . . . . .	64
<i>Виноградова Ю. К., Майоров С. Р.</i> Длительность lag-фазы как отражение микроэволюции растений во вторичном ареале. . . . .	70
<i>Вишняков В. С.</i> Морфология, систематика и распространение диатомовых водорослей рода <i>Epithemia</i> Kützing в водоёмах Южной Сибири и Монголии . . . . .	75
<i>Власова Е. В., Мотылёва С. М.</i> Формообразовательные процессы внутри вида <i>Lupinus angustifolius</i> L. в ходе доместикации и селекции . . . . .	77

<i>Волкова О. А., Северова Е. Э.</i> Морфология пыльцевых зёрен представителей порядка Mirtales в связи с вопросами филогении и систематики . . . . .	83
<i>Гаврилова О. А., Завьялова Н. Е., Теклёва М. В., Носова Н. В., Горденко Н. В., Карасёв Е. В., Маркевич В. С., Бугдаева Е. В.</i> Морфологические и анатомические исследования остатков ископаемых высших растений с помощью конфокального микроскопа . . . . .	89
<i>Гельтман Д. В.</i> Географические аспекты филогении видов подрода <i>Esula</i> Pers. рода <i>Euphorbia</i> L. (Euphorbiaceae) . . . . .	94
<i>Гололобова М. А.</i> Положение «низших растений» в системе органического мира . . . . .	99
<i>Гоманьков А. В.</i> Основные филогенетические линии в эволюции семейства Peltaspermales (Peltaspermales, Ginkgoopsida). . . . .	105
<i>Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П., Повыдыш М. Н.</i> Таксономическая ревизия и филогения трибы Vaphieae (Fabaceae). . . . .	109
<i>Горюнова С. В.</i> NGS-секвенирование целевых последовательностей генома как источник данных для реконструкции филогении. . . . .	113
<i>Гуреева И. И., Кузнецов А. А.</i> Ценность морфологических признаков спор и биоморфологических признаков спорофита для филогенетики папоротников (на примере Cystopteridaceae). . . . .	116
<i>Гусейнова А. Ю., Гарахани П. Х., Асадова И. А.</i> Филогенетические связи видов рода <i>Centaurea</i> L., распространённых в Азербайджане . . . . .	121
<i>Дегтярёва Г. В., Пименов М. Г.</i> Молекулярные данные свидетельствуют о необходимости дальнейшего дробления полифилетического рода <i>Peucedanum</i> (Umbelliferae — Apioidae) . . . . .	124
<i>Добрякова К. С.</i> Секвенирование и молекулярно-филогенетический анализ последовательностей ITS видов <i>Elymus</i> L. трибы Triticeae . . . . .	128
<i>Ежова Т. А.</i> Особенности ствольных клеток и пластичность онтогенеза растений . . . . .	132
<i>Иванов О. В., Маслова Е. В., Колесникова М. А., Игнатов М. С.</i> AREOANA-анализ оцифрованного клеточного строения листа мхов . . . . .	135
<i>Карпунина П. В., Оскольский А. А., Нуралиев М. С., Соколов Д. Д.</i> Возможные пути возникновения гинецеев с одногнёздной завязью в семействе Araliaceae (Apiales) на примере двух видов из рода <i>Polyscias</i> . . . . .	138
<i>Киприянова Л. М., Мглинец А. В.</i> К систематике рдестов подрода <i>Coleogeton</i> (Potamogetonaceae) . . . . .	140

Кириллов А. А. Использование межгенного спейсера <i>trnH-psbA</i> для интерпретации филогенетических отношений в роде <i>Passiflora</i> L. 144	
Клюйков Е. В., Захарова Е. А., Петрова С. Е., Дегтярёва Г. В. Псевдомонокотилия в семействе зонтичные: морфология и происхождение одной семядоли, распределение по таксонам и жизненным формам, географическая приуроченность 148	
Константинова Н. А., Вильнет А. А. Скрытое разнообразие у печёночников: комплексы криптических видов или внутривидовой полиморфизм? . . . . . 153	
Копылов-Гуськов Ю. О., Белоконь М. М. Результаты микросателлитного анализа перистых ковылей из группы родства <i>Stipa dasphylla</i> Европейской части России . . . . . 156	
Кравцова Т. И. О некоторых закономерностях эволюции односемянных плодов . . . . . 160	
Крамина Т. Е., Шанцер И. А. О разнообразии гаплотипов участка <i>trnL-trnF</i> хпДНК в группе <i>Lotus corniculatus</i> L. (секция <i>Lotus</i> рода <i>Lotus</i> L.) и их географическом распространении. . . . . 163	
Креницына А. А., Беленикин М. С., Мельникова Н. В., Дмитриев А. А., Снежкина А. А., Садритдинова А. Ф., Краснов Г. С., Шмыгля И. В., Сперанская А. С. Изучение методом секвенирования второго поколения (454) разнообразия и эволюции генов, кодирующих ингибиторы протеиназ семейства Pin2 (I20) в растениях сем. Solanaceae . . . . . 168	
Кузнецова О. И., Игнатова Е. А. Флора мхов России в свете данных по последовательностям ДНК . . . . . 172	
Куликовский М. С., Гусев Е. С., Кузнецова И. В. Филогения и разнообразие диатомовых водорослей в водоёмах байкальской рифтовой зоны: морфологический и молекулярно-генетический анализ . . . . . 177	
Лобакова Е. С. Развитие представлений о симбиогенезе в работах А. С. Фаминцына, К. С. Мережковского и Б. М. Козо-Полянского . . 178	
Лысков Д. Ф., Пименов М. Г. Систематика рода <i>Prangos</i> в свете молекулярных данных . . . . . 182	
Малашкина Е. В., Кузнецова О. И. К систематике эпилитных видов рода <i>Fissidens</i> из родства <i>F. gracilifolius</i> . . . . . 186	
Маслова Н. П., Кодрул Т. М. Род <i>Platimeliphyllum</i> N. Maslova (Angiospermae) в палеогеновых флорах восточной Азии и Северной Америки и применение морфологической классификации в палеоботанике . . . . . 190	

Матюхин Д. Л. О происхождении брахибласта у <i>Pinus</i> в результате гетеротопии семядольного узла . . . . .	193
Михайлова Ю. В., Родионов А. В. Молекулярно-генетические признаки в систематике и филогенетике <i>Sileneae</i> . . . . .	196
Мишанова Е. В., Семихов В. Ф. Иммунохимическое исследование родов <i>Pseudotsuga</i> Carrière и <i>Larix</i> Mill. и их взаимоотношений с другими родами <i>Pinaceae</i> Adans. в связи с систематикой семейства . . . . .	201
Морозов Г. А. О развитии взглядов на систематическое положение семейств бурых водорослей <i>Halosiphonaceae</i> и <i>Phyllariaceae</i> . . . . .	205
Найдина О. Д. Роль пыльцевых биоиндикаторов из осадков моря Лаптевых в реконструкции эволюции растительности и климата центральной части Сибирской арктики. . . . .	209
Насимович Ю. А., Костина М. В. Гибридикация тополей как фактор их эволюции . . . . .	211
Наугольных С. В. Эволюция, морфология и филогения мараттиевых папоротников из пермских отложений Приуралья и их значение для геосторических реконструкций . . . . .	215
Носов Н. Н., Пунина Е. О., Мачс Э. М., Родионов А. В. Геномный состав и гибридикация в роде <i>Poa</i> L. s.l.: данные молекулярно-филогенетического анализа . . . . .	219
Нотов А. А. Эволюционная морфология высших растений и лихенология: возможные пути междисциплинарного синтеза . . . . .	224
Нуралиев М. С., Вальехо-Роман К. М., Самигуллин Т. Х., Оскольский А. А. Систематика и филогения азиатских видов рода <i>Schefflera</i> s.l.: использование морфологических и молекулярных признаков . . . . .	229
Олонова М. В., Мезина Н. С., Шупоша В. Д. Исследование разнообразия <i>Poa palustris</i> L. (Poaceae) на территории Сибири . . . . .	233
Платонова А. Г. Филогенетические связи <i>Pinus krempfi</i> по данным микроморфологии эпидермы листьев. . . . .	238
Площинская М. Е. Филогенетические аспекты ранних стадий морфогенеза корневых систем <i>Angiospermae</i> . . . . .	243
Повыдыш М. Н., Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П. Базальные бобовые. Систематика и филогения . . . . .	248
Пожидаетев А. Е. Структура многообразия признаков формы живых тел и теории родства и дивергентной эволюции . . . . .	253
Полевова С. В. Сходства и различия в строении пыльцевых зёрен <i>Populus</i> L. и <i>Salix</i> L. ( <i>Salicaceae</i> ). . . . .	258

Полякова Т. А., Шатохина А. В. Филогенетические взаимоотношения российских видов рода <i>Spiraea</i> L. (Rosaceae Juss.) по морфологическим и молекулярным данным . . . . .	263
Савинов И. А. В поисках путей разрешения противоречий между молекулярно-филогенетическими и морфологическими данными в филогении порядка Celastrales . . . . .	266
Савиных Н. П. Разнообразие почек и их роль в адаптациях трав сезонного климата . . . . .	271
Семерикова С. А., Семериков В. Л. Применение мультилокусных ядерных маркеров (AFLP) в исследовании молекулярной систематики и эволюционной истории пихт (род <i>Abies</i> Mill., Pinaceae). . . . .	276
Сидоров Р. А., Трусов Н. А. О возможности привлечения к решению вопроса филогенетических отношений в роде <i>Euopuntis</i> данных ЖК-состава триацилглицеринов ариллузов зрелых плодов. . . . .	280
Соколов Д. Д., Ремизова М. В., Барретт М. Д., Конран Дж. Д., Рудалл П. Дж. Морфологическое разнообразие и эволюция Centrolepidaceae (Poales) . . . . .	285
Спирина У. Н., Игнатов М. С. О факторах, определяющих редукцию перистома мхов . . . . .	287
Тарасевич В. Ф., Вознесенская Е. В., Котеева Н. К. Морфология пыльцевых зёрен семейства Cleomaceae в связи с вопросами его систематики и эволюции. . . . .	290
Теклёва М. В., Полевова С. В. Морфология и ультраструктура спородермы в систематике рода <i>Quercus</i> L. . . . .	295
Темралева А. Д., Москаленко С. В., Дронова С. А. Диаκριтические морфологические признаки в молекулярной систематике зелёных водорослей . . . . .	300
Тимонин А. К. Возможность использования тератов как источник филогенетической информации . . . . .	305
Титова Г. Е., Виноградова Г. Ю. Об эндопахихалазии семязачатка в роде <i>Allium</i> и значении этого признака для систематики и филогении сем. Alliaceae. . . . .	311
Украинская У. А. Разнообразие жизненных форм как важный таксономический признак в роде <i>Semenovia</i> Regel et Herder (Ariaceae) . . . . .	316
Фёдорова Т. А., Александров О. С., Карлов Г. И. Идентификация и предварительный таксономический состав комплекса <i>Chenopodium album</i> L. s.l. (Chenopodiaceae Juss.) России по данным молекулярно-филогенетического и молекулярно-цитогенетического анализа . . . . .	321

Федосов В. Э. Микроэволюция мхов севера Голарктики в связи с комплексным геохимически-климатическим градиентом . . . . .	325
Чичканова Е. С. Использование некоторых морфологических особенностей семян в таксономии видов рода <i>Rebutia</i> K. Schum. . . . .	330
Чубатова Н. В. Сокращение периода активности камбия в стебле княжиков ( <i>Clematis</i> sect. <i>Atragene</i> ) как проявление стратегии существования растения в условиях короткого вегетационного сезона . . . . .	333
Шамров И. И. Стерилизация и возможные функции дополнительного плодолистика при формировании 3-гнёздной завязи в тетракарпеллятном гинецее <i>Canarium pimela</i> (Burseraceae). . . . .	339
Шнеер В. С. Полиплоидные хромосомные расы (цитотипы) у покрытосеменных, их происхождение, динамика и вклад в видообразование . . . . .	344
Logacheva M. D., Samigullin T. H., Valiejo-Roman C. M. Complete plastid genome of the holoparasitic <i>Lathraea squamaria</i> L. (Orobanchaceae) . . . . .	349
Seregin A. P., Friesen N. Molecular and morphological revision reveals different evolution patterns in <i>Allium</i> sect. <i>Oreiprason</i> and sect. <i>Falcatifolia</i> (Amaryllidaceae) . . . . .	353
Sinjushin A. A., Belyakova A. S. Ontogeny, variation and evolution of inflorescence structure in some members of tribe Fabeae (Faboideae: Fabaceae) . . . . .	357
Sukhorukov A. P., Nilova M. V. Diversity of carpological characters and divergence in Amaranthaceae . . . . .	361
Yurtseva O. V., Kuznetsova O. I., Bobrova V. K., Troitsky A. V. Molecular phylogeny of <i>Atraphaxis</i> (Polygoneae, Polygonaceae) based on ITS and <i>trnL-F</i> data . . . . .	365
Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J. H. A. New data on the exine ultrastructure of fossil cycads . . . . .	370



## ПРЕДИСЛОВИЕ

---

Настоящее, тринадцатое, Московское совещание по филогении растений собирается спустя почти полвека после состоявшегося в апреле 1962 г. на Биолого-почвенном факультете МГУ совещания по филогении растений, которое положило начало традиции регулярных Московских совещаний по данной проблематике, организуемых силами сотрудников кафедры высших растений. 1962-й год — это предпоследний год, когда кафедрой высших растений заведовал Константин Игнатьевич Мейер, скончавшийся в марте 1965 г. — почти полвека тому назад. Это совпадение — при всей его случайности и условности «круглых дат» — глубоко символично. Хотя в силу преклонного возраста и надвигавшейся тяжёлой болезни К.И. не имел непосредственного отношения к этому совещанию, его роль отнюдь нельзя сводить лишь к формальному согласию заведующего на участие сотрудников кафедры в этом мероприятии.

К. И. Мейер возглавлял кафедру высших растений в один из наиболее проблемных периодов её истории. Основанная в 1804 г., кафедра в целом весьма успешно просуществовала до 1932 г., когда в очередном пароксизме подражания «цивилизованному человечеству» не была, как и остальные кафедры биологического факультета, упразднена как пережиток прошлого. Заменить кафедру был призван отдел морфологии и систематики высших растений Института ботаники при Московском университете. На долю К.И. выпало наладить на базе этого отдела дезорганизованный учебный процесс, затем, в 1938 г., — восстанавливать кафедру высших растений, организовывать её работу в 1941–1942 гг. в прифронтной Москве (кафедра высших растений не была эвакуирована вместе с большинством подразделений Московского университета), незаметно, но действительно противостоять натиску «мичуринской биологии» в 1948–1949 и 1958 гг., налаживать работу кафедры в новом здании биологического факультета в 1954–1955 гг.

Всё это время кафедра не просто выживала, но успешно развивалась. Происходила неизбежная смена поколений. В штат кафедры приходили сотрудники без классического гимназического образования, не имевшие возможности учиться или стажироваться в ведущих мировых ботанических центрах, а подчас и недостаточно владеющие иностранными языками чтобы эффективно пользоваться даже той

весьма ограниченной научной литературой, которая поступала в страну сквозь «железный занавес». В таких обстоятельствах кафедра легко могла утратить культуру научной работы и преподавания, скатившись до уровня глубоко местечкового структурного подразделения. Этого не произошло — и в первую очередь благодаря К. И. Мейеру, чей каждодневный пример поддерживал высокие стандарты исследовательской и педагогической работы. Ещё с дореволюционных времён К.И. сохранял личные связи с ведущими зарубежными ботаниками, благодаря чему получал современную научную литературу, подчас не доступную другими способами, и не упускал случая снабжать зарубежных коллег оттисками не только своих собственных публикаций, но и публикаций своих коллег и учеников. Благодаря этому кафедра никогда полностью не выпадала из мировой науки.

С 1910-х гг. К. И. Мейер в своих исследованиях регулярно обращался к проблемам эволюции растений. Его стойкий интерес к эволюционной проблематике и безоговорочный авторитет среди советских ботаников, несомненно, стимулировали развитие эволюционной тематики в работах сотрудников кафедры высших растений. Свой опыт разработки проблем эволюционной ботаники К.И. подытожил в монографии «Морфогения высших растений», вышедшей из печати в 1958 г. В 1950-е же годы эволюционные исследования на кафедре проводили Л. М. Кречетович, Н. Н. Каден, И. А. Борзова, А. Н. Сладков, В. Н. Тихомиров, Г. Ю. Загородняя, были заложены прочные основы последующих эволюционно-ботанических работ. Поэтому организация совещания по филогении растений в 1962 г. стала вполне закономерным этапом развития кафедры высших растений.

Сам К. И. Мейер понимал филогению широко — не столько как генеалогию таксонов, сколько как их эволюционное развитие, включая и семофилез. Такое широкое, комплексное, восприятие филогении характеризует и тематику первого и всех последующих совещаний. Первое совещание состоялось через 4 года после Пятого совещания по филогении растений Всесоюзного ботанического общества, прошедшего в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Каковы бы ни были скрытые и явные мотивы организации московского совещания по той же теме, но пятое совещание ВБО оказалось последним, а вслед за первым московским — последовала череда следующих совещаний, которые стали зримым проявлением устойчивого интереса ботаников кафедры высших растений к вопросам эволюции

растений — интереса, во многом сформировавшегося под непосредственным влиянием К. И. Мейера, 100-летию со дня рождения которого было посвящено VI Московское совещание по филогении растений 1981 года.

Соответственно развитию науки в тематике совещаний все бóльшее место занимают молекулярно-генетические работы, но по-прежнему находится место и исследованиям, выполняемым в русле традиционных эволюционно-морфологических, в широком смысле, подходов. В этом также можно видеть продолжение мейеровского влияния: при его руководстве кафедрой на ней появились целые новые направления, такие как анатомия растений, биоморфология, карпология, палинология — и при том не взамен, а в дополнение к работам по эмбриологии, морфологии, флористике, принесшие кафедре заслуженный авторитет среди ботаников страны. В результате многограннее становилась научная деятельность кафедры, содержательнее и полноценнее — образование. От сочетания разных подходов к выявлению филогении растений интереснее, содержательнее и значимее становились и Московские совещания по филогении растений.

Хочется надеяться, что XIII Московское совещание по филогении растений не пройдет незамеченным ботанической общественностью и не станет лебединой песнью ботанической филогенетике на Биологическом факультете Московского университета.

На обложке сборника материалов воспроизведён хранящийся на кафедре высших растений портрет К. И. Мейера, выполненный в стиле флорентийской мозаики из листьев и лепестков растений. Столь уникальный портрет как нельзя лучше подчёркивает уникальность личности Константина Игнатьевича и уникальность той роли, которую он сыграл в истории кафедры, становлении на ней филогенетических исследований и появлении традиции регулярно организовывать Московские совещания по филогении растений.

*А. К. Тимонин*

## СОСТАВ ОРГКОМИТЕТА

---

*А. К. Тимонин* (председатель) — доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой высших растений биологического факультета;

*Д. Д. Соколов* — доктор биологических наук, профессор кафедры высших растений биологического факультета;

*М. А. Ахметьев* — доктор геолого-минералогических наук, профессор, заведующий лабораторией палеофлористики Геологического института РАН;

*Р. П. Барыкина* — доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры высших растений биологического факультета;

*Г. А. Белякова* — кандидат биологических наук, доцент, заместитель декана по дополнительному образованию биологического факультета;

*Т. А. Ежова* — доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры генетики биологического факультета;

*Н. Е. Завьялова* — кандидат биологических наук, заведующий лабораторией палеоботаники Палеонтологического института РАН;

*А. С. Зернов* — доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры высших растений биологического факультета;

*М. С. Игнатов* — доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией гербарий ГБС РАН;

*Н. А. Константинова* — доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией флоры и растительных ресурсов ПАБСИ КНЦ РАН;

*М. Д. Логачёва* — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела эволюционной биохимии НИИ ФХБ имени А. Н. Белозерского;

*В. С. Новиков* — доктор биологических наук, профессор, директор Ботанического сада МГУ;

*М. Г. Пименов* — доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Ботанического сада МГУ;

*Е. Э. Северова* — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ведущий научный сотрудник кафедры высших растений биологического факультета;

*А. В. Троицкий* — доктор биологических наук, профессор, заведующий отделом эволюционной биохимии НИИ ФХБ имени А. Н. Белозерского;

*И. А. Шанцер* — доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории гербарий ГБС РАН;

*М. С. Нуралиев* (секретарь) — кандидат биологических наук, младший научный сотрудник кафедры высших растений биологического факультета.

## СПИСОК УЧАСТНИКОВ СОВЕЩАНИЯ

---

### **Александров Олег Сергеевич**

Российский государственный аграрный университет — МСХА  
им. К. А. Тимирязева (Россия, Москва)  
e-mail: olegsandrov@gmail.com

### **Асадова Ильхама Азиз гызы**

Институт Ботаники НАН Азербайджана (Азербайджан, Баку)

### **Ахметьев Михаил Алексеевич**

Геологический институт РАН (Россия, Москва)  
e-mail: akhmetiev@ginras.ru

### **Бакалин Вадим Андреевич**

Ботанический сад-институт ДВО РАН (Россия, Владивосток)  
Биолого-почвенный институт ДВО РАН (Россия, Владивосток)

### **Бартиш Игорь Владимирович**

Department of Genetic Biology, Institute of Botany, Academy of Sciences  
(Czech Republic, Průhonice)

### **Барыкина Римма Павловна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: barykina28@mail.ru

### **Беленикин Максим Сергеевич**

ГБОУ ВПО РНИМУ им. Н. И. Пирогова (Россия, Москва)

### **Белоконь Марьяна Михайловна**

Институт общей генетики имени Н. И. Вавилова РАН (Россия, Москва)

### **Белякова Александра Сергеевна (Belyakova Alexandra S.)**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра физиологии человека и животных

### **Белякова Галина Алексеевна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра микологии и альгологии  
e-mail: adm-odo@yandex.ru

### **Бобров Александр Андреевич**

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (Россия,  
Борок)  
e-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru

**Боброва Вера Константиновна (Bobrova Vera K.)**

НИИ физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)

**Борисюк Алексей Анатольевич**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: galium@yandex.ru

**Бугдаева Евгения Васильевна**

Биолого-почвенный институт ДВО РАН (Россия, Владивосток)

**Вальехо-Роман Кармэн Мануэльевна (Vallejo-Roman Carmen M.)**

НИИ физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
e-mail: vallejo@genebee.msu.su

**Васюков Владимир Михайлович**

Институт экологии Волжского бассейна РАН (Россия, Тольятти)  
e-mail: vvasjukov@yandex.ru

**Вильнет Анна Александровна**

Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина  
КНЦ РАН (Россия, Кировск)  
e-mail: anya\_v@list.ru

**Виноградова Галина Юрьевна**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: vinogradova-galina@binran.ru

**Виноградова Юлия Константиновна**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)  
e-mail: gbsad@mail.ru

**Вишняков Василий Сергеевич**

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (Россия, Борок)  
e-mail: aeonium25@mail.ru

**Власова Елена Викторовна**

Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства (Россия, Москва)  
e-mail: stevlas@yandex.ru

**Вознесенская Елена Викторовна**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)

**Волкова Ольга Александровна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: centaurea57@yandex.ru

**Гаврилова Ольга Анатольевна**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: olgabin@rambler.ru

**Галкина Мария Андреевна**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)  
e-mail: mawa.galkina@gmail.com

**Гарахани Парвана Хосров гызы**

Институт Ботаники НАН Азербайджана (Азербайджан, Баку)

**Гельтман Дмитрий Викторович**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: geltman@binran.ru

**Гололобова Мария Александровна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра микологии и альгологии  
e-mail: gololobovama@mail.ru

**Гоманьков Алексей Владимирович**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: gomankov@mail.ru

**Гончаров Михаил Юрьевич**

Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: mgonch@mail.ru

**Горденко Наталья Владиславовна**

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН (Россия, Москва)

**Горюнова Светлана Валерьевна**

Институт общей генетики имени Н. И. Вавилова РАН (Россия, Москва)  
e-mail: orang2@yandex.ru

**Гуреева Ирина Ивановна**

Томский государственный университет (Россия, Томск)  
e-mail: gureyeva@yandex.ru

**Гусев Евгений Сергеевич**

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (Россия, Борок)

**Гусейнова Арзу Юсиф гызы**

Институт Ботаники НАН Азербайджана (Азербайджан, Баку)

e-mail: a.huseynova@mail.ru

**Дегтярёва Галина Викторовна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)

Ботанический сад

e-mail: degavi@mail.ru

**Дмитриев Алексей Александрович**

Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта (Россия, Москва)

**Добрякова Ксения Сергеевна**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)

e-mail: kdobryakova@mail.ru

**Дронова София Алексеевна**

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения  
РАН (Россия, Пущино)

Пущинский государственный естественно-научный институт (Россия, Пущино)

**Ежова Татьяна Анатольевна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)

Кафедра генетики

e-mail: ezhova2001@mail.ru

**Завьялова Наталья Евгеньевна (Zavialova Natalia)**

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН (Россия, Москва)

e-mail: zavial@mail.ru

**Zalewska-Galosz Joanna (Залевска-Галош Йоанна)**

Institute of Botany, Jagiellonian University (Poland, Kraków)

**Захарова Екатерина Андреевна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)

Ботанический сад

e-mail: eazakhar@yandex.ru

**Иванов Олег Викторович**

Физический институт имени П. Н. Лебедева РАН (Россия, Москва)

e-mail: ivanov@td.lpi.ru

**Игнатов Михаил Станиславович**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)

e-mail: misha\_ignatov@list.ru



**Игнатова Елена Анатольевна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра геоботаники  
e-mail: arctoa@list.ru

**Калиниченко Ирина Михайловна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: kaliniche@mail.ru

**Карасёв Евгений Владимирович**

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН (Россия, Москва)  
e-mail: karasev@paleo.ru, berichtenvak@gmail.com

**Карлов Геннадий Ильич**

Российский государственный аграрный университет — МСХА  
им. К. А. Тимирязева (Россия, Москва)  
e-mail: karlovvg@gmail.com

**Карпунина Полина Владимировна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: p.karpunina@yandex.ru

**Киприянова Лаура Мингалиевна**

Институт водных и экологических проблем СО РАН (Россия, Новосибирск)  
e-mail: kibr@iwer.nsc.ru

**Кириллов Алексей Александрович**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)  
e-mail: aleks-kirillov@mail.ru

**Клюйков Евгений Васильевич**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Ботанический сад  
e-mail: kljuikov@gmail.com

**Кодрул Татьяна Михайловна**

Геологический институт РАН (Россия, Москва)  
e-mail: tkodrul@gmail.com

**Колесникова Мария Алексеевна**

Московский физико-технический институт (Россия, Москва)

**Константинова Надежда Алексеевна**

Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина  
КНЦ РАН (Россия, Кировск)  
e-mail: nadya50@list.ru

**Копылов-Гуськов Юрий Олегович**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: yurez-kg@yandex.ru

**Костина Марина Викторовна**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)

**Котеева Нурия Каюмовна**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)

**Кравцова Татьяна Ивановна**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: kraveleon@yandex.ru

**Крамина Татьяна Евгеньевна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: tkramina@yandex.ru

**Краснов Георгий Сергеевич**

Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта (Россия, Москва)

**Криницына Анастасия Александровна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: ankrina@gmail.com

**Кузнецов Александр Александрович**

Томский государственный университет (Россия, Томск)  
e-mail: ys.tsu@mail.ru

**Кузнецова Ирина Валерьевна**

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (Россия, Борок)

**Кузнецова Оксана Ивановна (Kuznetsova Oхana I.)**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)  
e-mail: oikuznets@gmail.com

**Куликовский Максим Сергеевич**

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (Россия, Борок)  
e-mail: max-kulikovsky@yandex.ru

**Леонов Михаил Васильевич**

МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
e-mail: Leonov\_M\_W@cs.msu.ru

**Лобакова Елена Сергеевна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра биоинженерии  
e-mail: elena.lobakova@rambler.ru

**Логачёва Мария Дмитриевна (Logacheva Maria D.)**

НИИ физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
e-mail: maria.log@gmail.com

**Лысков Дмитрий Федорович**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: df.lyskov@yandex.ru

**Майоров Сергей Робертович**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: saxifraga@mail.ru

**Малашкина Елена Владимировна**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)  
e-mail: 345901@gmail.com

**Маркевич Валентина Саввична**

Биолого-почвенный институт ДВО РАН (Россия, Владивосток)

**Маслова Елена Владимировна**

Белгородский государственный университет (Россия, Белгород)  
e-mail: e\_maslova@list.ru

**Маслова Наталья Павловна**

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН (Россия, Москва)

**Матюхин Дмитрий Леонидович**

Российский государственный аграрный университет — МСХА им. К. А. Тимирязева (Россия, Москва)  
e-mail: botanika@timacad.ru, botanika2@timacad.ru

**Мачс Эдуард Модрисович**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)

**Мглинец Анатолий Васильевич**

Институт цитологии и генетики СО РАН (Россия, Новосибирск)

**Мезина Наталья Сергеевна**

Томский государственный университет (Россия, Томск)

**Мельникова Наталия Владимировна**

Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта (Россия, Москва)

**Михайлова Юлия Владимировна**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)

e-mail: mjulka@gmail.com

**Мишанова Екатерина Викторовна**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)

e-mail: chemosyst@list.ru

**Мовергоз Екатерина Андреевна**

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (Россия,

Борок)

**Морозов Григорий Александрович**

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена (Россия, Санкт-Петербург)

e-mail: dartost1@rambler.ru

**Москаленко Светлана Валентиновна**

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Россия, Пушкино)

**Мотылёва Светлана Михайловна**

Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства (Россия, Москва)

e-mail: motyleva\_svetlana@mail.ru

**Мочалова Ольга Александровна**

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН (Россия, Магадан)

**Найдина Ольга Дмитриевна**

Геологический институт РАН (Россия, Москва)

e-mail: naidina@ilran.ru

**Насимович Юрий Андреевич**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)

e-mail: ocanire@gmail.com

**Наугольных Сергей Владимирович**

Геологический институт РАН (Россия, Москва)

e-mail: naugolnykh@list.ru

**Нилова Майя Владимировна (Nilova Maya V.)**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)

Кафедра высших растений

e-mail: nilova\_maja@mail.ru

**Новиков Владимир Сергеевич**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Ботанический сад

**Носов Николай Николаевич**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: nnosov2004@mail.ru

**Носова Наталья Владимировна**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)

**Нотов Александр Александрович**

Тверской государственный университет (Россия, Тверь)  
e-mail: anotov@mail.ru

**Нуралиев Максим Сергеевич**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
Совместный Российско-Вьетнамский Тропический Научный и Технологический Центр (Вьетнам, Ханой)  
e-mail: max.nuraliev@gmail.com

**Олонова Марина Владимировна**

Томский государственный университет (Россия, Томск)  
olonova@list.ru

**Оскольский Алексей Асафьевич**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)  
Ботанический музей  
University of Johannesburg (South Africa, Johannesburg)  
Department of Botany and Plant Biotechnology  
e-mail: aoskolski@gmail.com

**Петрова Светлана Евгеньевна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: petrovasveta@list.ru

**Пименов Михаил Георгиевич**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Ботанический сад

**Платонова Анна Глебовна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: platon-anna@yandex.ru

**Площинская Мария Евгеньевна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: ploshinskaya@rambler.ru

**Повыдыш Мария Николаевна**

Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: mpovydysh@yandex.ru

**Пожидаев Андрей Евгеньевич**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: рае62@mail.ru

**Полева Светлана Вячеславовна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: svetlanapolevova@mail.ru

**Полякова Татьяна Александровна**

Институт общей генетики имени Н. И. Вавилова РАН (Россия, Москва)  
e-mail: tat-polyakova@yandex.ru

**Пунина Елизавета Ольгердовна**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)

**Ремизова Маргарита Васильевна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: transgression@yandex.ru

**Родионов Александр Викентьевич**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)

**Савинов Иван Алексеевич**

Московский государственный университет пищевых производств (Россия, Москва)  
e-mail: savinovia@mail.ru

**Савиных Наталья Павловна**

Вятский государственный гуманитарный университет (Россия, Киров)  
Институт естественных наук  
e-mail: botany@vshu.kirov.ru, savva\_09@mail.ru

**Садритдинова Асия Фаязовна**

Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта (Россия, Москва)

**Самигуллин Тагир Халафович (Samigullin Tahir H.)**

НИИ физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского МГУ имени  
М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
e-mail: samigul@belozersky.msu.ru

**Северова Елена Эрастовна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: elena.severova@mail.ru

**Семериков Владимир Леонидович**

Институт экологии растений и животных УО РАН (Россия, Екатеринбург)

**Семерикова Светлана Александровна**

Институт экологии растений и животных УО РАН (Россия, Екатеринбург)  
e-mail: s.a.semerikova@ipae.uran.ru

**Семихов Владимир Фаресович**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)  
e-mail: chemosyst@list.ru

**Серёгин Алексей Петрович (Seregin Alexey P.)**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра геоботаники  
e-mail: botanik.seregin@gmail.com

**Сидоров Роман Александрович**

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН (Россия, Москва)  
e-mail: roman.sidorov@mail.ru

**Синюшин Андрей Андреевич (Sinjushin Andrey A.)**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра генетики  
e-mail: asinjushin@mail.ru

**Снежкина Анастасия Владимировна**

Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта (Россия, Москва)

**Соколов Дмитрий Дмитриевич**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: sokoloff-v@yandex.ru

**Сперанская Анна Сергеевна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: hanna.s.939@gmail.com

**Спирина Ульяна Николаевна**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)  
Тверской государственный университет (Россия, Тверь)  
e-mail: ulayspirina@mail.ru

**Сухоруков Александр Петрович (Sukhorukov Alexandr P.)**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: suchor@mail.ru

**Тарасевич Валентина Фёдоровна**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: tarasevichvf@mail.ru

**Теклёва Мария Владимировна**

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН (Россия, Москва)  
e-mail: tekleva@mail.ru

**Темралеева Анна Дисенгалиевна**

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения  
РАН (Россия, Пущино)  
temraleeva.anna@gmail.com

**Тимонин Александр Константинович**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: timonin58@mail.ru

**Титова Галина Евгеньевна**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: galina\_titova@mail.ru

**Троицкий Алексей Викторович (Troitsky Alexey V.)**

НИИ физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского МГУ имени  
М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
e-mail: bobr@genebee.msu.su

**Трусов Николай Александрович**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)  
e-mail: n-trusov@mail.ru

**Украинская Ульяна Алексеевна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Ботанический сад  
e-mail: ulja\_ukr@mail.ru



**Федосов Владимир Эрнстович**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра геоботаники  
e-mail: fedosov\_v@mail.ru

**Фёдорова Татьяна Анатольевна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: togreya@mail.ru

**Фризен Николай Вальтерович (Friesen Nikolai V.)**

University of Osnabrück, Botanical Garden (Germany, Osnabrück)

**Чемерис Елена Валентиновна**

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (Россия, Борок)

**Чичканова Елена Сергеевна**

Донецкий ботанический сад НАН Украины (Украина, Донецк)  
e-mail: 30alenka-elenka@mail.ru

**Чубатова Нина Владимировна**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: ninachubatova@mail.ru

**Шамров Иван Иванович**

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена (Россия, Санкт-Петербург)  
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: ivan.shamrov@gmail.com

**Шанцер Иван Алексеевич**

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН (Россия, Москва)  
e-mail: ischanzer@gmail.com

**Шатохина Анна Валерьевна**

Институт общей генетики имени Н. И. Вавилова РАН (Россия, Москва)

**Шипоша Валерия Дмитриевна**

Томский государственный университет (Россия, Томск)

**Шмыгля Ирина Валентиновна**

ВНИИКС им. А. Г. Лорха (Россия, Коренево)

**Шнеер Виктория Семеновна**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)  
e-mail: shneyer@rambler.ru

**Эрст Андрей Сергеевич**

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, Новосибирск)

**Юрцева Ольга Витальевна (Yurtseva Olga V.)**

Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова (Россия, Москва)  
Кафедра высших растений  
e-mail: olgayurtseva@yandex.ru

**Яковлев Геннадий Павлович**

Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия (Россия, Санкт-Петербург)  
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (Россия, Санкт-Петербург)

**Barrett Matthew D. (Барретт Мэттью Д.)**

Botanic Gardens and Parks Authority (Australia, Perth)  
The University of Western Australia (Australia, Perth)  
Western Australian Herbarium (Australia, Perth)

**Bayleran Bruce (Байлеран Брюс)**

Wood Identification Services (USA, Newark)  
e-mail: baywoodid@aol.com

**Conran John G. (Конран Джон Г.)**

The University of Adelaide (Australia, Adelaide)

**Rudall Paula J. (Рудалл Пола Дж.)**

Royal Botanic Gardens, Kew (Great Britain, Richmond)

**van Konijnenburg-van Cittert Johanna H.A. (Ван Конийненбург-Ван Циттерт Йоханна)**

Utrecht University (The Netherlands, Utrecht)  
Laboratory of Palaeobotany and Palynology

Изучение филогении растений на разных уровнях и разными методами всегда было в числе приоритетных научных направлений ботанических кафедр Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова. И поэтому неслучайно именно в его стенах были проведены первые московские филогенетические совещания, ставшие уже традиционными. С. С. Станков, открывая 22 апреля 1962 года Первое Московское совещание, сказал, что московская ботаническая школа внесла серьёзный вклад в разработку вопросов «большой филогении», и для созыва совещания в Москве были все предпосылки. Идея проведения совещания под эгидой МОИП принадлежала А. В. Благовещенскому, много лет возглавлявшему Ботаническую секцию МОИП, и В. Н. Тихомирову, секретарю секции. Эти начинания были активно поддержаны К. И. Мейером, заведующим кафедрой высших растений Московского университета. И все последующие заведующие кафедрами высших и низших растений принимали активное участие в организации, редактировании материалов и проведении совещаний. С каждым годом расширяется тематика совещаний, растёт число их участников. Не угасает интерес современных исследователей и к материалам прошлых лет. Однако здесь есть один недостаток. Опубликованные материалы в ряде случаев не очень удачно оформлены с издательской точки зрения, что затрудняет их поиск. Вряд ли это вина кураторов совещаний, скорее — трудности публикаций тех лет. Чтобы облегчить поиск источников и правильность их цитирования, ниже в хронологическом порядке приведён список всех материалов Московских совещаний по филогении растений. Библиографическое описание выполнено непосредственно с изданий («*de visu*») и в соответствии с требованиями действующих государственных стандартов.

## **I совещание, 22–25 апреля 1962 г.**

Непосредственно к совещанию материалы не издавались.

Тихомиров В. Н. Первое Московское совещание по филогении растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1964. — Т. 69, вып. 1. — С. 153–157. Краткие аннотации докладов совещания.

Проблемы филогении растений / МОИП; ред. кол.: А. В. Благовещенский, Н. Н. Константинов, В. Н. Тихомиров; отв. ред. А. В. Благовещенский. — М.: Наука, 1965. — 268 с. — (Тр. МОИП; т. 13).

Сборник статей, написанных на основе докладов совещания.

## **II совещание, 22–25 марта 1964 г.**

Второе Московское совещание по филогении растений, 20–25 марта 1964 г.: тез. докл. / МОИП, Бот. секция; отв. ред.: А. В. Благовещенский, В. Н. Тихомиров. — М., 1964. — 103 с.

## **III совещание, 25–27 апреля 1967 г.**

Совещание носило несколько особый характер: на его заседаниях было заслушано только четыре больших доклада. К началу совещания материалы не публиковались.

Проблемы филогении высших растений / АН СССР; МОИП; отв. ред.: А. В. Благовещенский, Б. А. Старостин, Е. Б. Алексеев. — М.: Наука, 1974. — 196 с. — (Тр. МОИП; т. 51).

Сборник статей, отражающих содержание некоторых докладов III и последующего IV Московских совещаний.

## **IV совещание, 12–15 октября 1971 г.**

Четвёртое Московское совещание по филогении растений: (тез. докл. совещ. 12–15 окт. 1971 г.): [в 2 ч.] / МОИП, Секция бот.; отв. ред. В. Н. Тихомиров. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1971. — Ч. 1. — 137 с.; Ч. 2. — 99 с.

Проблемы филогении высших растений... — М., 1974... (см. выше, III совещание).

Проблемы филогении низших растений / АН СССР; МОИП; отв. ред. М. В. Горленко. — М.: Наука, 1974. — 115 с.

Сборник материалов IV совещания.

## **V совещание, 21–25 декабря 1976 г.**

Материалы Пятого Московского совещания по филогении растений (дек. 1976 г.) / МОИП, Секция бот.; отв. ред. В. Н. Тихомиров. — М.: Наука, 1976. — 203 с.

## **VI совещание, 23–28 декабря 1981 г.**

Морфологическая эволюция высших растений: (материалы VI Моск. совещ. по филогении растений, посвящ. 100-летию со дня

рождения проф. Моск. ун-та Константина Игнатьевича Мейера, дек. 1981 г.) / МОИП; отв. ред. В. Н. Тихомиров. — М.: Наука, 1981. — 158 с.

Филогения высших растений: материалы VI Моск. совещ. по филогении растений, посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Моск. ун-та Константина Игнатьевича Мейера, дек. 1981 г.) / МОИП; отв. ред. В. Н. Тихомиров. — М.: Наука, 1982. — 173 с.

Филогения низших растений: (материалы VI Моск. совещ. по филогении растений) / МОИП, Секция бот.; отв. ред. М. В. Горленко. — М.: Наука, 1981. — 51 с.

### **VII совещание, декабрь 1986 г.**

Современные проблемы филогении растений: [материалы VII Моск. совещ. по филогении растений] / МОИП, Секция бот; отв. ред. В. Н. Тихомиров. — М.: Наука, 1986. — 107 с.

Информация о том, что это материалы VII совещания, почерпнута из «Предисловия» В. Н. Тихомирова.

Источники информации в филогенетической систематике растений / МОИП, Секция бот; отв. ред. В. Н. Тихомиров. — М.: Наука, 1986. — 90 с.

В этой книге нет никакого указания на принадлежность материалов к VII совещанию. Однако она была подписана в печать одновременно с вышеприведённым сборником и издана к VII совещанию, поэтому всё же целесообразно включить её в наш перечень.

### **VIII совещание, декабрь 1991 г.**

Филогения и систематика растений: (материалы VIII Моск. совещ. по филогении растений) / МОИП; МГУ им. М. В. Ломоносова; отв. ред. В. Н. Тихомиров. — М.: Наука, 1991. — 148 с.

Общебиологические аспекты филогении растений: материалы VIII Моск. совещ. по филогении растений / МОИП; отв. ред. В. Н. Тихомиров. — М.: Наука, 1991. — 124 с.

### **IX совещание, 23–25 декабря 1996 г.**

IX Московское совещание по филогении растений: материалы / МОИП, Секция бот.; Каф. высших растений Биол. фак. МГУ им. М. В. Ломоносова; под ред. В. Н. Тихомирова. — М., 1996. — 164 с.

## **Х совещание, 27–29 января 2000 г.**

Х Московское совещание по филогении растений. Посвящается памяти В. Н. Тихомирова: материалы / МОИП, Секция бот.; МГУ им. М. В. Ломоносова, Каф. морфол. и систем. высших растений; под ред. Л. И. Лотовой и А. П. Меликяна. — М., 1999. — 208 с.

## **XI совещание, 28–31 января 2003 г.**

XI Международное совещание по филогении растений: тез. докл. (Москва, 28–31 янв. 2003 г.) / МГУ им. М. В. Ломоносова, Биол. фак., Каф. высших растений, Бот. сад; МОИП; Секция биол. и экол. РАЕН; РФФИ; ред. кол.: В. С. Новиков, А. К. Тимонин, А. В. Щербаков. — М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. — 143 с.

## **XII совещание, 2–7 февраля 2010 г.**

XII Московское совещание по филогении растений, посвящ. 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: материалы (Москва, 2–7 февр. 2010 г.) / МГУ им. М. В. Ломоносова, Биол. фак., Бот. сад; Секция биол. и экол. РАЕН; ред. кол.: А. К. Тимонин и др. — М.: Т-во науч. изданий КМК, 2010. — 350 с.

## **Совещание по филогении центросеменных, декабрь 1977 г.**

Материалы совещания по филогении центросеменных / МГУ им. М. В. Ломоносова, Биол. фак; отв. ред. А. Н. Сладков. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. — 67 с.

Это совещание стоит особняком и никак не связано с традиционными вышеперечисленными филогенетическими совещаниями. Его целью было объединение усилий и координация работ отечественных исследователей этой обширной и крайне интересной в эволюционном отношении таксономической группы. Так как совещание также отражает проблемы филогении растений и проходило в стенах Московского университета, то целесообразно включить его в наш перечень.

*М. В. Леонов, В. С. Новиков*

В Ботаническом саду МГУ продолжается совместный с факультетом ВМК МГУ проект по созданию электронных пополняемых дисков, посвящённых отечественным ботаникам, связанным в первую очередь с Московским университетом и МОИП. При этом мы не только преобразуем в электронную форму известные ранее данные, но и ведём поиск новых, малоизвестных и практически неизвестных фактов. Публикация таких материалов — дело не простое, хотя никто открыто не будет выступать против того, что память об ушедших коллегах достойна не только упоминания в связи с юбилеями. Приведём малоизвестное, к сожалению, высказывание на эту тему А. С. Пушкина: «Дикость, подлость и невежество не уважает прошедшего, пресмыкаясь перед одним настоящим». К счастью, кроме печатных изданий, появилась возможность накапливать биографические, архивные и мемуарные сведения в электронной форме и издавать их малыми тиражами. В провинциальных библиотеках страны можно брать на абонементе материалы на дисках. Правда, такой формы обслуживания ещё нет в библиотеках Московского университета, но есть надежда, что появится.

В связи с 50-летием со дня смерти замечательного русского ботаника и педагога, заведующего кафедрой высших растений МГУ (1938–1963), директора Ботанического сада МГУ (1940–1948), воспитавшего несколько поколений ботаников, Константина Игнатьевича Мейера мы решили собрать в электронной форме сведения о жизни и творчестве этого крупного ботаника, удивительно скромного и интеллигентного человека. В первую очередь — это статьи С. Ю. Липшица, В. Н. Тихомирова, Л. В. Кудряшова, И. Г. Серебрякова, опубликованные в основном в Бюллетенях МОИП. Среди них особенно выделяется своей полнотой статья С. Ю. Липшица и П. А. Баранова «Семидесятипятилетие Константина Игнатьевича Мейера» (Липшиц, Баранов, 1956). Важные дополнительные сведения приведены в работе В. Н. Тихомирова, написанной к годовщине смерти К. И. Мейера (Тихомиров, 1966).

Об исследованиях К. И. Мейера водорослей Байкала в том же году написано в работе А. П. Скабичевского (Скабичевский, 1966).

Второй очень интересный источник — это Центральный Государственный Архив Москвы (ЦГАМ), где в фонде 418 хранятся личные дела дореволюционных студентов Московского университета. В личном деле студента Константина Мейера — прошение на имя ректора Московского университета от сына статского советника принять его на естественное отделение физико-математического факультета, копия метрического свидетельства о рождении и крещении, аттестат зрелости, формулярный список о службе отца, фотография выпускника Рязанской гимназии, обязательство не вступать ни в какие общества и другие любопытные документы.

Третий источник — Архив МГУ на Ленинских горах. В личном деле профессора К. И. Мейера — приказы о назначениях, автобиографии, написанные в разные годы, списки печатных трудов.

Среди современных публикаций нужно отметить учебно-методическое пособие (Лотова и др., 2004), выпущенное к 200-летию кафедры ботаники Московского университета.

Но самым неожиданным источником для нас оказались неопубликованные до сих пор воспоминания внука И. Н. Горожанкина, археолога Леонида Васильевича Алексева (1921–2008), родившегося в семье композитора В. М. Алексева и Елены Ивановны Горожанкиной, дочери профессора Н. И. Горожанкина. В этих воспоминаниях под общим названием «Образы ушедшего — образы пришедшего», в главе «Потонувшие Атлантиды», есть очерк под названием «Дом Мейеров» (Алексеев Л. В. ~2003).

В этих мемуарах есть фотография и описание дома Мейеров. «Это был действительно дом — большой, деревянный одноэтажный с высоким большим крыльцом и массивными дубовыми дверьми. Выстроенный Талызиной на Большой Дмитровке ещё в эпоху допожарной Москвы, он после 1812 года был приобретён Московским университетом и перенесён сюда на Первую Мещанскую и был прочен настолько, что его не только не сожгли при разрушении в 1969 году, но даже продали куда-то в Татарию. Это был тот самый казённый директорский дом Ботанического сада, который в 1860-х годах занимал ботаник Н. Н. Кауфман (1834–1870), потом И. Д. Чистяков, в 1880–90., И. Н. Горожанкин (до 1902 г.), а после его ухода — его ученики: М. И. Голенкин, К. И. Мейер». Вполне вероятно, что во времена директорства



М. А. Максимовича этот дом посещал и его хороший знакомый Н. В. Гоголь».

«... Уже закрыв калитку ворот Ботанического сада, вы оставляли за ней суетность прошедшего дня, всю эту московскую сутолоку с грохотом трамваев, грузовиков, с руганью ломовиков и окриками извозчиков — всю эту пыльную Москву с грязными булыжными мостовыми... Перед вами возникал старый деревянный одноэтажный дом, увитый виноградом, обсаженный тонко подобранными цветами в палисадниках по обеим сторонам крыльца. Уже его вид переносил на вас ощущение царившего в нём какого-то эстетического спокойствия. «Духовная жизнь еще не убита!» — словно говорил он вам, тихо и мудро, абсолютно «сверху» с сожалением взирая на эту людскую жалкую суету».

«Совершенно особенное отношение было у всего семейства Мейера к музыке. Все были очень музыкальны... Однако самые способные к музыке были Елена Игнатьевна и Константин Игнатьевич. Оба они обладали к тому же ещё и феноменальной памятью. Возвращаясь с концерта, они могли напеть почти все темы впервые слышанной симфонии».

«Все трое отличались различными характерами, но у всех было общее: разумная сдержанность в поступках, чёткость и размеренность жизни (чисто немецкая — не исключено, что, судя по фамилии, в них текла и эта кровь), преклонение перед духовной её стороной, воспитанные с детства любовь и уважение к своей семье и друг к другу в отдельности. Все эти качества помогли семье Мейеров в суровую эпоху потрясений и испытаний человеческих качеств в период 30-х годов».

Российский этап родителей Анны, Константина и Елены Мейеров начался в 1870-х годах. Тогда состоялась очередная реформа российского образования (так называемый «классицизм в образовании»), в соответствии с которой потребовалось большое число учителей древних языков. Так появился в России выпускник Пражского университета Игнатий Иванович Мейер (1846–1920) с женой Вильгеминой Флориановной (1852–1926). По существовавшему тогда в Министерстве народного просвещения положению, он проучился год русскому языку в Петербурге, а потом получил место преподавателя древних языков в Рязанской гимназии, где и остался навсегда. «Ставка преподавателя (150 руб. в месяц) при сравнительной дешевизне в Рязани позволила Игнатию Ивановичу содержать большую семью,

состоящую из отца, матери, жены, трёх детей, снимать дом с небольшим садом, жить безбедно и дать детям хорошее образование».

В воспоминаниях Л. В. Алексеева упоминаются и характеризуются с разной степенью подробности и другие известные биологи: ботаники Иван Николаевич Горожанкин, Михаил Ильич Голенкин, Лев Иванович Курсанов, Николай Фёдорович Слудский, Мария Павловна Нагибина, микробиолог Елена Игнатьевна Мейер, известный альголог Надежда Станиславовна Гаевская (жена Константина Игнатьевича)...

Действительным членом МОИП Константин Игнатьевич стал по рекомендации В. А. Дейнеги и М. А. Мензбира в 1905 году, а в 1946 году ему присвоили звание почётного члена этого общества. С 1923 года К. И. Мейер занимает различные руководящие должности общества, с 1931 является его учёным секретарём.

В Адресной книге жителей Москвы за 1914 год о Константине Игнатьевиче приводятся следующие данные: Новинский бульвар, 32, кв. 10, Высшие Женские курсы, Женская гимназия З. Д. Травниковой, Общество вспомоществования нуждающимся ученицам женской гимназии Травниковой, Императорское Общество Любителей Естественных наук, Антропологии и Этнографии.

В адресной книге 1925 года приведена более краткая справка: 1-я Мещанская, Ботанический сад. Общество Любителей Естественных наук и 2-й МГУ.

Кроме научно-педагогической деятельности, К. И. Мейер оставил значительный след и в ботанической историографии. Его перу принадлежат статьи о Владимире Митрофановиче Арнольди, Александре Петровиче Артари, Владимире Ивановиче Беляеве, Иване Николаевиче Горожанкине, Николае Михайловиче Гайдукове, Иване Ивановиче Герасимове, Александре Германовиче Генкеле, Михаиле Ильиче Голенкине, Анатолии Есперовиче Жадовском, Марии Николаевне Прозиной, лихенологе Викторе Всеволодовиче Миллере. Особое значение имеет историографическая работа, посвящённая исследованиям выдающегося немецкого альголога Вильгельма Гофмейстера (Мейер, 1941).

Прах Константина Игнатьевича Мейера покоится на Новодевичьем кладбище.

Традиция бережного отношения к памяти коллег, свойственная интеллигенции дореволюционного периода, была естественной и для К. И. Мейера. В этом смысле наш электронный биобиблиографический диск, посвящённый Константину Игнатьевичу Мейеру, вполне

отвечает этой традиции, а по форме — соответствует современным тенденциям развития информационного общества.

В подготовке данных материалов существенную помощь нам оказал В. Р. Филин.



## Список литературы

ЦГАМ, ф. 418, оп.313. д. 424. Дело канцелярии инспектора ИМУ о принятии в студенты Мейера Константина. 1899 г.

ЦГАМ, ф. 418, оп. 72, д. 273. Об оставлении при университете для приготовления к профессорскому званию Константина Мейера.

ЦГАМ, ф. 418, оп. 95, д. 590. О защите Константином Мейером диссертации на степень магистра ботаники.

Алексеев Л. В. Исчезнувшие Атлантиды. Неопубликованная рукопись из личного архива В. И. Воронежского и Курбатовой. Примерно 2003.

Архив МГУ, фонд 1, Оп. 35л., ед. хран. 2162. Личное дело К. И. Мейера.

Кафедре высших растений 200 лет! Учебно-методическое пособие / Л. И. Лотова, А. К. Тимонин, Г. Г. Куликова, В. В. Мурашёв, В. В. Вартапетян, Д. Н. Кавтарадзе, С. Р. Майоров, А. И. Рудько. 2-ое изд. М. — Т-во научных изданий КМК, 2004. — 152 с.

*Липшиц С. Ю., Баранов П. А.* Семидесятипяatiletie Константина Игнатьевича Мейера // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 9. С. 1389–1400.

*Мейер К. И.* Работы В. Гофмейстера и их значение // Тр. Бот. сада МГУ. 1941. Т. 4. С. 20–34.

*Скабичевский А. П.* Исследования профессора К. И. Мейера растительности и флоры водорослей Байкала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. № 2. С. 17–27.

*Тихомиров В. Н.* Классик отечественной ботаники Константин Игнатьевич Мейер (К годовщине со дня смерти) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. № 2. С. 5–16.

Палеонтологическая история берёзовых насчитывает 65–70 млн. лет. Это подтверждено многочисленными находками остатков листьев и репродуктивных органов (серёжек, плодовых чешуй, плодов, пыльцы) в отложениях позднего мела и кайнозоя в средних и высоких широтах Северо-Восточной Азии. Судя по широкому фациальному спектру осадков, экологические предпочтения растений этой группы не менялись за длительный период геологической истории и сохранились до наших дней. Остатки берёзовых находят в подугольных и надугольных пачках угольных бассейнов как локальных впадин типа Артёмовской или Тавричанской на юге Приморья, так и более крупных молодых платформенных структур типа Зейско-Буреинского или Сунляо-Среднеамурского осадочных бассейнов. Остатки берёзовых известны из туфогенных толщ вулканических поясов, где их находят в осадочных линзах, накапливавшихся в водоёмах у подножий стратовулканов и в кратерных озёрах. Различны и тафоценозы: от автохтонных или гипоавтохтонных, где остатки сохраняются на месте погребения (старицы небольших равнинных рек, побережья озёр), до аллохтонных, где места произрастания и захоронения растений отстоят на десятки километров. Богатые сборы остатков берёзовых характерны для олигоцена и миоцена (от 35 до 10 млн. лет т.н.). В молодых плиоценовых осадках они почти неизвестны, так как эти осадки, как правило, грубообломочные.

До конца прошлого столетия предполагали, что первыми в летописи появились берёза, ольха и орешник, тогда как граб и хмелеграб «опоздали» на 10–15 млн. лет и стали встречаться только со второй половины эоцена. Однако после открытия эоценовых плодов *Palaeocarpinus* в Великобритании (они были описаны П. Крейнсом с соавторами), остатки этого рода были найдены в эоценовых отложениях Восточного Сихотэ-Алиня (Манчестер, Ахметьев, 2002) и в более древней, предположительно датской толще Нижнего Приамурья (Головнёва, Ахметьев, 1999). Что касается остатков хмелеграба, то они

известны с олигоцена как по плодовым обёрткам, так и по листьям (Восточный Сихотэ-Алинь). Два морфологических типа листьев и обёрток граба, двух предковых видов современных восточноазиатских *Carpinus cordata* и *C. henryana*, описаны как *C. subcordata* и *C. lanceolata* из среднемиоценового местонахождения Ботчи.

В истории берёз не только Восточной Азии, но и других регионов Северного полушария выделяется несколько последовательных периодов становления таксонов этого семейства. Все древнейшие находки из Приморья, Сихотэ-Алинского вулканического пояса, Зейско-Буреинского бассейна, Корякии, Северного Китая, Камчатки (их десятки), принадлежат каменным берёзам (sect. *Costatae*). Вероятно, их ближайшими потомками являются современные *Betula lutea* и *B. lenta*. Это были, как и ныне, древесные формы. Листья берёз этой секции обычно продольно вытянуты и отличаются от видов секции белых берёз бóльшим числом вторичных жилок (от 10 до 12, реже более). Для ископаемых берёз этой секции, как и современных, характерны крупные серёжки, узкие вытянутые трёхлопастные плодовые чешуи и крупные плоды с узкими крыльями. Белые берёзы впервые достоверно появляются на рубеже олигоцена и миоцена. Особенно интересны их находки в Ботчинской флоре, что подтверждается и присутствием остатков мелких округло-овальных серёжек, плодовых чешуй и плодов небольших размеров с овальными крыльями, равными по ширине плодам. Встаёт вопрос, когда же достоверно появились кустарниковые и кустарничковые берёзы (sect. *Fruticosae*, sect. *Nanae*). На Дальнем Востоке убедительных доказательств их наиболее древних находок мы не имеем. Значительно более точные сведения получены в Исландии, где возраст берёз этих секций подкрепляется радиологическими и магнитостратиграфическими данными. Остатки *Betula* sect. *Fruticosae* появляются в конце позднего миоцена, около 5,5 млн. лет т.н., а первые берёзы sect. *Nanae* синхронны с накоплением в Исландии первых тиллитов — моренных отложений, которые фиксируются на уровне 3,2 млн. лет т.н.

Характерно, что листья древних берёзовых имели черты, одновременно свойственные берёзам и ольхам как по характеру жилкования, так и по другим элементам морфологии листьев. Они описывались под названиями формальных родов *Alnites* и *Betulites*, и лишь находки репродуктивных органов, хотя и не в органической связи, позволяли судить о принадлежности остатков к одному из рецентных родов семейства. Любопытны ассоциативные связи ранних берёзовых с другими

ископаемыми растениями. В раннепалеогеновых флорах такими растениями выступали ильмовые (*Ulmus*, *Zelkova* и *Celtis*), а также платановые, гаммелиевые и представители формального рода *Trochodendriodes*. Из хвойных им сопутствовали сосны и таксодиевые (особенно *Taxodium* и *Metasequoia*). Находки берёзовых из олигоценых и миоценовых отложений часто сопровождаются остатками листьев розоцветных (роза, черёмуха, боярышник, рябина и др.), а также клёнов разных секций, ильмовых, бобовых, крушиновых, бересклетов. Из хвойных по-прежнему в одних и тех же захоронениях много таксодиевых, а также тсуг и сосен.

Остатки ольхи становятся заметно дифференцированными уже в олигоценых отложениях (около 30 млн. лет назад). Можно определённо говорить о существовании предков пушистых и японских ольх в олигоцене и миоцене Восточного Сихотэ-Алиня, а также кустарникового *Alnaster*, остатки которого в массе собирались палеоботаниками нескольких поколений, начиная с А. Н. Криштофовича на Сахалине из пограничных слоёв олигодена и миоцена к югу от Александровска. Интересно, что аналогичные листья *Alnaster* имеются у автора из Корякии. Эта флора мелколистная, холодолюбивая, с участием *Vaccinium*.

Что касается орешника, то его листья описаны из многих местонахождений конца мела — раннего палеоцена Камчатки, Корякии, Нижнего Приамурья. На берегу Амура в его нижнем течении, несколько выше впадения Амгуни, в датских слоях в массе обнаружены листья *Corylites* совместно с клубеньками хвощей и веточками метасеквойи и кипарисовых. Они найдены в линзе углефицированных озёрно-болотных глин. В это древнее заболоченное озеро впадала река, в песчаных русловых осадках которой были найдены многочисленные листья формального рода *Trochodendroides*, листья и репродуктивные остатки гинкго и веточки метасеквойи из биотопов более высокого гипсометрического пояса.

Из практики палеоботаников, работавших на Дальнем Востоке, известно, что представительные остатки берёзовых никогда не встречаются совместно со столь же представительными остатками буковых. В растительном покрове кайнозоя они были разведены.

Известно, что многочисленные остатки берёзовых выявляются палеокарпологами и палинологами, и сведения этих специалистов дополняют данные, полученные при изучении отпечатков листьев и плодоношений.

В наших коллекциях имеются листья берёзы, ольхи и орешника из датской цагаянской свиты и перекрывающих её угленосных кивдинских слоёв Райчихинского бурогоугольного месторождения Зейско-Буреинской впадины, а также Уюньского месторождения этого же возраста на южной периферии той же впадины, но уже на территории Китая. В Восточном Сихотэ-Алине остатки листьев и репродуктивных органов каменных берёз были найдены в Тахобинском местонахождении. О древности находок свидетельствуют остатки нильссоний из этого же местонахождения. Известно, что из растительного покрова Земли нильссонии исчезли на рубеже мела и палеогена (65 млн. лет т.н.). В Нижнем Приамурье остатки листьев орешника и единственный отпечаток плода *Paleocarpinus* были обнаружены также из близких по возрасту отложений.

Наиболее древние виды берёзовых, за исключением орешника, — относительно крупные древесные формы. Как уже отмечено, кустарниковые берёзы и ольхи появляются только с рубежа палеогена и неогена, т.е. все они моложе 30 млн. лет.

Значительно сложнее разобраться с данными палеокарпологии. П. И. Дорофеев выделил из рода *Betula* род *Tubela* по характеру эндокарпиев, их клеточной структуре, а также строению оболочек и крыльев. В него он включил 18 видов из олигоценовых и миоценовых флор Европейской России и Западной Сибири и Северо-Восточной Сибири, объединив их в три секции и предполагая, что каждая из них может претендовать на роль самостоятельного рода. С Дальнего Востока виды нового рода им не отмечались. В другой род — *Dushekia*, впервые описанный Опицом, П. И. Дорофеев включил остатки плодов, относимых им ранее к роду *Alnaster*. Ископаемые находки *Alnaster* известны из пограничных слоёв олигоцена и миоцена Западного Сахалина (мыс Хойнджо). Это мелкие листья, весьма специфического рельефного и очень частого жилкования, вероятно, принадлежащие кустарникам. Так как здесь же встречались и репродуктивные органы, которые очень близки по морфологии к репродуктивным органам ольхи, то за этими остатками также закрепилось название *Alnaster*. Пыльца берёзовых трёхпоровая, реже — пяти- или семипоровая. В осадках она появляется одновременно с остатками листьев, сходных в пограничных слоях мела и палеогена цагаянской свиты Зейско-Буреинского осадочного бассейна.

Ископаемые виды граба и хмелеграба установлены по листьям и отпечаткам плодовых обёрток — брактеей. При диагностике



учитывались их размеры, соотношения длины и ширины как обёрток и самих плодов, так и листьев. По этим признакам хорошо выделяются листья предковых видов современных японского и сердцевидного грабов.

Следует обратить внимание, что захоронение в одном и том же слое листьев и репродуктивных органов встречается довольно редко, что связано с разным временем поступления в осадок тех и других. Они обычно обнаруживаются в соседних слоях. Это делает неправомерным обсуждение возможной принадлежности листьев и плодов одному и тому же виду растений, так как мы видим их вне органической связи. Это касается и других ископаемых остатков, например, клёнов, вязов и ясеней.

Остатки орешника известны по листьям и плодам. На Дальнем Востоке, да и в других регионах России, они начинают встречаться ещё в маастрихте (70 млн. лет т.н.). Часто легко можно спутать остатки листьев ольхи и орешника, неправильно определив, особенно в случае их плохой сохранности. Однако при изучении полных экземпляров этого можно избежать, особенно когда хорошо просматриваются основания листовых пластинок и жилкование краевой части листа.

Следует отметить, что в Восточной Азии остатки берёзовых составляют обычно основной фон ископаемых тафоценозов абсолютно-го большинства местонахождений ископаемой флоры.

Как и для некоторых представителей других рецентных семейств, отмечается ограниченное число видов любого из родов в раннем палеогене и начало их радиации в олигоцене и миоцене.

Данные нодальной анатомии издавна привлекали многих учёных для решения важных проблем эволюционной морфологии цветковых растений, в частности, для установления примитивного типа листа, его происхождения, основных путей эволюционных преобразований (Sinnott, 1914; Ozenda, 1949; Bailey, 1956; Имс, 1964; Тахтаджян, 1964; и др.). Строеение узла считают признаком весьма консервативным и постоянным для вида, а часто и для таксона более высокого ранга. В связи с этим сопоставление особенностей внедрения листовых следов в стелу стебля на уровне узла у разных растений нередко используют как в морфо-, так и в филогенетических построениях, например, для выявления морфогенетических рядов жизненных форм в пределах конкретных таксонов и толкования их в эволюционном плане (Серебряков, 1968). Вместе с тем всё больше появляется работ об изменении структуры узла с возрастом растения, а также в ходе морфогенеза отдельного побега (Василевская и др., 1973; Барыкина, Гуланян, 1974; Кондратьева-Мельвиль, 1980; Гуленкова, 1981; и др.), что не должно не учитываться систематиками и филогенетиками.

Анализ накопленного нами большого материала по структурным изменениям узла, происходящим в онто- и морфогенезе, несколько увеличивает объём имеющейся информации об этих преобразованиях и позволяет в известной мере судить о корреляции их с другими биоморфологическими особенностями растений.

Относительно консервативным в таксономическом отношении можно считать семядольный узел, несмотря на разнообразие типов его васкулатуры и выполняемых семядолями функций. Часто он 1-лакунный с двумя дискретными листовыми следами. Такой тип обнаруживается у представителей таксонов, далеко не близкородственных (Ranunculaceae, Boraginaceae, Ericaceae и др.) и нередко рассматривается в качестве примитивного. Согласно А. Имсу (1964), наличие двух следов у семядолей «в своё время привлекало внимание как возможное доказательство предковой дихотомии, сохранённой зародышем»

(с. 35). Семядольный узел может быть не только 1-лакунным двухпучковым, но и, как это видно на примере однолетних лютиковых, одно- (виды *Ceratocephala*, *Ranunculus*), трёхпучковым (*Adonis flammea*), а также 3-лакунным трёх- (*A. aestivalis*) или четырёхпучковым (*Garidella nigelastrum*). Вариации в васкулатуре семядольного узла присущи и травянистым, и древесным растениям.

Анизокотилия не отражается на строении узла. У видов *Streptocarpus* (Gesneriaceae) узлы, несущие как микро-, так и макросемядолю, часто принимающую облик единственного фотосинтезирующего крупного листа растения, 1-лакунные однопучковые.

Следует отметить, что в пределах отдельных таксонов (роды *Clematis*, *Anemone*) прослеживается связь нодальной анатомии с типом прорастания. Так, для надземнопрорастающих ломоносов характерны в основном 1-лакунные однопучковые узлы, реже двухпучковые; в последнем случае пучки сильно сближенные или частично слившиеся. Подземнопрорастающим ломоносам присущи три типа семядольного узла: одно-, двух- и трёхпучковый, при этом двойственная природа медианного пучка, как правило, не обнаруживается. 3-лакуный трёхпучковый узел сопряжён обычно с травянистой жизненной формой (Барыкина, Чубатова, 1981). Однако говорить о прямой взаимосвязи между строением узла и типом прорастания пока нет оснований.

Онтогенетические изменения в анатомической структуре узлов однолетнего побега, несущих ассимилирующие листья, наиболее отчетливо выражены у травянистых поликарпиков и кустарников. Они обусловлены увеличением с возрастом растения размеров и степени расчленения листовых пластинок, сменой простых листьев сложными, черешковых — сидячими, морфофункциональной дифференциацией листовых зачатков вдоль цветоносного побега (катафиллы → срединные листья → гипсофиллы) и др. Ярким примером влияния на нодальную анатомию усложняющейся с возрастом растения морфологии листа могут служить некоторые василистники (Барыкина, Луферов, 1982). Первые ювенильные листья *Thalictrum aquilegifolium* тройчато-сложные, узлы 3-лакунные с тремя пучками в листовом следе; листья же взрослых вегетативных и генеративных растений дважды-, триждытройчато- и перистосложные, а узлы, соответственно, многолакунные многопучковые (до 29 пучков). Сходные преобразования нодальной анатомии характерны для видов *Actea*, *Pulsatilla*, *Caulophyllum*, *Diphylleia*, *Podophyllum*. Столь сильное возрастание

в узлах таких листовых серий числа лакун и пучков часто сказывается на типе стелы стебля: присущая ювенильным особям эустела сменяется атактостелой у дефинитивных растений.

Обращает на себя внимание уменьшение числа лакун и пучков в узлах однолетних побегов травянистых многолетников с переходом в сенильное состояние, например, у *Anemone ranunculoides* с 5 до 3, что связано с развитием у парциалей более мелких листьев (Потапова, 1988).

У однолетников, несмотря на многообразие у них жизненных форм и широкий спектр экологических адаптаций, структура узлов разных ярусов олистивного генеративного побега, в противоположность близкородственным многолетним видам, весьма стабильна. В частности, у большинства однолетних лютиковых, некоторых бобовых (Барыкина, Гуленкова, 1985) при наличии разнообразных по форме и размерам листовых пластинок узлы, как правило, не изменяются по длине побега. Они обычно 3-лакунные, листовые следы трёхпучковые. Лишь в области соцветия листья верхней формации (брактей), как и у многолетников, связаны с осью соцветия одним пучком, узел 1-лакунный. Редукция проводящей системы брактей, как и чешуй, определена их защитной функцией. Видам с относительно мелкими листьями (роды *Ceratocephala*, *Myosurus*) свойственна 1-лакунная нодальная структура с одним листовым следом, сохраняющаяся без изменений во всех метамерах годичного побега.

Небезынтересно отметить формирование у *Ehretia* (древесного представителя сем. *Boraginaceae*) на протяжении всего онтогенеза лишь одного типа узла — 1-лакунного. Семядольный узел с двухпучковым следом. Усиливающаяся с возрастом растения интенсивность жилкования листьев срединной формации обуславливает постепенное изменение характера листового следа. 3–5-пучковые следы, свойственные ювенильным особям, позже сменяются многопучковыми, входящими в центральный цилиндр стебля через веточную лакуну единым широким тяжем. Узел у дефинитивных растений 1-лакунный с массивным листовым следом, включающим наряду с медианным синтетическим тяжем тесно сближенные с ним латеральные пучки крыльев. Таким образом, число пучков листового следа у *Ehretia* значительно превышает число лакун (Барыкина, 2012). Увеличение с возрастом растения числа пучков в листовом следе при сохранении стабильного числа лакун наблюдается у видов *Lathyrus* и других. Согласно А. Н. Анели (1962), это менее продвинутый тип организации узла.

Однако узлы с преобладающим числом пучков листового следа над числом лакун встречаются у некоторых весьма специализированных, но, видимо, далеко не примитивных покрытосеменных. К их числу принадлежит *Streptocarpus glandulosissimus*. Узлы вегетативных и генеративных удлинённых олиственных побегов, развивающихся исключительно из адвентивных почек на черешке макросемядоли, 3-лакунные, следы пятипучковые, при этом медианная лакуна с тремя дискретными тяжами (Барыкина, 2011).

Достоверно установить эволюционные взаимоотношения между типами узлов на данный момент не представляется возможным. Вместе с тем структура узла, его вариабельность у разновозрастных особей одного вида должна приниматься во внимание при использовании данных анатомии в систематике и филогенетике.

## Список литературы

Анели Н. А. Анатомия проводящей системы побега и систематика растений. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси, 1962. — 38 с.

Барыкина Р. П. Своеобразие онто-, органо- и гистогенеза *Streptocarpus glandulosissimus* Engl. (Gesneriaceae) в связи с атипичным строением зародыша и анизокотилией // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 10. С. 1316–1325.

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., Гуланиян Т. А. Морфолого-анатомическое исследование *Pulsatilla violacea* Rupr. и *P. aurea* (N. Busch) Juz. в онтогенезе // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. 1974. № 6. С. 31–45.

Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. Онтогенетическая анатомия, её значение для систематики и филогении // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 6. С. 82–92.

Барыкина Р. П., Луферов А. Н. Онтоморфогенез и сравнительная анатомия видов секции *Tripterium* DC. рода *Thalictrum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 2. С. 91–102.

Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. О типах прорастания и первых этапах онтогенеза в роде *Clematis* L. // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 111–140.

Василевская В. К., Баранов М. Н., Борисовская Г. М. Строение розеточного растения *Plantago major* L. в первый год жизни // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 1. С. 33–42.

Гуленкова М. А. Структура узла у некоторых видов рода *Lupinus* L. // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 104–111.

Имс А. Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. — 497 с.

Кондратьева-Мельвиль Е. А. Ярусная изменчивость листьев в онтогенезе однолетнего двудольного растений // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1113–1119.

Потанова Н. Ф. Биолого-морфологическое исследование видов рода *Apetone* L. флоры СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. — 16 с.

Серебряков И. Г. Эволюция жизненных форм растений в отдельных таксонах покрытосеменных // Рефераты докладов всесоюзной межвузовской конференции по морфологии растений. М.: Изд-во МГУ, 1968. С. 14–16.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. — 236 с.

Bailey J. W. Nodal anatomy in retrospect // J. Arnold. Arbor. 1956. Vol. 37. № 3. P. 269–287.

Ozenda P. Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques: Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives. Paris: Masson, 1949. — VIII + 183 p.

Sinnot E. W. The anatomy of the node as an aid in the classification of Angiosperms // Amer. J. Bot. 1914. Vol. 1. № 7. P. 303–322.

## К СИСТЕМАТИКЕ И ГЕОГРАФИИ ВОДЯНЫХ ЛЮТИКОВ (*BATRACHIUM*, *RANUNCULACEAE*) РОССИИ

---

А. А. Бобров, Е. А. Мовергоз, О. А. Мочалова,  
Е. В. Чемерис, А. С. Эрст, Й. Залевска-Галош

Водяные лютики, или шелковники (*Batrachium*, *Ranunculaceae*), — одна из наиболее сложных таксономически групп водных сосудистых растений (Preston, Croft, 2001; Lansdown, 2009), отличающаяся сильной морфологической редуцией, ограничивающей набор признаков, пригодных для разграничения таксонов.

Со времени монографии *Batrachium* в мировом объёме (Cook, 1966) появилось несколько дополняющих исследований (Holmes, 1979; Wiegleb, Herr, 1983; Wiegleb, 1988; Hong, 1991; Webster, 1991; Pizarro, 1995; Dahlgren, 1995; Dahlgren, Cronberg, 1996; Цвелёв, 1998; Dahlgren, Jonsell, 2001; Lansdown, 2009; и др.). Несмотря на это, ещё осталось много нерешённых таксономических проблем.

До последнего времени даже таксономический ранг *Batrachium* был дискуссионным и варьировал от секции в роде *Ranunculus* до самостоятельного рода, но чаще принимался как высокоспециализированный подрод *Ranunculus*. Последние филогенетические исследования рода *Ranunculus* s.l. и сем. *Ranunculaceae* показали, что группа *Batrachium* монофилетична и размещается внутри основной клады *Ranunculus* (Johansson, 1998; Hörandl et al., 2005; Paun et al., 2005; Emadzade et al., 2010, 2011; Hörandl, Emadzade, 2011, 2012). В свете этих работ ранг этой группы как секции в роде *Ranunculus* выглядит предпочтительнее.

В пределах почти космополитного распространения водяных лютиков выделяются: 1) Европа, с наибольшим видовым разнообразием; 2) Азия, с центром формообразования на Дальнем Востоке; 3) Северная Америка и 4) Северная Африка, с небольшим числом видов. По 1–2 вида отмечено в Южной Африке, вдоль западного побережья Южной Америки, на юге Австралии и на Тасмании (Cook, 1966; Dahlgren, 1995; Dahlgren, Cronberg, 1996; Lumbreras et al., 2014). Общее число видов *Batrachium* оценивают от 17 до 30 (Cook, 1966; Pizarro, 1995; Kadota, 1996; Dahlgren, 1995; Dahlgren, Cronberg, 1996; Hörandl et al.,

2005). Известны межвидовые гибриды (Cook, 1966, 1975; Vollrath, Kohler, 1972; Webster, 1986, 1990; Lansdown, 2009), причем Cook (1970) предполагал, что все шелковники способны к скрещиванию. Разнообразие *Batrachium* до сих пор остаётся неизвестным для многих регионов мира. Cook (1966) оценивал число их видов в мире примерно в 20. Однако он 1) не выделил эндемичный для Фенноскандии *R. schmalhauseni*; 2) не распознал восточноазиатские формы, особенно описанные в Японии, которые и до сих пор трудно отнести к известным видам (Wiegleb, 1988; Ku et al., 2007; Koga et al., 2008; Chen et al., 2014); 3) формально отнёсся к своеобразным североамериканским шелковникам, нуждающимся во внимательном изучении (Drew, 1936; Crow, Hellquist, 2000); 4) кроме того, до сих пор мало известно о водяных лютиках южного полушария (Lumbregas et al., 2014). Оценка мирового разнообразия *Batrachium* в 30 видов (Kadoto, 1996; Hörandl et al., 2005) наиболее близка действительности.

Разграничение видов *Batrachium* осложнено взаимным влиянием 1) высокой фенотипической пластичности (Cook, 1966; Webster, 1988; Dahlgren, 1995); 2) развитой полиплоидии (Cook, 1962, 1966; Turala, 1969, 1970; Turala-Szybowska, 1978; Dahlgren, 1991; Hong, 1991); 3) частой гибридизации (Cook, 1966, 1970, 1975; Turala, Wolek, 1971; Vollrath, Kohler, 1972; Webster, 1986, 1990; Dahlgren, Jonsell, 2001; Lansdown, 2009; Zalewska-Galosz et al., 2014); 4) сочетанием вариантов полового (аллогамия, автогамия, клейстогамия, функциональная двудомность) и вегетативного размножения (Cook, 1966; Wiegleb, Herr, 1983; Dahlgren, 1992, 1993, 1995; Preston, Croft, 2001). Кроме того, накладывается разнообразие жизненных циклов и условий обитания в пределах одного вида. Шелковники включают как однолетние, так и многолетние виды и популяции. Они способны произрастать почти во всех типах водных объектов (Cook, 1966; Spink, 1992; Dahlgren, 1995; Dahlgren, Cronberg, 1996; Бобров, Мовергоз, 2014).

До настоящего времени основным источником сведений о таксономическом разнообразии этой группы макрофитов для территории России остаются крупные флоры (Кречетович, 1937; Петровский, 1971; Мартыненко, 1976; Тимохина, 1993; Луферов, Стародубцев, 1995; Цвелёв, Гринвальд, 2001; Малышев, 2012), однако их сведения во многом уже устарели. Во «Флоре СССР» для территории современной России указывается 13 видов. В дальнейшем за счёт изменений в таксономии,



описания и находок новых видов, распознавания гибридов добавилось ещё 3–5 видов и 1–2 гибрида. Проведённые нами в 2012–2014 гг. исследования (Бобров и др., 2013, 2014; Бобров, Мочалова, 2013, 2014; Бобров, Мовергоз, 2014; Мовергоз, 2014; Мочалова и др., 2014; и др.) в значительной мере меняют картину.

По сравнению с ранее известными данными для европейской части страны (Цвелёв, 1998; Цвелёв, Гринталь, 2001; Бобров, 2003; Цвелёв, 2012) подтверждена самостоятельность гетерофильного *R. schmalhausenii* (Bobrov et al., в работе), замещающего в Фенноскандии средневропейский *R. peltatus*. Последний произрастает только в Калининградской обл. Указание азиатского *R. mongolicus* на Северо-Западе принадлежит гибриду *R. schmalhausenii* и *R. convolvoides*. Речные формы, описанные как *R. nevensis*, относятся к *R. schmalhausenii*. Речной *R. penicillatus*, который в Западной Европе представляет собой гибридный комплекс *R. fluitans* и *R. peltatus* (Zalewska-Gałosz et al., 2014), не произрастает на территории России. Речные формы из родства *R. penicillatus* (гетерофильный) и *R. pseudofluitans* (гомофильный) объединяют различные гибриды: первые — *R. schmalhausenii* с *R. kauffmannii* и *R. trichophyllus*; вторые — *R. aquatilis* с *R. kauffmannii* и *R. trichophyllus*. На крайнем Северо-Востоке найдены проникающие сюда из азиатской части страны *R. nipponicus* и *R. subrigidus*. Описанный с Нижней Волги *R. saichinensis* из сильно минерализованных водоёмов относится к *R. trichophyllus*. В итоге в европейской части произрастает 11 видов и 6 гибридов. Это пока больше, чем в Сибири и на Дальнем Востоке, т.к., с одной стороны, ближе всего к приатлантическому центру разнообразия рода (Cook, 1966), с другой — азиатские *Batrachium* ещё сильно недоизучены.

В Сибири и на Дальнем Востоке, где был наибольший пробел в изучении группы, удалось выделить чётко разделяющиеся 4 морфологические группы. 1) Мелкие растения только с погружёнными листьями и мелкими цветками. Эти формы соответствуют *R. confervoides* и/или *R. trichophyllus*. Молекулярно-генетические исследования подобных растений из Магаданской обл. показали, что они представляют собой особый дальневосточный гаплотип широко распространённого *R. trichophyllus*, 3 других его гаплотипа известны в Западной и Восточной Европе (Zalewska-Gałosz et al., в работе). По изученным материалам пока не получается разделить эту группу

в азиатской части России, она выглядит как 1 таксон. Тем не менее, пока не исключаем самостоятельность *R. confervoides* и его распространение в Сибири и на Дальнем Востоке. 2) Гетерофильные растения с крупными цветками, которые для региона приводились как *R. aquatilis*, *R. mongolicus*, *R. peltatus*, *R. setosissimus*. Они внешне не отличаются от центральноазиатского *R. mongolicus*, похожи на гетерофильную форму японского *R. nipponicus*. Сходные растения распространены и вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки. Европейский *R. aquatilis* более крупный и отличается генетически. Изучение типового материала по *R. nipponicus* показало его самостоятельность. На наш взгляд, в континентальных районах азиатской России распространён 1 вид из этой группы — *R. mongolicus* (Бобров, Мочалова, 2013, 2014). 3) Гомофильные крупноцветковые растения. Такие образцы часто определяют как *R. circinatus*. Часть из них относится к *R. mongolicus*, поскольку имеет характерные полулунные нектарники и иногда зачатки плавающих листьев. Другая часть, в основном растения из долин крупных сибирских рек, весьма сходна с европейским *R. circinatus*, но отличается грушевидными нектарниками и другими признаками, что характерно для близкого североамериканского вида — *R. subrigidus*, который и распространён в азиатской части России (Бобров, Мочалова, 2014). 4) Речные растения с длинными погружёнными листьями. Это неоднородная группа. Сюда входят растения только с погружёнными листьями и мелкими цветками из континентальной части, похожие на *R. kauffmannii* или речной *R. trichophyllus*. Однако недостаток материала пока не позволяет однозначно определить их таксономическую принадлежность, особенно в Забайкалье, Даурии и на юге Дальнего Востока. Сходные растения с Камчатки и тихоокеанских островов, отличающиеся заметно удлинёнными черешками, могут быть описанным в Японии *R. yezoensis*. В приморских районах континентальной части, возможно, также на островах распространён близкий к *R. mongolicus* морфотип, но с удлинёнными погружёнными листьями, не всегда хорошо выраженными, и с более тонкими долями плавающими листьями, часто с переходными листьями, более мелкими цветками — *R. nipponicus* (Мочалова и др., 2014). Наиболее специфические крупные речные растения с крупными цветками, длинными погружёнными листьями, иногда переходными листьями, распространённые на Камчатке и тихоокеанских островах, сходные с европейскими

*R. penicillatus* и *R. pseudofluitans*, соответствуют японскому *R. ashibetsuensis* (Бобров и др., 2014). С учётом этих изменений в Сибири и на Дальнем Востоке встречается по 8 видов, стерильные гибриды пока не обнаружены.

Всего для территории России сейчас мы принимаем 13 видов и 6 гибридов, причём последние все сосредоточены в европейской части и преимущественно в наиболее молодых ландшафтах Северо-Запада.

Работа поддержана РФФИ (12-04-00074, 12-04-00904, 13-04-10027, 13-04-10084, 14-04-10060, 14-04-10062) и NCN, Польша (2011/01/B/NZ8/00099).

**ОБНАРУЖЕНИЕ ВОЗМОЖНЫХ ЛЕДНИКОВЫХ  
РЕФУГИУМОВ В АЛТАЕ-САЯНСКОМ РЕГИОНЕ  
ПО ДАННЫМ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ  
И ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ  
*HIPPORHAE RHAMNOIDES* SSP. *MONGOLICA* RHOUSI  
(ELAEAGNACEAE)**

---

А. А. Борисюк, И. В. Бартиш

Глобальные изменения окружающей среды запускают процессы видообразования, как это было в послеледниковой Европе и при поднятии Тибетского плато. Поэтому выяснение популяционно-генетической структуры видов в связи с их экологическими особенностями полезно для понимания их филогенеза. Для Европы, Северной Америки, Берингии, отчасти полярного региона, Тибета эти данные есть, но для центральной и северной Азии такие сведения доступны лишь для отдельных таксонов.

Алтай и Саяны представляют ключевую территорию для понимания реакции видов на изменения в четвертичном периоде в центральной Азии. На сегодняшний день для этого региона есть сведения о популяционно-генетической структуре основных лесных пород (*Larix*, *Pinus*, *Picea*). Изучение облепихи ценно тем, что она является пионерным видом, и поэтому полученные данные способны существенно дополнить представления о популяционно-генетической структуре широкоареальных видов деревьев сведениями для представителя другой экологической группы. Кроме того, если для основных лесных пород доступны палеогеографические данные, основанные на изучении и радиоуглеродном датировании ископаемых пыльцевых спектров и фрагментов тканей растений, то для пионерных видов такой подробной информации нет. Классические хорологические работы рисуют картину истории расселения видов в очень общих чертах и, в случае облепихи, остаются неоднозначными. Таким образом, изучение генетической структуры пионерных видов оказывается практически единственным способом реконструкции их филогении и филогеографии.

К настоящему моменту популяционно-генетическая структура и экологические особенности облепихи крушиновидной в рамках всего ареала этого вида остаются неизученными. Этот пробел мы

стараясь восполнить, используя данные по изменчивости микросателлитных локусов хпДНК.

Сбор материала был проведён в августе – сентябре 2012 г. на территории от Бурятии на востоке до пограничных с Казахстаном частей Алтайского края на западе и от Новосибирска на севере до Джунгарского Алатау (Казахстан) на юге. Также были использованы сборы Dongrui Jia в Китае. При определении таксономической принадлежности части образцов из Зайсанской котловины и Джунгарского Алатау мы встретили ряд сложностей. Поэтому в анализ были включены не только они, но и популяции, чья принадлежность к подвиду туркестаника не вызывает сомнений. Таким образом, охвачен практически весь ареал облепихи подвида монголика, а также переходная зона с подвидом *turkestanica*.

Было проанализировано 352 образца из 22 популяций по 12 микросателлитным локусам.

Для исключения возможных технических ошибок при проведении ПЦР и расшифровке спектрограмм была проведена проверка в программе MICRO-CHECKER version 2.2.3.

Для каждого локуса было оценено отклонение от равновесия Харди-Вайнберга, при необходимости рассчитаны предполагаемая частота ноль-аллелей и вероятность отсева длинных фрагментов. Дополнительно составлена база данных, в которой были учтены эти поправки за счёт добавления соответствующего числа ноль-аллелей в генотипы гомозигот. В среднем по базе данных предсказанное равновесное число ноль-аллелей равно 0,0552 и колеблется от 0 до 0,4394 в зависимости от локуса и популяции.

Для оценки возможного отклонения в генетической структуре в связи со значительным числом предсказанных ноль-аллелей мы рассчитали матрицы попарных значений  $F_{st}$  для исходной базы данных и для модифицированной. Тест Мантела показал высокую и достоверную корреляцию между этими матрицами ( $R^2 = 0,9727$ ,  $P < 0,01$ ), что даёт основание использовать в дальнейшем исходную базу данных.

Были рассчитаны следующие параметры генетического разнообразия: процент полиморфных локусов ( $\%P$ ), число аллелей ( $N_A$ ), число эффективных аллелей ( $N_E$ ), информационный индекс Шеннона ( $I$ ), наблюдаемая гетерозиготность ( $H_O$ ), ожидаемая гетерозиготность ( $H_E$ ), коэффициент инбридинга  $F_{IS}$ . В программе HP-RARE был рассчитан показатель аллельного разнообразия ( $A_R$ ) с фиксированным размером выборки, равным 16 (табл. 1).

Основные параметры генетического разнообразия популяций. Пояснения в тексте

	Поп	Местность	N	%P	Na	Ne	I	Ho	He	uHe	F	$P_{A_R}$
1	HRM-A (1)	Китай	8	91,67%	3,750	2,456	0,938	0,427	0,493	0,526	0,162	0,15
2	HRM-B (2)	Китай	4	75,00%	2,333	1,741	0,604	0,354	0,362	0,414	0,091	0,25
3	HRM-I	Бурятия	19	100,00%	4,167	2,518	0,936	0,457	0,479	0,493	0,154	0,12
4	HRM-II	Бурятия	11	75,00%	3,333	2,205	0,789	0,394	0,418	0,439	0,148	0,07
5	HRM-III	Бурятия	16	91,67%	3,917	1,976	0,771	0,408	0,389	0,402	0,125	0,09
6	HRM-IV	Бурятия	19	83,33%	3,917	1,940	0,765	0,378	0,387	0,398	0,075	0,12
7	HRM-IX	Тува	15	100,00%	4,250	2,492	0,896	0,367	0,446	0,463	0,189	0,3
8	HRM-VI	Тува	10	75,00%	4,083	2,811	0,867	0,400	0,412	0,433	0,035	0,28
9	HRM-VII	Тува	18	100,00%	5,417	3,148	1,068	0,377	0,507	0,522	0,320	0,22
10	HRM-VIII	Тува	17	83,33%	4,167	2,216	0,831	0,378	0,409	0,421	0,113	0,11
11	HRM-X	Тува	20	91,67%	4,750	2,288	0,810	0,332	0,370	0,380	0,212	0,17
12	HRM-XI	Хакасия	19	83,33%	3,167	1,999	0,703	0,322	0,386	0,396	0,187	0,04
13	HRM-XII	Новосибирск	17	91,67%	3,667	2,206	0,833	0,373	0,445	0,459	0,152	0,05
14	HRM-XIII	Алтай	19	91,67%	3,417	2,520	0,847	0,368	0,459	0,473	0,335	0,07
15	HRM-XIV	Алтай	19	91,67%	4,083	2,508	0,957	0,423	0,499	0,515	0,234	0,04
16	HRM-XV	Алтай горн.	20	100,00%	4,333	2,326	0,912	0,500	0,481	0,493	0,117	0,09
17	HRM-XVI	Алтай горн.	19	91,67%	4,167	2,440	0,907	0,410	0,471	0,484	0,131	0,13
18	HRM-XVII	Алтай	18	91,67%	3,750	2,485	0,940	0,469	0,508	0,522	0,116	0,05
19	HRM-XVIII	Казахстан	18	91,67%	4,750	2,878	1,045	0,498	0,521	0,537	0,076	0,27
20	HRT-03	Китай	18	100,00%	5,833	3,335	1,218	0,574	0,588	0,605	0,000	0,44
21	HRT-II	Казахстан	17	100,00%	4,583	2,681	1,023	0,462	0,522	0,538	0,149	0,25
22	HRT-III	Казахстан	11	75,00%	3,833	2,469	0,891	0,394	0,463	0,486	0,182	0,25
	Total		352	89,77%	4,076	2,438	0,889	0,412	0,455	0,473	0,149	0,160
	se			1,89%	0,151	0,093	0,035	0,021	0,016	0,017	0,030	

Параметры генетического разнообразия сильно варьировали как между популяциями, так и между некоторыми районами. Все исследованные образцы имели уникальные мультилокусные генотипы, но в ряде случаев различия между ними были только по 1 аллелю.

Наибольшее число редких аллелей было обнаружено в Туве и в районе Зайсана. Повышенное генетическое разнообразие в этих регионах делает их кандидатами на роль ледниковых рефугиумов. Но популяции в районе Зайсана также могут быть обогащены за счёт тесного контакта с *H. rhamnoides* ssp. *turkestanica* и относительной изолированности от остальной *H. rhamnoides* ssp. *mongolica*.

Байесовский алгоритм кластеризации, реализованный в программе STRUCTURE версии 2.3.4, позволил разбить исследуемую выборку на 2 части (при 20 независимых вычислениях для каждого  $K$  от 1 до 10). Первую группу составили тувинские популяции, вторую — все остальные сборы. При увеличении числа групп обособливаются 3 территориальные группировки: 1) Тува, 2) Бурятия + Горный Алтай, 3) равнинный Алтай + Хакассия + Казахстан + Китай. В последнюю вошли и сборы *H. rhamnoides* ssp. *turkestanica*, не образовав собственного кластера. Эта последняя группировка крайне гетерогенна и содержит значительное число гибридных образцов, в то время как первые две более однородны.

Деревья, построенные в программе POPTREE методом ближайшего соседа и с использованием дистанции Нея, дали похожий результат, подтвердив своеобразие тувинских растений и сложную, вероятно, гибридную природу популяций в Казахстане, Китае и равнинном Алтае. Горноалтайские и бурятские популяции вновь оказались близки, несмотря на огромное географическое расстояние между ними.

Иерархический анализ молекулярной изменчивости (AMOVA) был выполнен в программе GENALEX на трёх уровнях. На внутривнутрипопуляционный уровень приходится 59% изменчивости, на межпопуляционный и межгрупповой — 31% и 10% соответственно.

В программе BARRIER версии 2.2 определены области разрыва в потоке генов между популяциями. Наиболее вероятно наличие 3 основных границ: 2 из них отграничивают Туву от Алтая и Бурятии, третья отделяет зазайсанские популяции. Остальные барьеры имеют гораздо более низкую вероятность. В переходной зоне значения вероятности барьеров растёт в направлении на запад, что согласуется с гипотезой о гибридизации в этом регионе.

Корреляционный анализ позволил обнаружить сильную и достоверную связь генетического разнообразия популяций с высотой над уровнем моря и гидротермическим коэффициентом Селянинова.

Таким образом, мы можем заключить:

1) На изученной территории облепиха демонстрирует довольно высокую вариабельность. Основная часть изменчивости сосредоточена на внутрипопуляционном уровне. Для межпопуляционного уровня показана ярко выраженная географическая и экологическая структура изменчивости.

2) Существует обширная переходная зона на границе подвидов. Она существенно шире, чем было принято считать раньше.

3) Можно предположить существование как минимум двух рефугиумов в исследованном регионе. Первый из них — тувинский — демонстрирует классическую картину с ядром, характеризующимся повышенной генетической вариабельностью, и практически кольцевой периферийной зоной расселения с пониженным генетическим разнообразием. Предполагаемый зазайсанский рефугиум выражен существенно хуже. Между ним и прилегающими популяциями *H. rhamnoides* ssp. *mongolica* и *H. rhamnoides* ssp. *turkestanica* существуют генетические потоки, создающие единую переходную зону в пространстве между Тянь-Шанем и Алтаем.

Исследование выполнено при поддержке А. Л. Кудрина.



Род *Thymus* L. включает около 300 видов, распространённых в Евразии (кроме тропиков) и Северной Африке (до гор Эфиопии), на островах Макаронезии и юге Гренландии.

Нами приняты для России около 125 видов *Thymus* L. Ниже приведён конспект и ключ для определения видов ряда *Marschalliani* Klokov et Des.-Shost. рода *Thymus* флоры России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР), представляющий достаточно сложное образование и разветвлённую филему, по-видимому, состоящую из нескольких совидий, более или менее разъединённых выпавшими звеньями (Клоков, 1973).

Genus *Thymus* L. 1753, Sp. Pl. 2: 590.

Sectio *Verticillati* (Klokov et Des.-Shost.) Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 297.

Субэректные или чаще псевдорепентные растения; стволики заканчиваются генеративным побегом (симподиальное нарастание); генеративные и вегетативные побеги цилиндрические, кругом опушённые; опушение стебля под соцветием обыкновенно из более или менее длинных отстоящих волосков; листья с камптодромным жилкованием, широко черешковые или сидячие, от линейных до широко эллиптических; соцветия, по крайней мере к концу цветения, прерванные, редко головчатые; зубчики верхней губы чашечки по краю всегда с более или менее обильными ресничками. Степные и горностепные растения умеренной зоны Евразии от Средней Европы до Гималаев, севера Индии и севера Китая.

Series *Marschalliani* Klokov et Des.-Shost. 1936, Уч. зап. Харків. унів. 6–7: 293.

Субэректные растения; стволики укороченные и слабо одревесневающие, вегетативные побеги прямостоячие или у основании приподнимающиеся; листья сидячие или редко на коротком черешке; чашечки во время цветения 2,25–3,5 (4,5) мм дл.; венчики обыкновенно бледные, розовато-лиловые. Степные и лесостепные евразийские виды.

1. *Th. latissimus* Klokov, 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 55.

Описан с Северного Кавказа. Тип: «Северный Кавказ, бассейн р. Урупа, ст. Преградная, Скалистый хребет, гора Грамматуха, вершина 1338, 22 VII 1945, В.И. Грубов, Л.И. Иванина» (LE). Эндемик лугов субальпийского пояса западной части Большого Кавказа (Скалистый хребет).

2. *Th. pastoralis* Iljin, 1954, Бот. мат. герб. Бот. инст. АН СССР, 16: 298. — *Th. latifolius* Klokov et Des.-Shost. 1936, Тр. Бот. инст. АзФАН, 2: 286, non (Besser) Andrz.

Описан из Предкавказья. Тип: «окр. Кисловодска» (LE). Эндемик пояса горной лесостепи западной части Большого Кавказа (Скалистый и Пастбищный хребты) и северных предгорий.

3. *Th. platyphyllus* Klokov, 1960, Фл. УРСР, 9: 667.

Описан из Крыма. Тип: «Tauria, distr. Cimmericus, prope pag. Ossovkin, in decliviis steppaceis, 12 VI 1955, A. Barbarycz et D. Dobroczejewa» (KW). Эндемик горной лесостепи Керченского п-ова.

4. *Th. latifolius* (Besser) Andrz., 1862, Изв. Киевск. унив., 7: 129. — *Th. marschallianus* Willd. var. *latifolius* Besser, 1822, Enum. Pl. Volh.: 24.

Описан из Волыни и Подолии. Тип: «In Volhynia frequens» (KW). Эндемик лесостепной зоны юга Восточной Европы между Днестром и Днепром.

На юге Центральной Европы встречается близкая форма *Th. serpyllum* L. subsp. *auctus* Lyka (1924, Bot. Közlem. 20: 146).

5. *Th. pseudopannonicus* Klokov, 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 122.

Описан с Южного Урала. Тип: «Башкирская АССР, хребет Ирендик, горы Улугур-Тау, разнотравно-злаковая степь, М-15, 27 VI 1961, Н.П. Ромахина» (SVER).

В каменистых степях. Общ. расп.: Южный Урал и Высокое Заволжье (Башкирия, юг; Оренбургская обл., по рр. Самара, Б. и М. Кинель; Самарская обл., окр. пос. Камышла), юг Среднерусской возвышенности (Воронежская обл., окр. с. Алексеевки; Донецкая, Луганская и Харьковская обл.) и (?) юго-запад Украины (Винницкая, Тернопольская и Хмельницкая обл.).

Близкий вид юга Центральной Европы с густо опушёнными листьями *Th. pannonicus* All. (1773, Auct. Syn. Meth. Stirp. Horti Taurin.: 6) приводится для юго-запада Украины (Клоков, 1954, 1960), по-видимому, ошибочно, и за него принимаются экземпляры *Th. pseudopannonicus* или формы *Th. marschallianus* Willd. f. *hirsuta* Klokov et Des.-Shost. с рассеянными опушёнными на поверхности листьями (Клоков, 1973).

6. *Th. marschallianus* Willd. 1800, Sp. Pl., 3, 1: 141.

Описан из Крыма (Таврическая губ.). Лектотип (Vasjukov, 2014, in press.): «Ex Herb. Willdenow» (B, W11029020).

В луговых степях, на степных склонах и лесных опушках. Общ. распр.: лесостепная и степная зоны Евразии от Южного Буга до Иртыша.

Субэректный вид с симподиальным нарастанием осевых побегов *Th. marschallianus* иногда некоторые исследователи необоснованно объединяют с псевдорепентным видом с моноподиальным нарастанием осевых побегов *Th. pannonicus* All. [лектотип (Thell. ex Ronniger 1927: 242): *Serpillum pannonicum* III (Clusius, 1583, Rar. Stirp. Hist.: 627, Fig.)].

7. *Th. dzevanovskyi* Klokov et Des.-Shost. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2: 279.

Описан из Крыма. Тип: «Окр. Симферополя, правый берег р. Салгира, в 3–4 км вверх по течению, 4 VI 1925, Дойч и Глобенко» (CWU, утрачен); neotypus (L. Krytzka in Vasjukov, 2014, in press.): «Крым, Симферополь, склоны за Покровской балкой, 5 VI 1955, М. Клоков» (KW).

Степные склоны. Эндемик Крыма (западные и северные предгорья).

Вид иногда необоснованно объединяют с эндемиком юга Центральной Европы *Th. kosteleckyanus* Opiz (1825, Naturalientausch, 9: 104).

8. *Th. lavrenkoanus* Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 299.

Описан из Восточного Казахстана. Тип: «рн. Павлодара, ст. Бешагач» (LE).

На каменистых склонах. Вид степной зоны Восточного Казахстана, в пределах мелкосопочника; вероятно нахождение на Южном Урале.

9. *Th. stepposus* Klokov et Des.-Shost. 1936, Журн. Инст. бот. АН УРСР, 9 (17): 194.

Описан с Высокого Заволжья. Тип: «Уфимская губ., г. Мензелинск, Акташ-Урсаевский лес, 20 VI 1913, Лобик» (LE).

В каменистых степях. Общ. распр.: степная зона юго-востока Европы и Казахстана.

10. *Th. terskeicus* Klokov, 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 160.

Описан из Средней Азии (Тянь-Шань). Тип: «Восточно-Тяньшаньская экспедиция, Терской Алатау, нижняя часть перевала Санташ, при спуске, разнотравный луг, 27 VII 1950, Л. И. Медведева, Л. П. Маркова, О. Э. Неустроева-Кнорринг, Г. Денисова, Т. Д. Семёнова» (LE).

Вид известен только из locus classicus и от всех видов ряда резко отличается своеобразной гетерофиллией.

11. *Th. sessilifolius* Klokov, 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 61.

Описан из Северо-Западного Кавказа. Тип: «Черноморская губ., Новороссийский округ, долина р. Адербы близ Геленджика, близ дачи Крамера, горный склон, 12 V 1907, Д. Литвинов» (LE).

Вид известен только близ Геленджика и от всех видов ряда отличается коротким опушением генеративных побегов под соцветием, особого типа гетерофиллией и очень бледными венчиками.

**Ключ для определения видов  
ряда *Marschalliani* Klokov et Des.-Shost.  
рода *Thymus* L. России и сопредельных государств**

1. Листья с обеих сторон густо волосистые. . . . . 2.
- + Листья на поверхности голые (иногда с редкими волосками) . . . . . 3.
2. Средние стеблевые листья 2–5 мм шир.; генеративные побеги до основания опушённые оттопыренными волосками 0,7–1,2 мм дл. . . . . *Th. pseudopannonicus*.
- + Средние стеблевые листья 0,7–1,5 мм шир.; генеративные побеги под соцветием опушённые оттопыренными волосками до 1 мм дл., в нижней половине с короткими вниз отогнутыми волосками . . . . . *Th. lavrenkoanus*.
3. Чашечки во время цветения 2,25–2,75 мм дл., при плодах до 3,5 мм 4.
- + Чашечки во время цветения 3–4 мм дл., при плодах 4–5 мм. . . . . 5.
4. Средние стеблевые листья продолговато-эллиптические, с мелкими и слабо заметными точечными желёзками, 15–30 мм дл. и 2,5–7,5 мм шир. . . . . *Th. marschallianus*.
- + Средние стеблевые листья почти линейные, с более крупными и хорошо заметными точечными желёзками, 7–16 мм дл. и 1,2–2,5 мм шир. . . . . *Th. stepposus*.
5. Генеративные побеги на всём протяжении довольно густо опушённые вниз отогнутыми короткими волосками; нижние стеблевые листья продолговато-эллиптические, 2–4 мм дл. и 0,5–1 мм шир., к основанию суженные; средние стеблевые листья от обратнойцевидных до продолговато-эллиптических, 5–15 мм дл. и 1,5–2,5 (3) мм шир., все сидячие. Северо-западно-кавказское растение 8–15 см выс. . . . . *Th. sessilifolius*.
- + Генеративные побеги под соцветием опушённые более или менее длинными отстоящими волосками. . . . . 6.

6. Стеблевые листья от эллиптических до продолговато-ланцетных, 7–25 мм дл. и 2–5 мм шир., с клиновидным основанием, переходящим у нижних (эллиптических) листьев в короткий, но довольно явственный черешок; все остальные листья сидячие. Восточно-тяньшаньское растение 12–20 см выс. . . . . *Th. terskeicus*.
- + Листья сидячие (редко нижние стеблевые с коротким черешком) . . . 7.
7. Генеративные побеги 3–15 см выс.; средние стеблевые листья 1,5–2,5 (3,5) мм шир.; соцветие неразветвленное. Крымское растение . . . . . *Th. dzevanovskyi*.
- + Генеративные побеги 12–30 см выс.; средние стеблевые листья 1,5–7,5 (9) мм шир.; соцветие б. ч. разветвленное . . . . . 8.
8. Средние стеблевые листья продолговато-эллиптические, 7–20 мм дл. и 2–5 мм шир., по краю в нижней части до 1/3 с волосками. Крымское растение. . . . . *Th. platyphyllus*.
- + Средние стеблевые листья продолговато-эллиптические или эллиптические, по краю лишь при основании с волосками . . . . . 9.
9. Средние стеблевые листья, 7–27 мм дл. и 1,5–7,5 мм шир.; чашечки во время цветения 3,5–4 (4,5) мм дл. Северокавказское растение с сильным лимонным запахом. . . . . *Th. pastoralis*.
- + Средние стеблевые листья, 12–22 (30) мм дл. и (1,5) 2,5–7 (9) мм шир.; чашечки во время цветения 3–3,5 мм дл. Западноукраинское растение без лимонного запаха. . . . . *Th. latifolius*.

## Список литературы

Клоков М. В. Род Тимьян — *Thymus* L. // Флора СССР. Т. 21. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 470–590.

Клоков М. В. Рід Чебрець — *Thymus* L. // Флора УРСР. Т. 9. Київ: Видав. АН УРСР, 1960. С. 294–348.

Клоков М. В. Расообразование в роде тимьянов — *Thymus* L. на территории Советского Союза. Киев: Нук. думка, 1973. — 190 с.

Clusius C. Rariorum aliquot stirpium, per Pannoniam, Austriam, et vicinas quasdam provincias observatarum historia. Antwerpen: Christophori Plantini, 1583. — 766 p.

Ronniger K. Über die Systematik und Nomenklatur einiger ungarischer *Thymus*-Arten // Ann. Soc. Cult. Comit. Castriferrei Civit. Sabariae Mus. Comit. Castriferrei. 1927. Т. 2. S. 238–243.

# СОВРЕМЕННЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ТАКСОНОМИИ И ЭВОЛЮЦИИ КОМПЛЕКСА *SOLENOSTOMA* MITT. – *PLECTOCOLEA* (MITT.) MITT. (JUNGERMANNIALES, MARCHANTIOPHYTA) НА РОССИЙСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

---

А. А. Вильнет, В. А. Бакалин

В течение нескольких лет авторами активно изучается таксономия листостебельных печёночников комплекса *Solenostoma* Mitt. – *Plectocolea* (Mitt.) Mitt. — одной из самых сложных и многовидовых групп родов в Восточной Азии. На российском Дальнем Востоке и сопредельных территориях сосредоточено 40% от её мирового разнообразия. Опубликованные отечественными и зарубежными гепатикологами в прошлом веке «Флоры...» и монографические обработки для отдельных стран не охватывают всего разнообразия таксонов в Восточной Азии, а также демонстрируют разные подходы к трактовке объёма большинства видов и их таксономического положения. Решение существующих противоречий в *Solenostoma* – *Plectocolea* на современном этапе невозможно без применения комплексного анатомо-морфологического и молекулярно-генетического подхода.

К настоящему времени отсеквенированы нуклеотидные последовательности *trnL*–*F* и интрона *trnG* хпДНК для 109 образцов, относящихся к 39 видам, проведены филогенетические построения, на основании которых предложен ряд таксономических решений. Пересмотрен объём родов *Plectocolea* и *Solenostoma*. Виды *Plectocolea hyalina*, *P. obovata*, *P. subelliptica*, *P. obscura*, *P. rotundata*, *P. emarginata* отнесены к роду *Solenostoma*. Ряд морфологически уникальных видов, ранее относимых к роду *Solenostoma*, обладающий также очевидными молекулярно-генетическими особенностями, был выделен в новый род — *Metasolenostoma* Bakalin et Vilnet. Статус монотипной секции *Protosolenostoma* с видом *S. fusiforme* поднят до ранга рода *Protosolenostoma* (Amak.) Bakalin et Vilnet. На основе комплексного подхода описаны пять новых для науки видов: *Solenostoma rossicum* Bakalin et Vilnet — Хабаровский Край, Сахалинская область и Якутия, *S. sunii* Bakalin et Vilnet — Южная Корея, *Solenostoma ochotense* Bakalin

et Vilnet — Курильские острова и Сахалин, *Metasolenostoma orientale* Bakalin et Vilnet — Камчатка и Командорские острова, *Plectocolea higuchii* Bakalin et Vilnet — Китай. Подтверждён видовой статус *Plectocolea kurilensis* (Bakalin) Bakalin et Vilnet, *P. ovalifolia* (Amak.) Bakalin et Vilnet, *P. shinii* (Amak.) Bakalin, *Solenostoma minutissimum* (Amak.) Bakalin, Vilnet et Furuki и *S. rishiriense* Amak.

Комплексный подход позволил переоценить таксономическую значимость морфологических признаков в исследуемом комплексе, придав большее, чем предполагалось ранее, значение форме роста, окраске, характеру облиствения, сравнительным размерам побега в его основании и у верхушки, особенностям экологии. Кроме того, были прослежены и обоснованы основные тренды в эволюции таких важных морфологических признаков как соотношение развития периантия/перигиния, положение специализированных клеток, содержащих масляные тела ('oil cells') и форма роста.

# О ВОЗМОЖНОСТИ ГИБРИДОГЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ *VIDENS CONNATA*

---

Ю. К. Виноградова, М. А. Галкина

*Введение.* Одним из модусов микроэволюции при расширении вторичного ареала является гибридизация чужеродных видов с аборигенными (Abbott, 1992; Arnold, Hodges, 1995; Arnold et al., 2001; Sakai et al., 2001). Имеются данные, основанные на морфологических признаках, согласно которым в естественном ареале в Северной Америке *Bidens connata* Muehl. ex Willd. имеет гибридогенное происхождение = *B. cernua* × *B. frondosa* (Crowe, Parker, 1981). Экземпляры, найденные во вторичном ареале вида в Европе, первоначально были отнесены к самостоятельному виду — *B. decipiens* Warnst., поскольку отличались от типичной разновидности по ряду признаков: первые настоящие листья европейских особей более узкие, листовая пластинка, сужаясь к основанию, образует подобие черешка, край листа имеет меньшее число зубцов, зубцы крупные и нерегулярные. В корзинках отсутствуют краевые ложноязычковые цветки, листочки наружного круга обёртки достигают 3–6 см, значительно превышая по этому показателю таковые американских растений (Sherff, 1937; Mayorov, Vinogradova, 2013).

Инвазия *B. connata* на территории России началась относительно недавно. В 2001 г. вид обнаружен в Орехово-Зуевском районе Московской области (Скворцов, Григорьева, 2005), в 2012 г. несколько особей найдены А. П. Серёгиным в окрестностях посёлка Тасинский во Владимирской области (Серёгин, 2013). В 2012 г. популяция *B. connata* найдена в Калужской области: Н. М. Решетникова 20.08.2012 (МНА). В 2013 г. вид обнаружен в Калининградской области на Куршской косе и в г. Зеленоградске: МНА: Ю. К. Виноградова, Ю. А. Цыплакова 20.08.2013; Ю. К. Виноградова, Ю. А. Цыплакова 22.08.2013.

*Материалы и методы.* Район исследований — окрестности посёлка Тасинский Владимирской области — интересен тем, что



является местом произрастания сразу четырёх видов череды: евразийских *B. tripartita* L., *B. cernua* L. и североамериканских *B. connata*, *B. frondosa* L. Кроме того, это одна из немногих точек в Средней России, где встречается *B. connata*. Все четыре вида произрастают совместно на заболоченной просеке через сосняк с берёзой и елью под линией электропередач на окраине посёлка, ещё одна микропопуляция *B. connata* расположена в 500 м от указанного местонахождения, по берегам р. Таса (на участке, где реку пересекает дорога на п. Пустоша), в сероольшанике с берёзой разнотравно-осоково-злаковым, по линии уреза воды.

Исследован диапазон изменчивости признаков листа и семянков у всех видов, поскольку именно они являются важными диагностическими признаками, позволяющими различать виды рода *Bidens*. Определены: размер и форма семянков, число остей, скульптура спермодермы и её опушение, степень рассечённости листовых пластинок. Для *B. connata* измерения проведены в обеих микропопуляциях.

*Результаты и обсуждение.* Морфологические показатели изученных видов достаточно вариабельны. Параметры семянков обобщены в таблице. Семянки *B. connata* характеризуются сочетанием признаков, свойственных двум разным видам — они четырёхгранные и имеют 4 ости, как у аборигенной *B. cernua*, и покрыты бородавочками, как у североамериканской *B. frondosa*. По всем показателям, включая длину остей, они крупнее семянков *B. cernua* и близки к таковым *B. frondosa*, однако морфометрические показатели широко варьируют в зависимости от эколого-фитоценологических условий: микропопуляция на берегу р. Таса отличается более мелкими семянками и в целом более мелкими растениями (табл.). Ранее нами было установлено, что семянки *B. connata* покрыты волосками двух типов — дуплексными, состоящими из двух клеток с большой разницей в длине, и простыми однорядными многоклеточными (Галкина, Рябченко, 2013). Семянки *B. frondosa* покрыты только дуплексными волосками, *B. cernua* — только простыми многоклеточными. Таким образом, на основании морфологии семянков с высокой вероятностью можно предположить, что *B. connata* является гибридом *B. cernua* × *B. frondosa*.

Признаки семянков видов рода *Bidens* в окрестностях п. Тасинский

Виды рода <i>Bidens</i>	Форма семянков, строение поверхности и число остей	Длина семянки, мкм	Ширина семянки, мкм	Длина краевой ости, мкм	Длина центральной ости, мкм
<i>B. frondosa</i>	Двухгранные, спермодерма с бородавочками, 2 ости	6,1±0,2 4,9–8,1	1,7±0,0 1,3–2,1	2,5±0,0 2,0–3,2	—
<i>B. connata</i> (под ЛЭП, на свету)	Четырёхгранные, спермодерма с бородавочками, 4 ости	6,5±0,2 4,7–8,4	2,1±0,0 1,7–2,5	2,9±0,1 2,1–3,6	2,2±0,1 1,3–3,3
		5,2±0,1 4,0–5,9	1,7±0,0 1,4–2,3	2,3±0,0 1,9–3,0	1,7±0,1 1,3–2,3
<i>B. serotina</i>	Четырёхгранные, спермодерма гладкая, 4 ости	4,6±0,1 3,7–5,4	1,6±0,0 1,3–2,0	2,3±0,0 1,8–2,7	1,6±0,0 1,3–2,1
<i>B. tripartita</i>	Двухгранные, спермодерма гладкая, в норме 2 ости, у 10% семянков имеется 3 ости	5,4±0,1 4,2–6,9	2,2±0,0 1,5–2,5	3,1±0,1 2,1–3,9	1,9±0,5 1,0–2,6

По степени рассечённости листьев у *B. connata* выявлены две формы (рисунок).

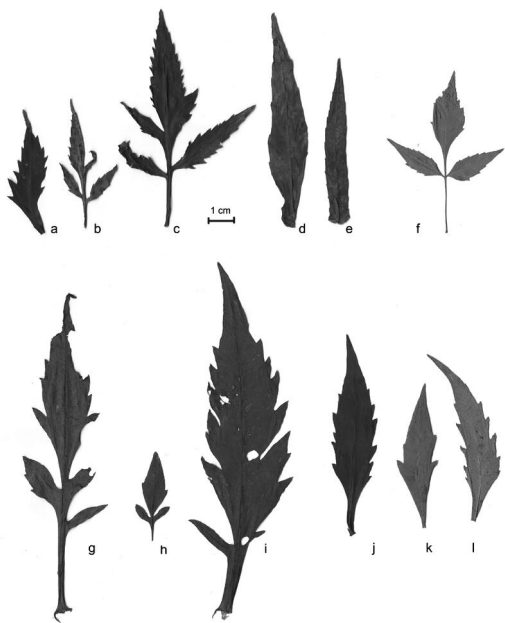


Рисунок. Листья разных видов рода *Bidens*.

a, b, c — *B. tripartita* (a — из верхней части побега);

d, e — *B. cernua*; f — *B. frondosa*;

g, h, i, j — *B. connata* (форма с раздельными листьями):

g, h — нижние листья, i — из средней части побега, j — верхний лист;

k, l — *B. connata* (форма с цельными листьями, из верхней и средней части побега)

Первая имеет цельные листья с крупными нерегулярными зубцами и встречается довольно редко. Преобладает вторая форма, имеющая цельные листья с крупными нерегулярными зубцами в верхней части стебля (как у *B. cernua*), неглубоко раздельные листья в средней части стебля и рассечённые (как у *B. tripartita*) листья в нижней части стебля. Следует отметить, что верхние листья у *B. tripartita* также нередко бывают цельными. Кроме того, листья *B. cernua* линейно-ланцетные и явно сидячие, а листовые пластинки *B. connata* и *B. tripartita* (и цельных, и рассечённых листьев) более округлые и имеют крылатый черешок. У *B. frondosa*, в отличие от *B. tripartita* и нижних листьев

*B. connata*, верхняя доля листа лишь немного крупнее остальных, и доли настолько выражены, что их главные жилки у основания почти не окружены листовой пластинкой, поэтому лист выглядит не трёхраздельным, а тройчатосложным. Таким образом, на основании морфологии листьев можно предположить, что *B. connata* является гибридом уже между другими видами — *B. cernua* × *B. tripartita* (или это вообще тройной гибрид *B. cernua* × *B. frondosa* × *B. tripartita*).

Мы полагаем, что *B. connata* так же, как и, например, *Oenothera biennis*, возникла в Европе независимо, а не спонтанно занеслась из первичного ареала. Это косвенно подтверждают как некоторые морфологические различия между европейскими и американскими растениями, так и локализация местонахождений этого нового для России вида. Во-первых, точки находок малочисленны и расположены на значительном расстоянии друг от друга. Во-вторых, и в Калужской, и во Владимирской областях популяции *B. connata* обнаружены в довольно глухих местах вдали от транспортных магистралей и далеко от достопримечательностей, посещаемых иностранными туристами. Однако во всех местообитаниях растут рядом разные виды рода *Bidens*.

Гипотеза о независимом гибридогенном происхождении *B. connata* в Европе в настоящее время тестируется нами методами молекулярно-генетического анализа.

Авторы выражают искреннюю благодарность А. П. Серёгину за помощь в поиске указанного труднодоступного местонахождения *Bidens connata*. Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований, проект № 12–04–00965.

## Список литературы

Галкина М. А., Рябченко А. С. О видах рода *Bidens* на берегах Милятинского водохранилища в Калужской области // Вестн. Тв. гос. ун-та. Сер. биол. и экол. 2013. Вып. 32. № 31. С. 75–83.

Серёгин А. П. Важнейшие новые флористические находки во Владимирской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118. Вып. 3. С. 65–66.

Скворцов В. Э., Григорьева О. В. *Bidens connata* Muehl. ex Willd. (Asteraceae) — новый вид для флоры России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 1. С. 65–67.

Abbott R.J. Plant invasions, interspecific hybridization and the evolution of new plant taxa // Trends Ecol. Evol. 1992. Vol. 7. P. 401–405.

Arnold M.L., Hodges S.A. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? // Trends Ecol. Evol. 1995. Vol. 10. P. 67–71.

Arnold M.L., Kentner E.K., Johnston J.A., Cornman S., Bouck A.C. Natural hybridisation and fitness // Taxon. 2001. Vol. 50. P. 93–104.

Crowe D.R., Parker W.H. Hybridization and agamospermy of *Bidens* in northwestern Ontario // Taxon. 1981. Vol. 30. № 4. P. 749–760.

Mayorov S.R., Vinogradova Yu.K. Formation of secondary distribution range and intraspecific variability of *Bidens connata* // 12<sup>th</sup> Reunion on Ecology and Management of Alien Plant Invasions. 22–26 September 2013. Pirenopolis, Brazil. P. 119.

Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., Baughman S., Cabin R.J., Cohen J.E., Ellstrand N.C., McCauley D.E., O'Neil P., Parker I.M., Thompson J.N., Weller S.G. The population biology of invasive species // Annu. Rev. Ecol. Syst. 2001. Vol. 32. P. 305–332.

Sherff E.E. The genus *Bidens* // Publ. Field Mus. Natur. Hist. Bot. ser. Vol. 16. 1937. P. 16–74.

# ДЛИТЕЛЬНОСТЬ LAG-ФАЗЫ КАК ОТРАЖЕНИЕ МИКРОЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ ВО ВТОРИЧНОМ АРЕАЛЕ

---

Ю. К. Виноградова, С. Р. Майоров

Расселение новых для флоры чужеродных видов происходит обычно не сразу, а через некоторое время после появления в регионе. Это время принято называть lag-фазой; определение её продолжительности крайне важно для выработки мер контроля инвазионных видов.

Попытки оценить длительность lag-фазы предпринимались неоднократно. По данным И. Коварика, длительность lag-фазы зависит от жизненной формы растения: для деревьев это в среднем около 170 лет, для кустарников — около 130, а травянистым растениям достаточно нескольких десятилетий (Kowarik, 1995). Для древесных видов в условиях юга Австралии продолжительность lag-фазы составляет в среднем около 150 лет (Caley et al., 2008). Для «сорных» видов Новой Зеландии этот период оценивают всего в 20–30 лет (Pušek, Hulme, 2005; Aikio et al., 2010). В Северной Америке lag-фаза для *Artemisia vulgaris* составила около 400 лет, а для *Reynoutria japonica* — всего 50 лет (Barney, 2006). Для растений района Великих озёр lag-фаза варьировала от 3 до 140 лет (Larkin, 2012).

По нашим данным, длительность lag-фазы слабо коррелирует с жизненной формой растения, продолжительностью жизни, активностью семенного размножения и прочими признаками. Так, у *Epilobium adenocaulon* и *Bidens frondosa* lag-фаза длилась 50 лет, у *Impatiens glandulifera* — 70, у *I. parviflora* — 120, у *Amaranthus albus* — 250 лет.

Известны ли случаи, когда lag-фаза не выражена? Для Европейской России это, вероятно, произошло с *Galega orientalis* и *Heracleum sosnowskyi*. Оба вида благодаря интродукции преодолели географический барьер аридного степного пояса и оказались в гумидной полосе, где стремительно расселяются. Метод природно-климатических аналогов в этом случае оправдал себя: во вторичном ареале и борщевик, и козлятник показывают высокую продуктивность, а их инвазия оказалась «побочным продуктом» интродукции. Но отсутствие lag-фазы — скорее исключение, чем правило.

При расширении вторичного ареала длительность lag-фазы стремительно снижается. Так, у *Galinsoga parviflora* в Англии она составила 125 лет, в Петербурге — 100 лет, во Владивостоке — 30 лет, а в Вологде — всего 3 года.

Что происходит с видом при выходе из lag-фазы? Полагаем, что аналогию можно провести с селекционной работой. Создание генетически разнообразной интродукционной популяции — один из успешных методов селекции. Отбор в этом случае возможен не только среди растений разного географического происхождения, но и среди потомства этих растений. Свободное скрещивание повышает генетическое разнообразие интродукционной популяции, что предопределяет успех создания новых сортов (Скворцов и др., 2005).

Именно появление «успешных» генотипов и позволяет растениям перейти от lag-фазы к расселению. Для гигантских борщевиков продемонстрировано отличие инвазионных популяций от родительских (Jahodová et al., 2007). Для ряда инвазионных видов выявлено высокое генетическое разнообразие во вторичном ареале (Ward et al., 2008; Wilson et al., 2009). Как было показано нами ранее на примере *Conyza canadensis*, одним из способов адаптации к новым географическим условиям является сокращение продолжительности жизненного цикла, более ранний переход к цветению и плодоношению. В случае *Impatiens glandulifera* нами экспериментальным путём установлено, что при перекрёстном опылении возник генотип, приспособившийся к образованию цветков в условиях длинного дня. Одним из факторов отбора адаптивных генотипов являются сезоны с аномальной погодой. Так получилось в случае расселения *Echinocystis lobata*: аномально холодной зимой 1978/79 гг. вымерзли практически все инвазионные популяции вида по рекам Лужа и Нара в Московской области. В последующие два года на месте ив, оплетённых эхиноцистисом, отмечались лишь одиночные его особи — устойчивые к холоду генотипы, но уже через три года инвазионные популяции эхиноцистиса появились гораздо севернее — в Новгородской и Вологодской областях. Напротив, в годы с жаркой погодой чужеродные виды дают более многочисленное семенное потомство, представляющее широкий материал для естественного отбора.

Сложнее выработка высоко активных генотипов у растений-самоопылителей. По-видимому, важную роль в этом процессе имеют единичные случаи перекрёстного опыления. Плотность популяций как

результат высокого репродуктивного потенциала благоприятствует таким событиям. Например, активно расселяющаяся *Galinsoga quadriradiata* имеет, по нашим наблюдениям, наивысшую плотность популяций — в ГБС РАН на 1 м<sup>2</sup> выявлено 1300 особей! Растение даёт до трёх генераций за вегетационный сезон, растения росли в три яруса, и даже самые мелкие 4-сантиметровые растения были уже с сеянками. У самоопылителя *Bidens frondosa* в условиях Средней России зафиксировано появление новых морфологических форм, не свойственных растению в первичном ареале.

Накопление изменчивости происходит даже у апомиктов. Так, высокоинвазивный *Erigeron annuus* — триплоидный вид со своеобразным типом облигатного апомиксиса (Noyes, 2000; Noyes, Rieseberg, 2000). Тем не менее, во вторичном ареале происходит накопление изменчивости (Edwards et al., 2006). Можно предположить, что наблюдаемое в Средней России в последние десятилетия расселение апомиктического вида *Aronia mitchurinii* тоже связано с накоплением изменчивости, так как её дичание идёт независимо сразу в нескольких областях.

Роду *Oenothera* свойственен особый генетический механизм поддержания адаптивных генотипов. Существование чистых линий нарушается сравнительно редкой гибридизацией, в результате которой возникают новые генотипы, которые могут стабилизироваться и дать начало новым микровидам (Грант, 1984). Видообразование в этом случае чрезвычайно активно, а lag-фаза коротка. Подтверждение тому — описанные К. Ростаньским 32 вида энотеры.

К быстрому образованию новых активных «видов-трансформеров» может приводить и гибридизация (Abbott et al., 2003; Bleeker et al., 2007; Zalapa et al., 2009). Удачная рекомбинация генетических признаков родительских видов сокращает lag-фазу, возникают перспективные гибриды, доля которых среди инвазионных видов Средней России, например, достигает 10% (Майоров и др., 2012).

Таким образом, в период lag-фазы в первоначальной генетически обеднённой инвазионной популяции происходит накопление генетической изменчивости. Длительность lag-фазы зависит от генетической пластичности чужеродного вида и его способности к адаптации в новой географической среде. В отсутствие стабилизирующего отбора этот процесс может идти достаточно быстро. Нелегко представить



себе «идеальный сорняк», а предсказать переход от lag-фазы к активной экспансии и вовсе вряд ли возможно.

## Список литературы

Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. — 528 с.

Майоров С. Р., Виноградова Ю. К., Хорун Л. В. Ботанико-географическое своеобразие инвазионных видов флоры Средней России // Биogeография: методология, региональный и исторический аспекты. Материалы конф., приуроченной к 80-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова (1932–1997) (Москва, 30 января – 3 февраля 2012 г.). М., 2012. С. 124–127.

Скворцов А. К., Виноградова Ю. К., Куклина А. Г., Крамаренко Л. А., Костина М. В. Формирование устойчивых интродукционных популяций: абрикос, черешня, черёмуха, жимолость, смородина, арония. М.: Наука, 2005. — 186 с.

Abbott R. J., James J. K., Milne R. I., Gillies A. C. M. Plant introductions, hybridization and gene flow // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 2003. Vol. 358. P. 1123–1132.

Aikio S., Duncan R. P., Hulme Ph. E. Lag-phases in alien plant invasions: separating the facts from the artefacts // Oikos. 2010. Vol. 119. Is. 2. P. 370–378.

Barney J. N. North American history of two invasive plant species: phytogeographic distribution, dispersal vectors, and multiple introductions // Biol. Inv. 2006. Vol. 8. P. 703–717.

Bleeker W., Schmitz U., Ristow M. Interspecific hybridisation between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity // Biol. Cons. 2007. Vol. 137. P. 248–253.

Caley P., Groves R. H., Barker R. Estimating the invasion success of introduced plants // Divers. Distrib. 2008. Vol. 14. P. 196–203.

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. № 1. P. 93–101.

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*). Cambridge (USA): CABI, 2007. P. 1–19.

Kowarik I. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species // Plant Invasions, General Aspects and Special Problems. Amsterdam: SPB Academic Pub., 1995. P. 15–38.

Larkin D.J. Lengths and correlates of lag phases in upper-Midwest plant invasions // Biol. Invasions. 2012. Vol. 14. P. 827–838.

Noyes R. D. Biogeographical and evolutionary insights on *Erigeron* and allies (Asteraceae) from ITS sequence data // Plant Syst. Evol. 2000. Vol. 220. № 1–2. P. 93–114.

Noyes R. D., Rieseberg L. H. Two independent loci control agamospermy (apomixis) in the triploid flowering plant *Erigeron annuus* // Genetics. 2000. Vol. 155. P. 379–390.

Pyšek P., Hulme Ph.E. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process // Ecoscience. 2005. Vol. 12. Is. 3. P. 302–315.

Ward S. M., Gaskin J. F., Wilson L. M. Ecological genetics of plant invasion: What do we know? // Invasive Plant Sci. Manag. 2008. Vol. 1. № 1. P. 98–109.

Wilson J. R. U., Dormontt E. E., Prentis P. J., Lowe A. J., Richardson D. M. Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success // Trends Ecol. Evol. 2009. Vol. 24. Is. 3. P. 136–144.

Zalapa J. E., Brunet J., Guries R. P. Patterns of hybridization and introgression between invasive *Ulmus pumila* (Ulmaceae) and native *U. rubra* // Am. J. Bot. 2009. Vol. 96. № 6. P. 1116–1128.

# МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ РОДА *EPITHEMIA* KÜTZING В ВОДОЁМАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ И МОНГОЛИИ

---

В. С. Вишняков

Род *Epithemia* Kützing (Rhopalodiaceae, Rhopalodiales, Bacillariophyceae) объединяет диатомовые водоросли с дорзивентральными створками и каналовидным швом. Основными диагностическими признаками для различения видов рода *Epithemia* традиционно считают форму и размеры створок, число рёбер и рядов ареол, подсчитанное в 10 мкм, а также положение ветвей каналовидного шва. Представители рода широко распространены в водоёмах различных физико-географических зон, однако морфология створок и систематика почти повсеместно изучены слабо.

Попытка оценки видового разнообразия *Epithemia* в разнотипных водоёмах юга Сибири и северо-запада Монголии, предпринятая нами, базировалась на данных сравнительно-морфологического анализа популяций (Вишняков и др., 2014). Помимо оригинальных материалов, к исследованию была привлечена коллекция диатомовых К. И. Мейера по р. Селенга, хранящаяся в БИН РАН (LE). Было продемонстрировано довольно высокое таксономическое разнообразие эпитемий в этом регионе: 12 видов, которые можно объединить в несколько групп, аналогичных секциям рода. Из группы «*adnata*» в водоёмах региона встречаются *E. adnata* (Kützing) Brébisson (большинство створок соответствует *E. adnata* var. *saxonica* (Kützing) Patrick in Patrick et Reimer), *E. proboscidea* Kützing, *E. selengaensis* Vishnjakov, Kulikovskiy et Genkal, *E. frickei* Krammer in Lange-Bertalot et Krammer. Вид *E. porcellus* Kützing, по-видимому, конспецифичен *E. proboscidea*. Это широко распространённые в гюларктике таксоны. Общие размерные характеристики, число рёбер и штрихов в 10 мкм варьируют у них приблизительно в сходных пределах, а основные различия по морфологии концов створок мы считаем главными при разделении всех таксонов группы «*adnata*». Наиболее своеобразным является *E. selengaensis*, описанный из материалов К. И. Мейера по нижнему течению р. Селенга.

Группа видов, близких *E. argus*, остаётся слабо проработанной в таксономическом плане, однако оригинальность морфологии эпитемий из двух популяций Котловины Больших Озёр в Монголии позволила выделить их в самостоятельный таксон *E. perlongicornis* Vishnjakov, Kulikovskiy et Genkal, характеризующийся, в отличие от более широко распространённого в регионе вида *E. argus* (Ehrenberg) Kützing s.l., ясно оттянутыми и головчатыми концами створок.

Комплекс видов, родственных *E. sorex*, представлен собственно *E. sorex* Kützing, *E. amphicephala* (Østrup) Kobayashi et Kobayashi, *E. smithii* Carruthers и оригинальным видом в оз. Хубсугул. Космополитный вид *E. sorex* широко распространён в мезотрофных водоёмах монголо-сибирского региона, *E. amphicephala* демонстрирует приуроченность к горным олиготрофным водоёмам, а *E. smithii* — к степным и полупустынным озёрам с повышенной минерализацией вод. Этим видам свойственны сравнительно небольшие размеры и достигающий дорсального края угол ветвей шва. Главными дифференциальными признаками в этой группе эпитемий предлагается использовать форму створок, ширину и степень головчатости концов створок.

Крупноклеточные виды *E. turgida* (Ehrenberg) Kützing и *E. granulata* (Ehrenberg) Kützing отличаются друг от друга формой створок и отношением длины к ширине. Оба широко распространены в мире. Родственный им байкальский вид *E. compacta* Kulikovskiy et Lange-Bertalot характеризуется уникальной морфологией створок.

Полученные нами данные позволяют наметить некоторые черты географии центрально-азиатских видов *Epithemia*. Виды с широким голарктическим распространением — *E. adnata*, *E. proboscidea*, *E. argus* s.l., *E. turgida*, *E. granulata*, *E. sorex* и *E. smithii*. Все они характеризуются широкой экологической валентностью, что позволяет осваивать им большой круг разнообразных биотопов. Присутствие проявляющих слабую галофилию видов *E. argus* и *E. smithii* хорошо отражает аридные черты водоёмов Центральной Азии. Вид *E. compacta* можно рассматривать как неозндемичный таксон, локально распространённый в Байкале.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФ (14–14–00555).

# ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ ВНУТРИ ВИДА *LUPINUS ANGSTIFOLIUS* L. В ХОДЕ ДОМСТИКАЦИИ И СЕЛЕКЦИИ

---

*Е. В. Власова, С. М. Мотылёва*

Люпин узколистный — динамично развивающийся вид, который благодаря широкому фенотипическому разнообразию занимает особое место внутри рода *Lupinus* L. Образцы вида различаются по окраске и биометрическим показателям вегетативных и генеративных органов растения, физиологическим особенностям, биохимическим и другим показателям. Изменчивость признаков зависит от эколого-географических условий мест произрастания и степени окультуренности. Внутри вида можно выделить 4 основные группы: 1) дикорастущие родоначальники культурных растений, 2) окультуренные местные формы, 3) одичавшие популяции растений, 4) современные селекционные сорта, генетические источники, мутанты. Закономерности изменчивости свойств, обусловленных спецификой географических, экологических и агротехнических условий, отражает эколого-географическая классификация. В соответствии с эколого-географической классификацией выделяют 12 геотипов, 14 экотипов, 3 группы экотипов, 13 сортотипов. При этом считается, что центром формообразования дикорастущего люпина узколистного является Пиренейский полуостров, поскольку «здесь сконцентрировано наибольшее разнообразие форм как с очень примитивными доминантными признаками (мелкие семена, узкие листья, твердосемянность, моноподиальное нарастание), так и с признаками, свойственными культурным растениям» (Теоретические основы..., 1995).

На основании анализа морфологического разнообразия дикорастущих форм из стран Средиземноморья и современных селекционных форм и по результатам проведённых генетических тестов были сделаны выводы о трансформации признаков у люпина узколистного от дикого типа к современным формам (табл.). Обобщая полученные данные (Майсурян, Атабекова, 1974; Clements, Cowling, 1994; Теоретические основы..., 1995; Gladstones et al., 1998; Singh, Jauhar, 2005; Купцов, Такунов, 2006), можно охарактеризовать «дикий тип»

люпина узколистного следующим образом: синецветковый; семена серого цвета с пёстрым рисунком, состоящим из коричневой «сетки» и белых пятен, с треугольным стрелчатым пятном среднего размера над рубчиком и полоской под рубчиком; лист тёмно-зелёного цвета ксероморфного Д-типа; восковой налёт на стебле и листьях присутствует; нарастание на главном стебле и боковых ветвях — моноподиальное, в восходящем направлении, с момента заложения соцветия на главном стебле — симподиальное, в нисходящем направлении; угол отхождения ветвей от стебля — около 40°; число цветков в кисти — более 55; бобы коричневые, сильно растрескивающиеся при созревании, число семян в бобах — не более шести. Из биохимических и физиологических особенностей дикого типа следует отметить медленный темп начального роста, максимальную реакцию на воздействие низких положительных температур в момент прорастания семян (яровизацию), максимальное содержание алкалоидов (более 2%) с преобладанием высокотоксичного люпинина (50–80% от суммы алкалоидов).

В различных природных условиях и при непосредственном воздействии человека эволюция вида шла в различных направлениях. Спонтанные мутационные процессы проходили в естественных популяциях. Ряд наследственных изменений признаков, связанных с адаптивностью растений (ксероморфность, окраска вегетативных органов, особенности габитуса растений, термочувствительность и др.) оказывались полезными при продвижении вида в те или иные новые природные условия произрастания.

В большей степени дифференциация вида происходила под влиянием антропогенного фактора. Бессознательный отбор нужных форм начинался со времен примитивного земледелия более четырех тысяч лет назад (Майсурия, Атабекова, 1974). В процессе окультуривания вида появились формы с новыми типами окраски вегетативных и генеративных органов, изменённым габитусом растения, способствующим одновременному созреванию семян, тонкокожурностью, крупносемянностью и др.

### Изменение признаков люпина узколистного от «дикой» формы к окультуренным формам и селекционным линиям и сортам

Признаки	Характеристики признаков:	
	«дикой» формы	возникших в процессе доместикации и селекции
Окраска венчика	синяя	розовая, бледно-фиолетовая, белая и т.д.
Окраска семян:		
основной фон окраски	серый	белый
рисунк	пёстрый	мраморность и пятнистость
треугольное пятно над рубчиком	стрельчатое среднего размера	лапчатое/стрельчато-лапчатое, крупное/бледное/отсутствует
полоска под рубчиком	присутствует	отсутствует
дужки на семени	отсутствуют	присутствуют
Окраска листа	тёмно-зелёная	светло-зелёная, зелёная, антоциановая, тёмно-зелёная с антоциановой каймой
Тип листа	ксероморфный D-тип	мезоморфный, ксероморфный типов M, L, O, Ф
Тип ветвления	нормальное	редуцированное на ветвях различных порядков
Форма стебля	нормальный	фасцированный
Угол отхождения ветвей от стебля	нормальный (38–42°)	острый (26–32°), «прямой» (52–62°)
Число цветков в кисти	очень много (55–66 шт.)	от очень мало до много (7–54 шт.)
Число семян в бобе	6	7
Размер семян	мелкие	средние, крупные
Растрескиваемость бобов	сильная	от слабой до нерастрескиваемости
Проницаемость оболочек семян	твердокожурность	мягкокожурность
Восковой налёт	присутствует	отсутствует
Реакция на яровизацию	термоувствительность	термонейтральность
Темп роста	медленный	ускоренный
Алкалоидность	2% и более, высокотоксичный	0,3–0,01% и ниже, слаботоксичный

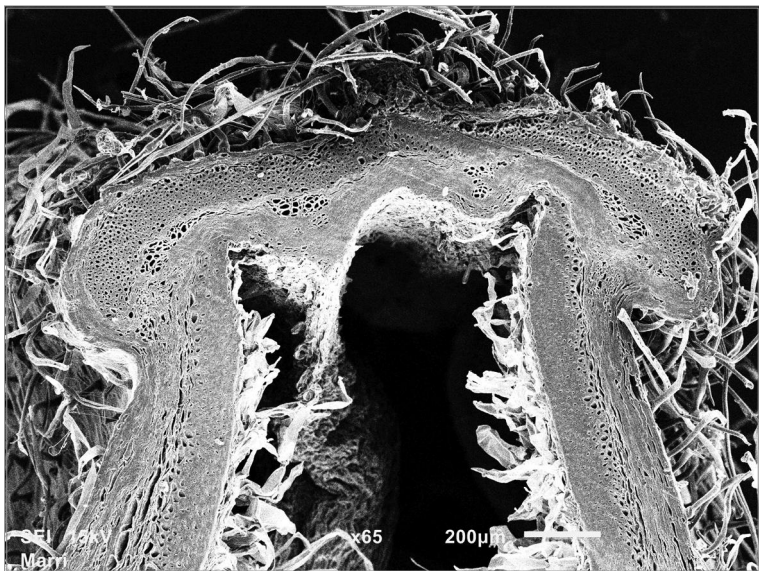
Сознательная селекционная работы с видом началась с прошлого века, и созданные в этот период формы — результат целенаправленного воздействия. Не все новые формы, полученные в результате мутагенеза (фасцированная форма стебля, отсутствие воскового налета и др.), нашли практическое применение.

Выделение естественных мутантов малоалкалоидности открыло новое, зерновое, направление использования вида. В условиях интенсификации сельскохозяйственного производства возникла необходимость создания сортов, устойчивых к плотному ценозу и характеризующихся скороспелостью и дружным созреванием. Для решения поставленной задачи были получены мутанты ветвления и на их основе созданы сорта с различными типами редукции ветвления (Купцов, 2001).

Одним из достижений этого периода также является перестройка анатомической структуры боба, обеспечивающая устойчивость к растрескиванию на корню. Она связана с действием двух генов, *ta* и *le*. В результате действия гена *ta* происходит слияние двух противоположных тяжей склеренхимной ткани, окаймляющих проводящие пучки со стороны шва и средней жилки боба. Ген *le* влияет на структурные изменения в паренхиме створок, в результате чего они становятся более эластичными, что сопровождается пурпурно-коричневой пигментацией внутренней стенки боба (Купцов, Такунов, 2006). Несмотря на достаточно подробные словесные описания структурных изменений, происходящих в плодовых оболочках люпина узколистного, или наличие схематичных изображений структурных изменений в ряде публикаций (но на примере люпина жёлтого) (Gladstones, 1967; Майсуриян, Атабекова, 1974; Карпицкая и др., 1980; Бушуева и др., 1990), отсутствие полноценных изображений вызывает затруднение у исследователей, начинающих заниматься данной проблемой. Это, по-видимому, было связано с трудностями получения целостных срезов. Решение данной проблемы стало возможным с использованием метода сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), позволяющей изучать объекты с минимальной преробоподготовкой.

Полученные нами СЭМ-изображения поперечного среза створок бобов сорта Magi (Австралия) с двумя генами нерастрескиваемости представлены на Рис. 1 и 2.





**Рис. 1. Поперечный срез створок бобов сорта Marri (Австралия) со стороны брюшного шва**



**Рис. 2. Поперечный срез створок бобов сорта Marri (Австралия) со стороны спинной жилки**

## Список литературы

Бушуева В. И., Тарануха Г. И., Пентковская Л. А. Результаты селекции узколистного люпина на нерастрескиваемость бобов и детерминантный тип ветвления // Сб. науч. тр. Селекционно-генетические исследования интенсивных сортов зерновых и зернобобовых культур. Горки: Белорус. СХА, 1990. С. 4–10.

Карпицкая Н. М., Тарануха Г. И., Борисова У. Ф. Изменчивость анатомических признаков рода *Lupinus* L. // Генетика, селекция и семеноводство: Сб. науч. тр. Горки: Белорус. СХА, 1980. С. 45–53.

Купцов Н. С. Стратегия и тактика селекции люпина // Кормопроизводство. 2001. № 1. С. 8–12.

Купцов Н. С., Такунов И. П. Люпин: генетика, селекция, гетерогенные посевы. Брянск, Клинцы: Клинцовская городская типография, 2006. — 576 с.

Майсурян Н. А., Атабекова А. И. Люпин. М: Колос, 1974. — 464 с.

Теоретические основы селекции. Том III. Генофонд и селекция зерновых и бобовых культур (люпин, вика, соя, фасоль) / Б. С. Курлович, С. И. Репьев, Л. Г. Шелко и др.; Под ред. Б. С. Курловича, С. И. Репьева. СПб: ВНИИР, 1995. — 438 с.

Clements J. C., Cowling W. A. Patterns of morphological diversity in relation to geographical origins of wild *Lupinus angustifolius* from the Aegean region // Genet. Res. Crop. Evol. 1994. Vol. 41. P. 109.

Gladstones J. S. Selection for economic characters in *Lupinus angustifolius* and *L. digitatus*. 1. Non-shattering pods // Austr. J. Exper. Animal Husbandry. 1967. Vol. 7. P. 360–366.

Gladstones J. S., Atkins C., Hamblin J. Distribution, origin, taxonomy, history and importance // Lupins as crop plants: Biology, production and utilisation. Wallingford: CAB International, 1998. P. 1–39.

Singh R. J., Jauhar P. P. Genetic resources, chromosome engineering, and crop improvement: Grain legumes. Vol. 1. Boca Raton: CRC Press, 2005. — 390 p.

# МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЁРЕН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА MYRTALES В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ ФИЛОГЕНИИ И СИСТЕМАТИКИ

---

*О. А. Волкова, Е. Э. Северова*

Myrtales — порядок двудольных растений группы Rosidae, в котором традиционно выделяют семейства Onagraceae, Lythraceae, Myrtaceae, Heteropuxidaceae, Psiloxilaceae, Memecylaceae, Melastomataceae, Crypteroniaceae, Alzateaceae, Rhynchocalycaceae, Penaeaceae, Oliniaceae и Combretaceae (Dahlgren, Thorne, 1984; Johnson, Briggs, 1984). В настоящее время на основании молекулярных данных в порядок также включено семейство Vochysiaceae (Contni et al., 1997; APG III, 2009). Внутри порядка отмечено огромное разнообразие апертурных типов. Представители Myrtales имеют 3-бороздно-оровые, слитнобороздные пыльцевые зёрна и пыльцевые зёрна с псевдобороздами (Walker, 1975; Куприянова, Алёшина, 1978; Dahlgren, Thorne, 1984). Псевдоборозды широко распространены в разных группах Myrtales, в первую очередь в семействах Oliniaceae, Penaeaceae, Rhynchocalycaceae, Melastomataceae, Memecylaceae и у некоторых представителей семейств Crypteroniaceae, Combretaceae и Lythraceae. Морфологически они сходны со сложными апертурами, но отличаются от них функционально и структурно. Как показали наши исследования (Волкова и др., 2012; Volkova, 2013), псевдоборозды представляют собой утоньшения экзины, которые не связаны с утолщением интины и не функционируют как проростковые поры, но принимают участие в выполнении гармомегатной функции. Помимо псевдоборозд, у некоторых представителей миртовых отмечены межапертурные углубления — нечётко отграниченные участки спородермы со специфической (как правило, более выраженной по сравнению с межапертурными областями) скульптурой. Для спородермы межапертурных углублений характерна утончённая эктэксина, подстилаемая утолщённой эндэкзиной и тонкой интиной. По-видимому, межапертурные углубления эволюционно связаны с псевдоапертурами и могут быть интерпретированы как результат редукции/становления последних.

Анализ эволюции признаков строения пыльцевых зёрен *Myrtales* был проведён методом максимальной экономии в программе WinClada (Nixon, 2002) на основе топологии молекулярно-филогенетического дерева из работы S.A. Graham (2007). Помимо представителей *Myrtales*, в анализ включена внешняя группа — *Geraniales* (Wang et al., 2009). Данные по наличию или отсутствию псевдоапертур, межапертурных углублений и слитных борозд анализировали как один многокомпонентный признак. Поскольку априорно доказать линейный характер переходов между состояниями этого признака невозможно, его анализировали как неупорядоченный, предполагая равно вероятными переходы между любыми из четырёх принятых нами состояний этого признака: псевдоборозды отсутствуют, псевдоборозды имеются, слитные борозды, межапертурные углубления.

На основании апертурных типов пыльцевых зёрен в порядке можно выделить три группы. Эти группы практически полностью соответствуют трём основным кладам *Myrtales*, выявленным по молекулярно-филогенетическим данным на основании анализа последовательностей *rbcL* и *ndhF* (Sytsma et al., 2004) (рисунок).

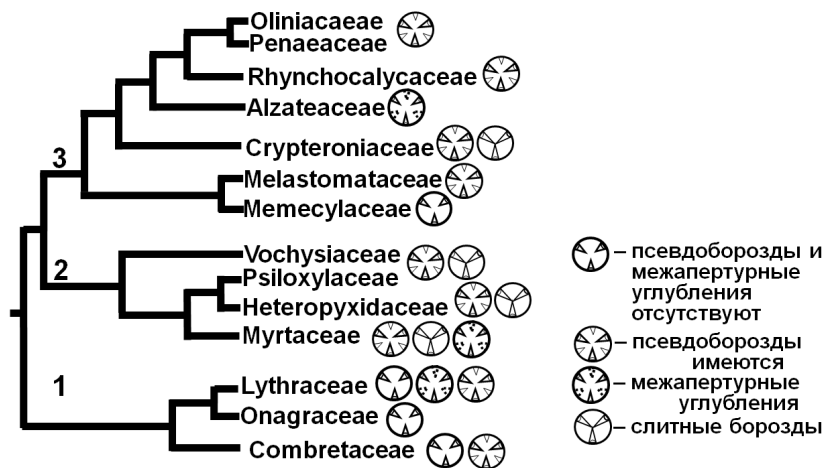


Рис. Распределение палиноморфологических признаков на молекулярно-филогенетическом дереве порядка *Myrtales* (K.J. Sytsma et al. (2004) и S.A. Graham (2007))

Первая группа, включающая *Onagraceae*, *Combretaceae* и *Lythraceae*, наиболее гетерогенна палиноморфологически. В семействах

Combretaceae и Lythraceae встречаются как пыльцевые зёрна с псевдодобороздами и межапертурными углублениями, так и без них (Walker, 1975; Куприянова, Алёшина, 1978; Muller, 1981; Dahlgren, Thorne, 1984; Волкова, Северова, 2010). Семейство Onagraceae отличается от остальных Myrtales по некоторым морфологическим, эмбриологическим и палинологическим признакам (Patel et al., 1984), однако признаётся сестринским семейству Lythraceae на основании молекулярных данных (Graham et al., 1993, 2005; Conti et al., 1997; Dahlgren, Thorne, 1984; Graham, 2007; Morris, 2007).

Вторая группа, включающая семейства Psiloxylaceae, Heteropuxidaceae, Myrtaceae, Vochysiaceae, характеризуется отсутствием пыльцевых зёрен с псевдодобороздами. Межапертурные углубления встречаются только у некоторых видов семейства Myrtaceae. Пыльцевые зёрна представителей этой клады отличаются сплюсненно-сфероидальной формой, треугольной полярной проекцией и, как правило, трёхбороздно-оровым, слитнобороздным апертурным типом (Lleras, 1976; Johnson, Briggs, 1984; Patel et al., 1984; Thornhill et al., 2012). Согласно молекулярно-филогенетическим данным, полученным с использованием последовательности ядерной ITS (Biffin et al., 2007), и обобщённым данным по *matK*, *ndhF* и ITS (Biffin et al., 2010), семейства Psiloxylaceae, Heteropuxidaceae, Myrtaceae объединяются в единое семейство Myrtaceae с двумя подсемействами: Psiloxiloideae (включающее бывшие семейства Psiloxylaceae и Heteropuxidaceae) и Myrtoideae (бывшее семейство Myrtaceae).

Остальные семейства порядка Myrtales образуют единую группу, характеризующуюся наличием у пыльцевых зёрен псевдодоборозд или межапертурных углублений. Эта группа включает семейства Oliniaceae, Ranaeaceae, Rhynchocalycaceae, Alzateaceae, Memecylaceae, Melastomataceae и Crypteroniaceae.

Проведённый нами сравнительный анализ морфологии пыльцевых зёрен представителей порядка Myrtales позволяет предположить различные варианты эволюционного сценария. С одной стороны, можно предположить, что псевдодоборозды возникли уже после разделения порядка на три группы и развивались параллельно и независимо у представителей различных семейств порядка. Псевдодоборозды в этом случае следует рассматривать как новообразования, а не как результат редукции апертур. Межапертурные углубления при таком сценарии

могут отражать как процесс становления псевдобороzd, так и их редукции.

С другой стороны, пыльцевые зёрна с псевдобороздами могли возникнуть у общего предка порядка, затем были вторично утрачены у представителей Lythraceae, Combretaceae и в семействах Alzateaceae, Onagraceae. В этом случае межпертурные углубления у пыльцевых зёрен представителей Alzateaceae и некоторых представителей Myrtaceae и Lythraceae можно рассматривать как отражение процесса редукции псевдобороzd, а пыльцевые зёрна, лишённые псевдобороzd, — как результат их утраты.

Согласно третьему сценарию, предок порядка Myrtales имел пыльцевые зёрна с межпертурными углублениями. Дальнейшее эволюционное развитие привело к утрате углублений и формированию трёхбороздно-орового пыльцевого типа у одних видов и к возникновению псевдобороzd у других. При таком сценарии межпертурные углубления отражают процесс формирования псевдобороzd.

Использованный нами метод максимальной экономии показал, что наиболее экономной оказалась топология, при которой у пыльцевых зёрен общего предка порядка Myrtales отсутствовали псевдобороzды. Широкое распространение трёхбороздно-орового пыльцевого типа у представителей близкородственных порядков (Geraniales, Crossosomatales) подтверждают эту точку зрения. В пользу этой точки зрения свидетельствуют также ископаемые находки (Graham, Graham, 1971; Graham et al., 1985). Возникновение слитнобороздного пыльцевого типа в линии Myrtaceae можно рассматривать как формирование альтернативного типа гармомегатной системы, что также подтверждает мнение о возникновении псевдобороzd de novo.

Работа была выполнена при поддержке гранта Президента РФ МК-156.2014.4

## Список литературы

Волкова О. А., Северова Е. Э. Полиморфизм пыльцы в роде *Lythrum* L. // Тр. VIII междунар. конф. по морфологии растений, посвящённой памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. Т. 1. / Ред. В. П. Викторов. М.: МПГУ, 2010. С. 103–105.

Волкова О. А., Северова Е. Э., Полева С. В. Развитие спородермы пыльцевых зёрен *Lythrum salicaria* (Lythraceae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117. Вып. 5. С. 57–63.

Куприянова Л. А., Алёшина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Lamiaceae — Zygophyllaceae. Л.: Наука, 1978. — 184 с.

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. № 2. P. 105–121.

Biffin E. Evolution of exceptional species richness among lineages of fleshy-fruited Myrtaceae // Ann. Bot. 2010. Vol. 106. P. 79–93.

Biffin E., Harrington M. G., Crisp M. D., Craven L. A., Gadek P. A. Structural partitioning, paired-sites models and evolution of the ITS transcript in *Syzygium* and Myrtaceae // Mol. Phylogenet. Evol. 2007. Vol. 43. P. 124–139.

Conti E., Litt A., Wilson P. G., Graham S. A., Briggs B. G., Johnson L. A. S., Sytsma K. J. Interfamilial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution // Syst. Bot. 1997. Vol. 22. № 4. P. 629–647.

Dahlgren R., Thorne R. F. The order Myrtales: circumscription, variation, and relationships // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. Vol. 71. № 3. P. 633–699.

Graham A., Graham S. A. The geologic history of the Lythraceae // Brittonia. 1971. Vol. 23. P. 335–346.

Graham A., Nowicke J., Skvarla J. J., Graham S. A., Patel V., Lee S. Palynology and systematics of the Lythraceae. I. Introduction and genera *Adenaria* through *Ginoria* // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. № 7. P. 1012–1031.

Graham S. A. Lythraceae // The families and genera of vascular plants / Ed. K. Kubitzki. Vol. 9. Flowering Plants — Eudicots. Berlin; Heidelberg: Springer, 2007. P. 226–246.

Graham S. A., Crisci J. V., Hoch P. C. Cladistic analysis of the Lythraceae sensu lato based on morphological characters // Bot. J. Linn. Soc. 1993. Vol. 113. P. 1–33.

Graham S. A., Hall J., Sytsma K., Shi S. H. Phylogenetic analysis of the Lythraceae based on four gene regions and morphology // Int. J. Plant Sci. 2005. Vol. 166. № 6. P. 995–1017.

Johnson L. A. S., Briggs B. G. Myrtales and Myrtaceae — A phylogenetic analysis // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. Vol. 71. P. 700–756.

- Lleras E.* Revision and taxonomic position of the genus *Euphronia* Martius ex Martius and Zuccarini (Vochysiaceae) // *Acta Amazonica*. 1976. Vol. 6. P. 43–47.
- Morris J.A.* A molecular phylogeny of the Lythraceae and inference of the evolution of heterostyly. PhD diss. — Kent State University, Aug. 2007. — 115 p.
- Muller J.* Exine architecture and function in some Lythraceae and Sonneratiaceae // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1981. Vol. 35. P. 93–123.
- Nixon K.C.* WinClada [software program]. Version 1.00.08. Ithaca, 2002.
- Patel V.C., Skvarla J.J., Raven P.H.* Pollen characters in relation to the delimitation of Myrtales // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1984. Vol. 71. P. 858–969.
- Sytsma K.J., Litt A., Zjhra M.L., Pires J.C., Nepokroeff M., Conti E., Walker J., Wilson, P.G.* Clades, clocks, and continents: historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the Southern Hemisphere // *Int. J. Plant Sci.* 2004. Vol. 165. № S4. P. S85–S105.
- Thornhill A.H., Wilson P.G., Drudge J., Barrett M.D., Hope G.S., Craven L.A., Crisp M.D.* Pollen morphology of the Myrtaceae. Part 3: tribes Chamelaucieae, Leptospermeae and Lindsayomyrteae // *Austral. J. Bot.* 2012. Vol. 60. № 3. P. 225–259.
- Volkova O.A., Severova E.E., Polevova S.V.* Structural basis of harmomegathy: evidence from Boraginaceae pollen // *Plant Syst. Evol.* 2013. Vol. 299. № 9. P. 1769–1779.
- Walker J.W., Doyle J.A.* The bases of angiosperm phylogeny: palynology // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1975. Vol. 62. P. 664–723.
- Wang H., Moore M.J., Soltis P.S., Bell C.D., Brockington S.F., Alexandre R., Davis C.C., Latvis M., Manchester S.R., Soltis D.E.* Rosid radiation and the rapid rise of angiosperm-dominated forests // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2009. Vol. 106. P. 3853–3858.



# МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И АНАТОМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОСТАТКОВ ИСКОПАЕМЫХ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ С ПОМОЩЬЮ КОНФОКАЛЬНОГО МИКРОСКОПА

---

*О. А. Гаврилова, Н. Е. Завьялова, М. В. Теклёва,  
Н. В. Носова, Н. В. Горденко, Е. В. Карасёв,  
В. С. Маркевич, Е. В. Бугдаева*

Результаты морфологических исследований остатков ископаемых высших растений и комплексный анализ данных по ископаемым и современным их представителям являются ценным источником информации для филогенетических реконструкций. Пыльца, споры, фитолеймы — часто встречающиеся, а во многих случаях ещё и единственные сохранившиеся палеоботанические объекты. Получение всей возможной информации об их строении необходимо для указания их ботанической, таксономической принадлежности, установления филогенетических связей растений, которым эти остатки принадлежали. Традиционно микрообъекты исследуют с помощью сначала светового (СМ) и далее сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов; трансмиссионный электронный микроскоп (ТЭМ) применяется значительно реже. Для исследований под ТЭМ, а в некоторых случаях и на световом уровне, микрообъекты подвергают дополнительной, иногда довольно сложной, подготовке; в конечном итоге получают ультратонкие срезы. Таким образом, объект целиком не сохраняется, что является существенным минусом метода, т. к. многие палеоботанические находки уникальны. Поиски неdestructивной (не разрушающей объект) методики изучения структур ведутся уже давно. Одной из таких успешных методик является конфокальная микроскопия (КЛСМ) и изучение структур на серийных виртуальных срезах. КЛСМ позволяет провести реконструкцию трёхмерного облика объекта, рассмотреть его со всех сторон и выяснить изменение структур как на серийных виртуальных срезах, так и на произвольно направленных срезах уже реконструированного объекта. Дополнительным преимуществом метода является то, что для исследования на КЛСМ подходит уже подготовленный для световой микроскопии препарат.

Нами были изучены растительные остатки с помощью КЛСМ LSM 780 (Carl Zeiss) в Центре коллективного пользования БИН РАН, программное обеспечение Zen 2011. Для работы была применена методика исследования оболочки современных пыльцевых зёрен (Гаврилова, 2014). При изучении остатков ископаемых высших растений нами использовался мацерационный метод. Дополнительное окрашивание не проводилось. После предварительного просмотра препарата и выбора объекта сканирование велось с использованием лазера 561 нм при объективе главным образом  $\times 63$  с масляной иммерсией, в отдельных случаях при объективах  $\times 40$  или  $\times 100$  тоже с масляной иммерсией. Расстояние между виртуальными срезами составляло около 0,2 мкм. Измерения объектов и деталей их строения проводились с помощью программного обеспечения КЛСМ.

Так, нами были исследованы пыльцевые зёрна *Cycadopites* (рис. 1: 1, 2), полученные из пыльцевых камер семян *Allicospermum* spp. из юрских отложений Узбекистана (Ангрен) (Zavialova et al., 2014a, b).



Рис. 1. Пыльцевые зёрна *Cycadopites* (1, 2), *Pseudointegricarpus clarireticulatum* (3–5), *Wodehouseia spinata* (6);

2, 4–6 — виртуальные срезы, 1, 3 — реконструированные пыльцевые зёрна; 1, 2, 6 — масштабная линейка 5 мкм, 3–5 — масштабная линейка 10 мкм

Пыльцевые зёрна овальных очертаний, средних размеров ( $30 \times 43$  мкм). Исследованный материал имел очень специфическую сохранность: пыльцевые зёрна располагались в плотной группе, наложенными друг на друга, на обрывках кутикулы, отдельные пыльцевые зёрна нам отделить не удалось. В результате после изучения общей морфологии под СМ мы не были уверены в том, одноапертурные ли пыльцевые зёрна или трёхапертурные. КЛСМ показал, что кутикула имеет примерно тот же максимум флуоресценции (рис. 1: 1), что и оболочки пыльцевых зёрен. В данном случае не удавалось рассмотреть зёрна со всех сторон для установления апертурного типа, однако виртуальные срезы, произведенные вдоль и поперёк реконструированных зёрен, показали, что пыльца однобороздная. Экзина зёрен тонкая, толщиной около 1,5 мкм, однородная; мелкие элементы скульптуры поверхности не различимы.

На пыльцевых зёрнах *Pseudointegricorpus clarireticulatum* (Samoilovitch) Takahashi (Tekleva et al., 2014) из отложений свиты Фурпао (поздний маастрихт, Дальний Восток/Китай) удалось рассмотреть сетчатую структуру поверхности (рис. 1: 3), в этом случае данные КЛСМ вполне сравнимы с результатами СЭМ исследований. На виртуальных срезах различимы покровная, столбиковая эктэзина 1,2–1,9 мкм толщиной и эндэкзина от 0,8 до 2,1 мкм толщиной, выяснено распределение эндэкзинных утолщений (рис. 1: 4, 5). В плане общей морфологии трипрокетатных зёрен с помощью КЛСМ удалось рассмотреть пыльцу со всех сторон и описать выросты, а также полости внутри зёрен. Из тех же отложений была исследована пыльца *Wodehouseia spinata* Stanley (рис. 1: 6). Зёрна  $25 \times 32$  мкм в диаметре с удлинёнными порами ( $1,1 \times 4,2$  мкм в диаметре) имеют толстую покровную, столбиковую экзину толщиной около 4,5 мкм. Хорошо заметен тонкий покров и высокие столбики, однако подстилающий слой и эндэкзина, вероятно, очень тонкие и в КЛСМ не различимы. На поверхности обнаружены редкие шипы от 1 до 3 мкм по высоте/основанию, более мелкие скульптурные элементы не выявлены.

Мегаспоры *Maexisporites rugulaeferus* Karasev et Turnau (местонахождение Шолга, Подосиновецкий район, Кировская область, вохминская свита, индский ярус) (Karasev, Turnau, 2014) довольно крупные и сначала были исследованы с объективом  $\times 40$ . Целиком спору реконструировать не удалось из-за толстой, не пропускающей луч оболочки. После реконструкции верхней половины споры было обнаружено, что

для изображения поверхности существенно информативнее использовать СЭМ. При реконструкции части оболочки с объективом  $\times 100$  на виртуальных срезах удалось получить некоторую информацию об ультраструктуре спородермы (рис. 2: 1). Оболочка споры толщиной около 15 мкм, двухслойная. Внешний слой толщиной около 10 мкм, плотный, мелкогранулированный, гранулы около 0,3 мкм в диаметре, внутренний слой ламеллярный, толщиной около 5 мкм, ламеллы толщиной около 1 мкм.

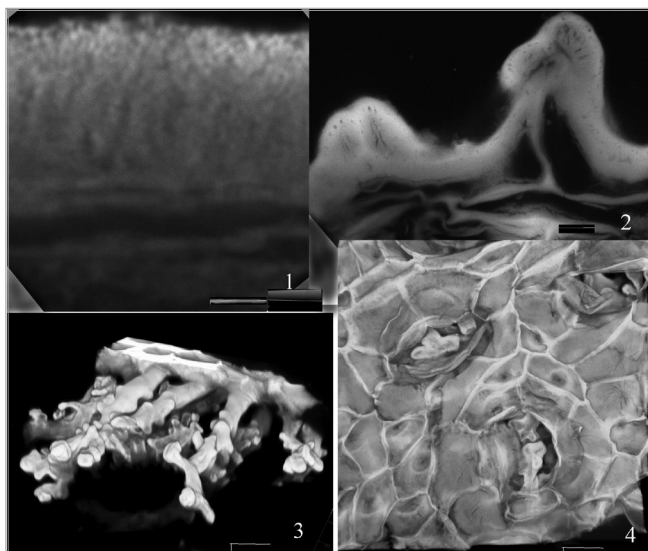


Рис. 2. Оболочка споры *Maexisporites rugulaeferus* (1), листья *Sciadopityoides ukrainensis* (2) и *S. brevifolia* (3, 4);

1, 2 — виртуальные срезы, 3, 4 — реконструированные структуры; 1 — масштабная линейка 10 мкм, 2–4 — масштабная линейка 20 мкм.

С помощью КЛСМ были исследованы фитолеймы листьев *Sciadopityoides ukrainensis* (Doludenko) Sveshnikova из юрских отложений Западной Украины (рис. 2: 2) и *S. brevifolia* (L. Abramova) Hvalj из меловых отложений бассейна реки Анабар (север Сибири) (рис. 2: 3, 4). На виртуальных поперечных срезах папилл, расположенных вдоль устьичной зоны на абаксиальной поверхности листа *S. ukrainensis*, можно увидеть их внутреннее строение. На рис. 2: 3 изображены реконструированные ветвистые папиллы вдоль устьичной зоны на абаксиальной поверхности листа *S. brevifolia*. При

реконструкции сложноустроенные папиллы можно рассмотреть со всех сторон, а на просвет и на виртуальных срезах внутри папилл обнаруживается полость. Устьица (рис. 2: 4), чётко не различимые в СМ, при исследовании в КЛСМ становятся ясными и измеряемыми. Изображения устьиц вполне сравнимы с фотографиями на СЭМ, хотя и менее чёткие.

Таким образом, применение КЛСМ для изучения растительных остатков даёт возможность получать часто уникальную информацию об общем строении и ультраструктуре микрообъектов, используя при этом уже подготовленный постоянный препарат, хотя, несомненно, не может заменить трудоёмкую, но более информативную электронную микроскопию.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, проекты № 13–04–015118-а, 14–04–0044, и гранта Президента РФ для государственной поддержки молодых российских учёных (МК-2369.2014.4).

## Список литературы

*Гаврилова О. А.* Применение конфокальной лазерной сканирующей микроскопии (КЛСМ) для исследования морфологии оболочки пыльцевых зёрен // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 10. С. 1139–1147.

*Karasev E. V., Turnau E.* Earliest Triassic (Induan) megaspores from Russia: taxonomy and stratigraphy // Ann. Soc. Geol. Poloniae. 2014. in press.

*Tekleva M., Markevich V., Budgaeva E., Ge Sun, Gavrilova O.* *Pseudointegricolpus clarireticulatum* (Samoilovitch) Takahashi: morphology and ultrastructure // Historical Biol.: Int. J. Paleobiology. 2014. DOI: 10.1080/08912963.2014.918117

*Zavialova N., Gordenko N., Nosova N., Polevova S.* The fine morphology of pollen grains from the pollen chamber of a supposed ginkgoalean seed from the Middle Jurassic of Uzbekistan (Angren locality) // Plant Syst. Evol. 2014a. DOI 10.1007/s00606–014–1024-x

*Zavialova N., Nosova N., Gordenko N., Gavrilova O.* The fine morphology and affinity of pollen grains associated with seeds from Jurassic of Uzbekistan // Abstr. 9th Europ. Palaeobot. — Palynol. Conference. Padova — Italy, 2014b. P. 317.

# ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФИЛОГАНИИ ВИДОВ ПОДРОДА *ESULA* PERS. РОДА *EUPHORBIA* L. (*EUPHORBIA*CEAE)

---

Д. В. Гельтман

Род *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) — один из крупнейших родов цветковых растений. В результате молекулярно-филогенетических исследований (Steinmann, Porter, 2002; Bruyns et al., 2006; Park, Jansen, 2007; Zimmerman et al., 2010; Bruyns et al., 2011; Horn et al., 2012) в роде было выделено 4 клады, которым придан таксономический статус подродов (Bruyns et al., 2006): *Athymalus* Neck. ex Rchb. (= *Rhizantium* (Boiss.) Wheeler) (клада А), *Esula* Pers. (клада В), *Euphorbia* (клада С), *Chamaesyce* Raf. (клада D). Молекулярно-филогенетическими методами были также изучены все подроды *Euphorbia*, для них предложены новые таксономические системы. В интересующем нас подроде *Esula* выделена 21 секция (Riina et al., 2013), объём и отличительные признаки которых в ряде случаев существенно отличаются от принятых ранее (Boissier, 1862; Проханов, 1964).

Следующим этапом изучения как рода *Euphorbia* в целом, так и его подродов, с нашей точки зрения, должно стать наполнение новой системы различным «немолекулярным» содержанием, в том числе и географической информацией. В данной работе анализируются некоторые аспекты географического распространения видов подрода и их значение для филогении.

## 1. Географический анализ видов подрода *Esula* и основные центры его разнообразия

Нами был проведён географический анализ видов подрода *Esula*, в который был включён 461 вид из 20 секций. *Euphorbia lathyris* L. — представитель монотипной секции *Lathyris* Dumort. — не был включён в рассмотрение, так как пока остаются неясными границы его первичного ареала.

Термин «географический элемент» нами принят в его классическом понимании (Braun-Blanquet, 1923; Eig, 1931), в последнее время обоснованном и развитом Н. Н. Портениером (2000а, б) в применении

к флоре Кавказа. Базовым для анализа было принято флористическое районирование А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1986) с некоторыми изменениями (Портениер, 2000а; Камелин, 2012; и др.).

Каждый из видов был отнесён к одному из 30 географических элементов (19 основных и 11 связующих), которые были сгруппированы в 10 групп элементов. Распределение видов по группам элементов (табл. 1) показало заметное преобладание видов, относящихся к Древнесредиземноморской группе. Следует отметить, что к этой группе относятся представители всех 20 проанализированных секций, а ареалы 10 секций не выходят за пределы Древнесредиземноморского флористического подцарства. Это даёт основание считать данное подцарство важнейшим центром современного разнообразия подрода. Скорее всего, формирование его основных групп родства происходило в ходе альпийского орогенеза и усыхания Паратетиса.

Таблица 1

**Распределение видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* по группам географических элементов**

<b>Группа элементов</b>	<b>Число видов</b>	<b>% от общего числа видов</b>
Бореальная	91	19,74
Восточноазиатская	42	9,11
Древнесредиземноморская	253	54,88
Мадреанская	26	5,64
Палеотропическая	23	4,99
Мадагаскарская	3	0,65
Индо-малезийская	2	0,43
Неотропическая	3	0,65
Южноафриканская	16	3,47
Голантарктическая	2	0,43
<b>ИТОГО:</b>	<b>461</b>	<b>100</b>

Среди географических элементов Древнесредиземноморской группы (табл. 2) преобладают ирано-туранские и средиземноморские виды. Среди ирано-туранских видов достаточно велика доля растений, связанных с горной Средней Азией.

Географический анализ также показывает, что достаточно заметное, хотя и явно вторичное разнообразие подрода наблюдается в пределах Бореального, Восточноазиатского, Мадреанского подцарств,

а также в Южной Африке. Однако здесь представлены далеко не все группы родства подрода.

Таблица 2

**Географические элементы древнесредиземноморской (тетисовой) группы и их численность в подрode *Esula***

Географический элемент	Число видов	% от числа видов в группе	% от общего числа видов
Общедревнесредиземноморский	2	0,79	0,43
Европейско-древнесредиземноморский	8	3,16	1,74
Макаронезийский	14	5,53	3,04
Средиземноморский	84	33,20	18,22
Макаронезийско-средиземноморский	6	2,37	0,87
Субсредиземноморский	32	12,65	6,94
Сахаро-аравийский	3	1,19	0,65
Ирано-туранский	101	39,92	21,98
Иранотурано-синогималайский	3	1,19	0,65

## 2. Взаимоотношения видов Старого и Нового света

В Новом Свете известно всего 38 аборигенных видов подрода, принадлежащих к 3 секциям. В Южной Америке отмечен лишь один аборигенный вид — загадочный *E. philippiana* (Klotzsch et Garcke) Boiss., пока известный только по первоописанию. Большинство видов Нового Света распространено в Северной Америке (включая Мексику) и на островах Карибского бассейна; они принадлежат к трём секциям (*Helioscopia* Dumort., *Paralias* Dumort. и *Tithymalus* (Gaertn.) Boiss.). Это даёт основание считать, что проникновение видов подрода в Новый Свет происходило независимо как минимум 3 раза.

Большая часть видов (34) относится к преимущественно американской секции *Tithymalus*, в которой, однако, известны и виды из Старого Света, преимущественно из Средиземноморья. Следует отметить ряд случаев явного параллелизма в морфологии видов Старого и Нового Света, например, поразительное сходство в строении семян у широко распространённого вида *E. pepus* L. и эндемика штата Техас *E. peplidion* Engelm.



Весьма интересно также отнесение к преимущественно средиземноморской секции *Paralias*, богатой приморскими и литоральными видами, *E. trichotoma* Kunth, растущего на песчаных пляжах Карибского моря.

### 3. Африканский центр разнообразия подрода

К палеотропической и южноафриканской группам элементов (последняя понимается широко, исходя из концепции Южноафриканского флористического царства, предложенного Р. В. Камелиным (2012)) относятся 39 видов, принадлежащих к 3 секциям (*Helioscopia*, *Aphyllis* Webb et Berthel., *Esula*). Интересно, что большинство видов (23) относится к секции *Esula*, в которую входят также многие бореальные виды, в том числе распространённые в самых северных районах Евразии. Это даёт основания говорить о древности секции, хотя в ней имеется много молодых, активно эволюционирующих видов.

### 4. Роль дальнего переноса диаспор в распространении и эволюции подрода

Распространение ряда видов удовлетворительно объясняется только дальним переносом диаспор (скорее всего, перелётными птицами и морскими течениями). По-видимому, только этой причиной можно объяснить формирование эндемиков некоторых островов (Реюньон, Самоа), а также наличие *E. glauca* G. Forst. из секции *Esula* в приморских сообществах Новой Зеландии.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 13–04–00541).

## Список литературы

Камелин Р. В. Флористическое районирование суши: новые решения некоторых проблем // Бот. журн. 2012. Т. 97. № 12. С. 1481–1488.

Портениер Н. Н. Методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 6. С. 76–84.

Портениер Н. Н. Система географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 9. С. 26–33.

Проханов Я. И. Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения // Новости систематики высших растений. 1964. Т. [1]. С. 226–237.

Boissier E. Euphorbiaceae — Euphorbieae // Candolle A. P., de. Prodrromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis: Treuttel et Würtz, 1862. Pars 15. Sect. 2. P. 3–188.

Braun-Blanquet J. L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France. Paris: L. Lhomme; Zürich: Beer et Cie, 1923. — 282 p.

Bruyns P. V., Mapaya R. J., Hedderson T. A new subgeneric classification for *Euphorbia* (Euphorbiaceae) in southern Africa based on ITS and *psbA* — *trnH* sequence data // Taxon. 2006. Vol. 55. № 2. P. 397–420.

Eig A. Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore palestinienne. I. Texte // Feddes Repert. Beih. 1931. Bd. 63. 201 S.

Horn J. W., van Ee B. W., Morawetz J. J., Riina R., Steinmann V. W., Berry P. E., Wurdack K. J. Phylogenetics and the evolution of major structural characters in the giant genus *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) // Mol. Phylogen. Evol. 2012. Vol. 63. № 2. P. 305–326.

Park K.-R., Jansen R. K. A phylogeny of Euphorbieae subtribe Euphorbiinae (Euphorbiaceae) based on molecular data // J. Plant Biol. 2007. Vol. 50. № 6. P. 644–649.

Riina R., Peirson J. A., Geltman D. V., Molero J., Frajman B., Pahlevani A., Barres L., Morawetz J. J., Salmaki Y., Zarre S., Kryukov A., Bruyns P. V., Berry P. E. A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurges, *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae) // Taxon. 2013. Vol. 62. № 2. P. 316–342.

Steinmann V. W., Porter J. M. Phylogenetic relationships in Euphorbieae (Euphorbiaceae) based on ITS and *ndhF* sequence data // Ann. Missouri Bot. Garden. 2002. Vol. 89. № 4. P. 453–490.

Takhtajan A. Floristic regions of the world. Berkeley; Los Angeles; London: Univ. California Press, 1986. — 522 p.

Zimmermann N. F. A., Ritz C. M., Hellwig F. H. Further support for the phylogenetic relationships within *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) from nrITS and *trnL* — *trnF* IGS sequence data // Pl. Syst. Evol. 2010. Vol. 286. P. 39–58.

Впервые термин «низшие растения» был предложен в 19 веке французским ботаником А. Л. Жюссье, который разделял растения на *Thallobionta* (низшие) и *Embryobionta* (высшие) (Margulis, Chapman, 2009). В таком ключе к первой группе должны быть отнесены все растительноподобные организмы, тело которых не разделено на отдельные органы, т.е. вегетативное тело которых представлено талломом. Ниже мы рассмотрим положение в макросистеме тех групп организмов («низших растений»), которые в настоящее время рассматриваются в рамках 2 научных дисциплин: альгологии и микологии, а именно: водоросли, грибы, псевдомицеты (грибоподобные организмы) и слизевики.

**Водоросли.** К водорослям относят организмы, большинство из которых обитает в воде, способно к кислородному фотосинтезу и имеет одноклеточные гаметангии. К водорослям же, в отличие от других групп «низших растений», относят и прокариотные организмы — цианобактерии (синезелёные водоросли). Важный момент связан с тем, что водоросли не едины по своему происхождению, что наглядно показывает эволюция их хлоропластов. В частности, глаукофитовые, красные и зелёные водоросли приобрели хлоропласты путём первичного эндосимбиоза (хлоропласты у них имеют 2 мембраны). В свою очередь, в результате вторичного симбиоза возникли хлоропласты у таких групп как эвгленовые, хлорарахниофитовые, гаптофитовые, криптофитовые, охрофитовые и динофитовые (хлоропласты у этих групп имеют 4, реже 3, мембраны) (Gould et al., 2008). В настоящее время альгологами выделяется порядка 10 (в зависимости от системы) отделов водорослей, среди которых 1 отдел относится к прокариотам (*Cyanobacteria*, или *Cyanophyta*), а остальные — к эукариотам. Среди последних первичнопластидными являются отделы *Glaucophyta*, *Rhodophyta*, *Chlorophyta* и *Charophyta*, остальные — вторичнопластидными: *Ochrophyta* (*Heterokontophyta*), *Dinophyta*, *Cryptophyta*, *Haptophyta* (*Prymnesiophyta*), *Chlorarachniophyta* и *Euglenophyta*. В макросистеме органического мира цианобактерии относят к царству

Bacteria (Monera), подцарству (домену) Eubacteria, группе Gracillicutes (грамотрицательные бактерии) (Кусакин, Дроздов, 1998; Margulis, Chapman, 2009), а эукариотные будут распределены среди 3 супер-групп (империй); при этом положение отделов Cryptophyta и Haptophyta до сих пор остаётся спорным (Adl et al., 2012) (таблица). Хотелось бы также отметить, что молекулярно-генетические исследования показали, что, по-видимому, такая группа паразитических нефотосинтезирующих организмов как споровики (Apicomplexa) в процессе эволюции утратили способность к фотосинтезу, а их пластиды (апикопласты), как и пластиды динофлагеллят, произошли от общего предка, которым была красная водоросль (Lee, 2008; Janouškovec et al., 2010).

*Таблица*

**Положение эукариотных «низших растений» в макросистеме органического мира (по: Adl et al., 2012)**

Супер-группы	Группы	Группы и отделы «низших растений»
Opisthokonta		грибы (Chytridiomycota, Zygomycota, Glomeromycota, Ascomycota, Basidiomycota)
Amoebozoa		слизевики (Mucromycota, Dictyosteliomycota)
Archaeplastida		водоросли (Glaucophyta, Rhodophyta, Chlorophyta, Charophyta)
SAR	Stramenopiles	водоросли (Ochromycota); псевдомицеты (Oomycota, Hyphochytridiomycota и Labyrinthulomycota)
	Alveolates	водоросли (Dinophyta)
	Rhizaria	водоросли (Chlorarachniophyta); слизевики (Plasmodiophoromycota)
Excavata	Discicristates	водоросли (Euglenophyta); слизевики (Acrasiomycota)
Incertae sedis		водоросли (Cryptophyta, Haptophyta)

**Грибы.** Грибы — это эукариотные гетеротрофы с осмотическим типом питания, вегетативное тело большинства из которых представлено мицелием. Среди грибов встречаются сапротрофные, паразитические и симбиотрофные виды. К последним, например, относят лишайники (лихенизированные грибы), система которых полностью интегрирована в систему грибов (Dictionary of the fungi, 2008). В отличие от водорослей, грибы едины по своему происхождению и, несомненно,

являются родственной группой Animalia (Blackwell et al., 2012), а наиболее близкими грибам являются, по-видимому, нуклеариидные амёбы (Nucleariidae) (Liu et al., 2009). В микологии принято рассматривать следующие отделы грибов: Chytridiomycota, Zygomycota, Glomeromycota, Ascomycota, Basidiomycota и формальный отдел Deuteromycota. Следует отметить, что объём и положение в системе отделов Chytridiomycota и Zygomycota являются до сих пор дискуссионными (Blackwell et al., 2012). В макросистеме органического мира грибы наряду с животными относят к супер-группе Opisthokonta (таблица). Помимо этого, такая группа внутриклеточных паразитов животных как микроспоридии (Microsporidia) в настоящий момент признана близкородственной грибам (Keeling, Fast, 2002; Hibbet et al., 2007).

**Псевдомицеты.** Многие годы грибоподобные организмы рассматривали среди грибов, хотя относили их к отдельному отделу Oomycota. Это было обусловлено тем, что псевдомицеты (среди которых есть как сапротрофы, так и паразиты) с грибами имеют морфологическое сходство (таллом у большинства представлен мицелием) и одинаковый тип питания (осмотрофный). Однако изучение цитологических, биохимических, а затем и молекулярных признаков показало, что псевдомицеты являются родственной группой охрофитовым водорослям, утратившей в процессе эволюции хлоропласты (Bhattacharya et al., 1992). К грибоподобным организмам относят следующие отделы: Oomycota, Hyphochytridiomycota (= Hyphochytridiomycota) и Labyrinthulomycota (Blackwell et al., 2012). Таким образом, псевдомицеты по цитологическим, биохимическим и молекулярным признакам в макросистеме органического мира относятся к супер-группе SAR, к группе Stramenopiles (таблица).

**Слизевики.** Слизевики, в отличие от псевдомицетов, никогда не рассматривали в системе грибов. Объединяет слизевики, с одной стороны, наличие в жизненном цикле амебоидной стадии, с другой — образование спороношения. Именно сочетание «животной» организации (амебоидная стадия) и «грибной» (образование спор) послужило поводом рассматривать слизевики в разделе микологии. По образу жизни большинство слизевиков является сапротрофами с фаготрофным типом питания, хотя среди них есть и паразиты (плазмодиофориды). В настоящее время различными молекулярно-генетическими методами показано, что слизевики — это сборная группа, в которой микологи обычно рассматривают 4 отдела: Mухомycota, Dictyosteliomycota,

Acrasiomycota и Plasmodiophoromycota (Blackwell et al., 2012). Отметим, что 2 первых отдела относятся к одной супер-группе Amoebozoa, а 2 последних отдела независимы по происхождению: акразиды являются родственниками гетеролобозным амёбам (Heterolobosea) (De Jonckheere, 2008) и относятся к супер-группе Excavata, а плазмодиофориды — родственны фагомиксидам (Phagomyxida) (Bulman et al., 2001; Ward, Adams, 2010) и относятся к супер-группе SAR (табл.).

Из приведённой выше таблицы видно, что грибы представляют собой единую по происхождению группу. Наиболее близкой супер-группе Opisthokonta (к которой относятся грибы) является, по-видимому, супер-группа Amoebozoa (к которой, в свою очередь, относятся миксомицеты и диктиостелиевые); эти 2 супер-группы некоторые авторы объединяют в группу Unikonta (Keeling et al., 2005). Родственны первичнопластидные водоросли (супер-группа Archaeplastida): глаукофитовые, красные и зелёные в широком смысле. Псевдомицеты наиболее близки по происхождению охрофитовым водорослям (группа Stramenopiles); в то же время, эти 2 группы, несомненно, являются родственными динофлагеллятам (группа Alveolates) и филогенетически близкими таким группам как плазмодиофоровые и хлорарахниофитовые (группа Rhizaria). В связи с предположением родства хромальвеолят (Stramenopiles + Alveolates) и Rhizaria представителей этих групп объединили в единую супер-группу SAR (Stramenopiles + Alveolates + Rhizaria) (Burki et al., 2007). Родственными являются эвгленовые водоросли и акразиевые, относящиеся к одной группе (Discicristates) супер-группы Excavata. Как было сказано выше, положение в макросистеме криптоноад и гаптофит до конца не выяснено и остаётся спорным. Таким образом очевидно, что и альгология, и микология, изучают самые разные, зачастую не связанные близким родством и происхождением организмы, а само понятие «низшие растения» можно рассматривать исключительно как исторический термин.

## Список литературы

Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Часть 2: Prokaryota, Eukaryota: Microsporobiontes, Archeomonadobiontes, Euglenobiontes, Muxobiontes, Rhodobiontes, Alveolates, Heterokontes. СПб.: Наука, 1998. — 381 с.

*Adl S. M., Simpson A. G. B., Lane C. E., Lukeš J., Bass D., Bowser S. S., Brown M. W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D. H., Mcmanus H., Mitchell E. A. D., Mozley-Stanridge S. E., Parfrey L. W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C. L., Smirnov A., Spiegel F. W.* The revised classification of eukaryotes // *J. Euk. Microbiol.* 2012. Vol. 59. № 5. P. 429–493.

*Bhattacharya D., Medlin L., Wainright P. O., Ariztia E. V., Bibeau C., Stickel S. K., Sogin M. L.* Algae containing chlorophylls a+c are paraphyletic: molecular evolutionary analysis of the Chromophyta // *Evolution.* 1992. Vol. 46. P. 801–1817.

*Blackwell M., Vilgalys R., James T. Y., Taylor J. W.* *Fungi.* Eumycota: mushrooms, sac fungi, yeast, molds, rusts, smuts, etc. Version 30 January 2012. <http://tolweb.org/Fungi/2377/2012.01.30>

*Bulman S. R., Kühn S. F., Marshall J. W., Schnepf E.* A phylogenetic analysis of the SSU rRNA from members of the Plasmodiophorida and Phagomyxida // *Protist.* 2001. Vol. 152. P. 43–51.

*Burki F., Shalchian-Tabrizi K., Minge M., Skjæveland Å., Nikolaev S. I., Jakobsen K. S., Pawlowski J.* Phylogenomics reshuffles the eukaryotic supergroups // *PLoS ONE.* 2007. Vol. 2. № 8. e790.

*De Jonckheere J. F.* *Heterolobosea* Page and Blanton 1985. Version 21 September 2008. <http://tolweb.org/Heterolobosea/96360/2008.09.21>

*Dictionary of the fungi.* / Eds. Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A.. 10<sup>th</sup> ed. CABI, Europe — UK, 2008. — 771 p.

*Gould S. B., Waller R. F., McFadden G. I.* Plastid evolution // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2008. Vol. 59. P. 491–517.

*Hibbett D. S., Binder M., Bischoff J. F., Blackwell M., Cannon P. F., Eriksson O. E., Huhndorf S., James T., Kirk P. M., Lücking R., Lumbsch T., Lutzoni F., Matheny P. B., McLaughlin D. J., Powell M. J., Redhead S., Schoch C. L., Spatafora J. W., Stalpers J. A., Vilgalys R., Aime M. C., Aptroot A., Bauer R., Begerow D., Benny G. L., Castlebury L. A., Crous P. W., Dai Y.-C., Gams W., Geiser D. M., Griffith G. W., Gueidan C., Hawksworth D. L., Hestmark G., Hosaka K., Humber R. A., Hyde K., Ironside J. E., Kõljalg U., Kurtzman C. P., Larsson K.-H., Lichtwardt R., Longcore J., Miądlikowska J., Miller A., Moncalvo J.-M., Mozley-Stanridge S., Oberwinkler F., Parmasto E., Reeb V., Rogers J. D., Roux C., Ryvarden L., Sampaio J. P., Schüßler A., Sugiyama J., Thorn R. G., Tibell L., Untereiner W. A., Walker C., Wang Z., Weir A., Weiß M., White M. M.,*

*Winka K., Yao Y.-J., Zhang N.* A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // *Mycol. Res.* 2007. Vol. 111. P. 509–547.

*Janouškovec J., Horák, A., Oborník M., Lukeš J., Keeling P.J.* A common red algal origin of the apicomplexan, dinoflagellate, and heterokont plastids // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2010. Vol. 107. P. 10949–10954.

*Keeling P.J., Burger G., Durnford D. G., Lang B.F., Lee R. W., Pearlman R. E., Roger A.J., Gray M.W.* The tree of eukaryotes // *Trends Ecol. Evol.* 2005. Vol. 20. № 12. P. 670–676.

*Keeling P.J., Fast N.M.* Microsporidia: biology and evolution of highly reduced intracellular parasites // *Annu. Rev. Microbiol.* 2002. Vol. 56. P. 93–116.

*Lee R. E.* *Phycology.* 4<sup>th</sup> ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2008. — 547 p.

*Liu Y., Steenkamp E.T., Brinkmann H., Forget L., Philippe H., Lang B.F.* Phylogenomic analyses predict sistergroup relationship of nucleariids and fungi and paraphyly of zygomycetes with significant support // *BMC Evol. Biol.* 2009. Vol. 9. P. 272. 11 p.

*Margulis L., Chapman M.J.* *Kingdoms & domains: an illustrated guide to the phyla of life on Earth.* 4<sup>th</sup> ed. Amsterdam: Academic Press, 2009. — 659 p.

*Ward E., Adams M.* Plasmodiophorida. Version 07 March 2010. <http://tolweb.org/Plasmodiophorida/121506/2010.03.07>



# ОСНОВНЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЛИНИИ В ЭВОЛЮЦИИ СЕМЕЙСТВА PELTASPERMACEAE (PELTASPERMALES, GINKGOOPSIDA)

---

А. В. Гоманьков

Семейство Peltaspermaceae произошло, вероятно, в позднем карбоне от каллистофитовых — типичных птеридоспермов с семенами, прикреплявшимися непосредственно к листьям, морфологически неотличимым от вегетативных. Основные сведения об эволюции и родственных связях внутри сем. Peltaspermaceae поставляются остатками женских фруктификаций и вегетативных листьев.

Вероятно, первые и наиболее примитивные пельтаспермовые обладали женскими фруктификациями (сложными полиспермами) типа *Autunia* и вегетативными листьями типа *Rhachiphyllum* (Керп, 1982, 1988). Полиспермы рода *Autunia* известны начиная с ранней перми и представляют собой кистевидные собрания листообразных (но не идентичных вегетативным листьям!) простых полиспермов, к абаксиальной поверхности которых прикреплялось по два семени. Семенные рубцы были круглыми и очень маленькими (~0,2 мм в диаметре). Род *Rhachiphyllum* известен с позднего карбона. Это дваждыперистые листья с каллиптероидным жилкованием: в основание каждого пёрышка из рахиса помимо средней жилки входит ещё несколько дополнительных, по толщине аналогичных боковым жилкам.

От растений с полиспермами *Autunia* и листьями *Rhachiphyllum*, по-видимому, происходят растения, обладавшие пельтоидами, т.е. радиально симметричными пельтатными полиспермами типа *Peltaspermopsis* (хотя первые пельтоиды известны уже из верхнего карбона, т.е. раньше, чем *Autunia*, — Керп et al., 2001). В эволюции листьев этих растений (триба Peltaspermopsae) с кунгурского века и до начала триаса просматривается тенденция, которую можно назвать «дептеридизацией» (Гоманьков, 2008, 2010). Сначала каллиптероидное жилкование пёрышек (род *Rhachiphyllum*, верхний карбон — казанский ярус) заменяется на одонтоптероидное (род *Odontopteridium*, уфимский ярус — вишкильский горизонт): ни одна из многочисленных жилок, выходящих из рахиса, не выделяется как средняя. Затем происходит

слияние пёрышек с образованием простоперистых листьев (пёрышки могут иметь ровные или фестончатые края). Одновременно происходит «растворение» средней жилки (гомологичной рахису последнего порядка у *Odontopteridium*) с образованием ложной средней жилки (пучка сближенных жилок, проходящих по оси пёрышка). Листья такого типа относятся к роду *Ustyugia* (казанский ярус — вятский горизонт). Дальнейшее слияние пёрышек и «растворение» рахиса приводит к образованию простых листьев с ложной средней жилкой (род *Tatarina*, вишкильский и вятский горизонты). Затем жилки «выпрямляются», и образуются простые листья с простым веерным жилкованием, которые в дальнейшем начинают снова делиться на доли, но уже дихотомически. Возникает род *Kirjamkenia* (верхи вишкильского горизонта — триас). На всём протяжении от кунгурского яруса до вятского горизонта на фоне описанной и ясно просматривающейся эволюции листьев сосуществуют пельтоиды двух типов — крупные и мелкие. В флоре вятского горизонта мелкие пельтоиды надёжно связываются с листьями рода *Tatarina*, а крупные — с листьями рода *Ustyugia*, однако их связь с тем или другим типом листы в более древних отложениях остаётся неизвестной. Очевидно, мы имеем здесь дело с явлением, получившим наименование транзитивного полиморфизма (Мейен, 2009), и для его эволюционной интерпретации неизбежно должны прибегать к представлениям о конвергентном возникновении того или иного сходства — либо женских фруктификаций, либо вегетативной листы.

Вероятно, на уровне вятского горизонта в эволюции *Peltaspermaceae* возникает другая филогенетическая ветвь, соответствующая трибе *Peltaspermeae*. Её представители обладали пельтоидами иного типа, относимыми к роду *Peltaspermum*. Семенные рубцы у пельтоидов этого рода очень длинные, щелевидные или овальные (и в этом случае почти сливающиеся друг с другом). «Листья» у наиболее ранних представителей трибы *Peltaspermeae* относятся к роду *Lepidopteris* и в действительности являются, скорее всего, филлодиями (Гоманьков, 2006). Они возникли, по-видимому, из дваждыперистых листьев типа *Rhachiphyllum* в результате полной редукции пёрышек и принятия на себя рахисами функции фотосинтеза. «Пёрышки» затем восстановились, но как разрастания бугорков на рахисах всех порядков (наличие таких бугорков является характерным признаком рода *Lepidopteris*). У самых ранних представителей рода — *L. archaica* из вятского горизонта Русской платформы и *L. martinsii* из цехштейна Западной

Европы — рахисы последнего порядка, лишённые пёрышек, часто сохраняются в основании вайи, тогда как в апикальной её части они уже несут вполне полноценные «пёрышки».

В триасе представители трибы *Peltaspermeae* вытесняют представителей трибы *Peltaspermopsae* и занимают господствующее положение во флорах всего земного шара. При этом их листва испытывает такую же эволюцию, как листва трибы *Peltaspermopsae*: от сложноперистых листьев к простоперистым и далее — к простым и дихотомически делящимся. Однако в отличие от трибы *Peltaspermopsae* эта эволюция касается только формы листовой пластинки и совсем не затрагивает жилкования. В результате образуются сначала уни- (род *Dellephyllum*), а затем и бикогерентные (род *Vittaephyllum*) листья (Dobruskina, 1994).

Значительную трудность для описания эволюции трибы *Peltaspermeae* представляет растение из триаса Южной Африки, обладавшее листьями *Lepidopteris stormbergensis* и вместе с тем — очень архаичными женскими фруктификациями, отнесёнными к роду *Autunia* (Керр, 1982). Для этого феномена возможны два объяснения. Во-первых, возможно, что растения с листвой типа *Lepidopteris* возникли ещё в ранней перми и на первых этапах своей эволюции обладали женскими фруктификациями типа *Autunia*, но не сохранились в геологической летописи из-за её неполноты. Растение из триаса Южной Африки в этом случае есть реликт («живое ископаемое») в триасовой флоре, а сходство между родами *Peltaspermopsis* и *Peltaspermum* (радиальная симметрия простых полиспермов) возникло независимо и конвергентно в разных эволюционных линиях (трибах *Peltaspermeae* и *Peltaspermopsae*). Во-вторых, возможно, что конвергентное сходство имеют как раз фруктификации типа *Autunia* (соответственно из нижней перми Западной Европы и из триаса Южной Африки), а первые растения с листвой *Lepidopteris* появились лишь в конце перми и имели фруктификации типа *Peltaspermum*. В этом случае южноафриканская «*Autunia*» должна быть, очевидно, выделена в новый род. Неоднозначность выбора между двумя изложенными гипотезами порождает неопределённость в вопросе о том, к какой из триб семейства *Peltaspermaceae* должен относиться род *Autunia*, а также о происхождении трибы *Peltaspermeae*.

В перми Русской платформы известен ряд родов, описанных по листьям (*Compsopteris*, *Comia*, *Rhaphidopteris*, *Rhipidopsis* и др.), которые, вероятно, также должны относиться к сем. *Peltaspermaceae*. Они, скорее всего, представляют собой боковые ветви, отделившиеся

в разное время от «основного ствола» трибы *Peltaspermopseae* и не имевшие важных в эволюционном отношении потомков (хотя род *Rhaphidopteris*, например, доживает до юры и состоит в родстве с другими «мезозойскими птеридоспермами» — Meyen, 1979).

## Список литературы

Гоманьков А. В. Новый вид рода *Lepidopteris* (Peltaspermaceae, Peltaspermales) из верхнепермских отложений Русской платформы // Ботан. журн. 2007. Т. 91. № 12. С. 1906–1914.

Гоманьков А. В. Татарские пельтаспермовые Русской платформы: морфология, экология, эволюция // Вопросы палеофлористики и систематики ископаемых растений (Чтения памяти А. Н. Криштофовича, вып. 6). СПб., 2008. С. 42–60.

Гоманьков А. В. О женских фруктификациях пельтаспермовых из пермских отложений Восточно-Европейской платформы // *Lethaea Rossica*. Российский палеоботанический журнал. 2010. Т. 2. С. 28–44.

Мейен С. В. Теоретические основы палеоботанических исследований (неизданные главы к «Основам палеоботаники» [М.: Недра, 1987]). М., 2009. — 107 с.

Dobruskina I. A. Triassic floras of Eurasia. Wien, N.Y.: Springer Verlag, 1994. — 408 p.

Kerp H., Broutin J., Lausberg S., Aassoumi H. Discovery of Latest Carboniferous — Early Permian radially symmetrical peltaspermateous megasporophylls from Europe and North Africa // C.R. Acad. Sci. Paris. Sciences de la Terre et des planets. 2001. Vol. 332. P. 513–519.

Kerp J. H. F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. II. On the presence of the ovuliferous organ *Autunia milleryensis* (Renault) Krasser (Peltaspermales) in the Lower Permian of the Nahe area (F.R.G.) and its relationship to *Callipteris conferta* (Strenberg) Brongniart // Acta Bot. Neerl. 1982. Vol. 31. P. 417–427.

Kerp J. H. F. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. X. The West- and Central European species of the genus *Autunia* Krasser emend. Kerp (Peltaspermales) and the form-genus *Rhachiphyllum* Kerp (callipterid foliage) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1988. Vol. 54. № 3–4. P. 249–360.

Meyen S. V. Permian predecessors of the Mesozoic pteridosperms in Western Angaraland, USSR // Rev. Palaeobot. Palynol. 1979. Vol 28. P. 191–201.

# ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ТРИБЫ *VAPHIEAE* (FABACEAE)

---

М. Ю. Гончаров, Г. П. Яковлев, М. Н. Пovyдыш

Триба *Vaphieae* Yakovl. — небольшая, достаточно изолированная группа мотыльковых. Она включает центральный род *Vaphia* Lodd., а также несколько достаточно близких к нему небольших по объёму родов: *Airyantha* Brummitt, *Baphiastrum* Harms, *Bowringia* Champ. ex Benth., *Dalhousiea* Wall. ex Benth. и *Leucomphalos* Benth. ex Planch., *Vaphiopsis* Bak. Представители трибы произрастают только на территории тропиков Старого Света, причём 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, число и объём 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. Яковлев впервые выделил эти таксоны во вновь описанную им трибу *Vaphieae* Yakovl. Polhill (1981), формально сохранив *Sophoreae* s.l., разделил её на 8 неформальных групп, в том числе выделив *Vaphia* group, совпадающую по составу с *Vaphieae*. Во время работы над проектом «Legumes of the World» Pennington et al. (2001) на основании молекулярных данных окончательно подтвердили мнение о монофилетичности *Sophoreae* s.l., разделив её на несколько монофилетичных групп — «клад». Представители *Vaphieae* образовали отдельную кладу с высоким уровнем бутстреп-поддержки («*vaphia* clade»). На общем «древе» мотыльковых «*vaphia* clade» занимает достаточно изолированное положение, не относится к «базальным мотыльковым» и является сестринской к так называемой кладе Старого Света («Old World clade»). Также было высказано предположение о монофилетичности рода *Vaphia*. В недавней работе Cardoso et al. (2012) было показано, что *Vaphieae* образуют устойчивую кладу, сестринскую к кладе NPAAA (non-protein aminoacid accumulating clade), включающей большинство эволюционно продвинутых представителей семейства.

Целью данного исследования является таксономическая ревизия трибы и построение её 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. Таксономическая ревизия рода *Vaphia*.

3. Секвенирование нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* хлоропластного генома.

4. Анализ нуклеотидных последовательностей и построение филограммы на основании морфологических и молекулярных данных.

5. Обобщение результатов сравнительно-морфологического и молекулярно-генетического анализа трибы *Vaphieae*, уточнение объёма, 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 проводили на основании данных анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* хлоропластного генома. 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 WinClade. Всего было получено 72 филогенетических дерева общей длиной 202 шага (CI = 0,76; RI = 0,81). Полученные деревья тестировались бутстреп-методом.

При анализе полученного филогенетического дерева видно, 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 в себя представителей рода *Airyantha* и представителя 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 опушённые 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.str. clade) объединяет только определённую часть представителей рода *Baphia*. Большая часть анализируемых видов рода принадлежит именно этой кладе. При этом в кладу попали представители, традиционно относимые к разным секциям рода. Клада устойчива на общем дереве, однако внутри её наблюдается ряд политомий. Тем не менее, можно выделить субкладу, включающую виды, традиционно относимые к секции *Baphia*. Виды, относимые 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.str., *Baphiopsis*. Эта группа является устойчивой в пределах трибы, однако внутренняя структура самой клады остаётся недостаточно «разрешённой». Сестринской ко всем остальным членам клады (правда, с относительно невысоким уровнем бутстреп-поддержки) является группа, состоящая из представителей двух монотипных родов — *Leucomphalos* s.str. и *Baphiopsis*. Следует отметить, что эти виды обладают рядом морфологических свойств архаического характера, нетипичных для остальных членов трибы, в частности, немотыльковым венчиком и числом тычинок, большим, чем 10.

Два исследуемых представителя рода *Bowringia* образуют общую группу со средним уровнем бутстреп-поддержки. Эта группа не является сестринской к ветви *Leucomphalos/Baphiopsis*, что подтверждает

нашу идею о самостоятельности родов *Bowringia* и *Leucomphalos*, в отличие от взглядов Breteler (1994), объединившего роды *Vaphiastrum*, *Bowringia* и *Leucomphalos*.

Таким образом, данные кладистического анализа на основании морфологических и молекулярных признаков подтвердили тезис о монофилетичности трибы *Varphiæe* в её нынешнем объёме и немонофилетичности рода *Vaphia*. Род, по всей видимости, должен быть разукрупнён и разделён 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. *Leucomphalos*, *Bowringia*, *Vaphiastrum*, по нашему мнению, являются самостоятельными родами.



# NGS-СЕКВЕНИРОВАНИЕ ЦЕЛЕВЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ГЕНОМА КАК ИСТОЧНИК ДАННЫХ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНИИ

---

*С. В. Горюнова*

Развитие методов секвенирования нового поколения (NGS) дало новые возможности для получения данных для анализа филогении и филогеографии. Впервые появилась возможность использовать для реконструкции филогении данные о последовательности множества локусов, распределённых по всему геному, или даже сравнивать полные последовательности геномов. При этом коренным образом изменилась ситуация с достаточностью данных. Если раньше многие вопросы не удавалось решить из-за недостатка данных, то сейчас исследователь может получить больше данных, чем ему может быть необходимо для поставленной задачи.

Наиболее детальные данные об эволюции тех или иных групп организмов могут быть получены при сравнении полных последовательностей геномов. Однако использование данного метода ограничено затратами средств и, прежде всего, времени на сборку и сравнительный анализ полногеномных последовательностей. Поэтому в тех случаях, когда необходимо изучение больших выборок образцов, делается выбор в пользу анализа только определённой фракции геномных последовательностей. При исследовании филогении на надвидовом уровне для отбора целевых последовательностей генома для секвенирования широко используют целевое секвенирование ампликонов (Parallel tagged sequencing, PTS (O'Neill et al., 2013), tagged amplicon sequencing, TAS (Bybee et al., 2011)) и обогащение ДНК-библиотек целевыми последовательностями путём гибридизации.

До появления NGS-секвенирования было невозможно непосредственно проводить секвенирование ампликонов у гетерозиготных организмов и особенно — у полиплоидов, что существенно ограничивало исследования по филогении последовательностей ядерного генома на достаточно больших выборках. Исследования же филогении ядерных последовательностей у полиплоидных таксонов были вообще очень редки (Griffin et al., 2011).

NGS-секвенирование позволяет анализировать гетерогенные смеси молекул ДНК. Поэтому отбор целевых последовательностей генома для секвенирования и их последующее секвенирование на одной из NGS-платформ позволяют охватить в исследовании сразу много локусов генома, а также исследовать большие выборки и те группы организмов, где широко распространена полиплоидия.

Целевое секвенирование ампликонов позволяет анализировать от нескольких до десятков и даже сотен локусов генома в выборке в несколько десятков и сотен образцов. Обогащение ДНК-библиотек целевыми последовательностями путём гибридизации позволяет получить данные о сотнях и тысячах локусов генома на больших выборках и, вероятно, является одним из наиболее перспективных методов получения данных для реконструкции филогений (Lemmon, Lemmon, 2013).

Кроме того, использование высокопроизводительного параллельного секвенирования представляется перспективным для анализа изменчивости последовательностей мультигенных семейств. В связи с возможностью проведения секвенирования с большой глубиной чтения при этом становится возможным выявление редких вариантов последовательностей генных семейств в геноме. В частности, с использованием NGS-секвенирования возможно получение новых данных об изменчивости внутренних транскрибируемых спейсеров рибосомальных генов 18S — 5.8S — 26S (ITS).

Внутренние транскрибируемые спейсеры рибосомальных генов являются наиболее популярной последовательностью ядерного генома, используемой для анализа филогенетических отношений у различных групп растений в течение последних десятилетий (Álvarez, Wendel, 2003). Одной из основных причин такого широкого использования внутренних транскрибируемых спейсеров рибосомальных генов как молекулярных маркеров ядерного генома является то, что для кластеров рибосомальных генов характерна согласованная эволюция. Таким образом, все копии последовательностей ITS в геноме, как считается, оказываются одинаковыми, и для секвенирования обычно используется непосредственно ПЦР-продукт. Однако у различных групп растений был выявлен внутригеномный полиморфизм последовательностей ITS (Álvarez, Wendel, 2003).

Таким образом, последовательности ITS не всегда гомогенны внутри генома и в ряде случаев могут быть использованы в качестве маркера для определения предковых форм полиплоидных видов. В то же

время присутствие нескольких парологичных типов последовательностей ITS в геноме может представлять проблему при исследовании филогении. Так, например, при анализе филогении рода *Quercus* (Fagaceae) на основании полиморфизма последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсера две независимые группы исследователей получили различающиеся результаты, поскольку одна из групп получила и использовала для филогенетической реконструкции последовательности нефункциональных копий (Mayol et al., 2001). NGS-секвенирование продуктов амплификации внутренних транскрибируемых спейсеров с достаточной глубиной позволяет выявить все существующие в геноме варианты ITS-последовательностей и получить новые данные для реконструкции филогении.

Таким образом, NGS-секвенирование целевых последовательностей генома является одним из перспективных способов получения данных для реконструкции филогении.

## Список литературы

*Álvarez I., Wendel J. F.* Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2003. Vol. 29. P. 417–434.

*Bybee S. M., Bracken-Grissom H., Haynes B. D., Hermansen R. A., Byers R. L., Clement M. J., Udall J. A., Wilcox E. R., Crandall K. A.* Targeted amplicon sequencing (TAS): a scalable next-gen approach to multilocus, multitaxa phylogenetics // *Genome Biol. Evol.* 2011. Vol. 3. P. 1312–1323.

*Griffin P. C., Robin C., Hoffmann A. A.* A next-generation sequencing method for overcoming the multiple gene copy problem in polyploid phylogenetics, applied to *Poa* grasses // *BMC Biology.* 2011. Vol. 9. P. 19.

*Lemmon E. M., Lemmon A. R.* High-throughput genomic data in systematics and phylogenetics // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2013. Vol. 44. P. 99–121.

*Mayol M., Rossello J. A.* Why nuclear ribosomal DNA spacers (ITS) tell different stories in *Quercus* // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2001. Vol. 19. P. 167–176.

*O'Neill E. M., Schwartz R., Bullock C. T., Williams J. S., Shaffer H. B., Aguilar-Miguel X., Parra-Olea G., Weisrock D. W.* Parallel tagged amplicon sequencing reveals major lineages and phylogenetic structure in the North American tiger salamander (*Ambystoma tigrinum*) species complex // *Mol. Ecol.* 2013. Vol. 22. P. 111–129.

# ЦЕННОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СПОР И БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СПОРОФИТА ДЛЯ ФИЛОГЕНЕТИКИ ПАПОРОТНИКОВ (НА ПРИМЕРЕ CYSTOPTERIDACEAE)

И. И. Гуреева, А. А. Кузнецов

Самостоятельное семейство Cystopteridaceae (Payer) Schmakov было выделено А. И. Шмаковым (2001) в составе 3 родов. Самостоятельность семейства в объёме 4 родов была поддержана молекулярно-филогенетическими исследованиями (Rothfels et al., 2012); последующие молекулярно-филогенетические исследования 3 родов (*Gymnocarpium*, *Cystopteris*, *Acystopteris*) на основе анализа 3 локусов хлоропластной ДНК показали, что род *Gymnocarpium* подразделяется на 3 клады: «disjunctum», «robertianum» и «core *Gymnocarpium*»; род *Cystopteris* — на 4 клады: «*C. montana*», «*sudetica*», «*bulbifera*» и «*fragilis complex*» (Rothfels et al., 2013).

Целью настоящего исследования был ответ на вопрос — согласуются ли группы (клады), полученные в результате молекулярно-филогенетического исследования, с группами, выделенными на основе признаков спор и биоморфологических признаков спорофита.

Споры собраны с гербарных образцов, хранящихся в Гербариях ТК (Томский государственный университет) и LE (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург). Споры напыляли серебром или золотом и исследовали на сканирующих микроскопах «Quanta 200 3D» и «Philips SEM 515» в Томском материаловедческом центре (Томский государственный университет). Поверхность спор сканировали в режиме высокого вакуума при напряжении 25–30 кВ и увеличении в 6000–20000 раз. Всего было исследовано 7 видов *Gymnocarpium* и 7 видов *Cystopteris* с территории Северной Евразии: России (Урал, Сибирь, Дальний Восток), Казахстана, Таджикистана, Австрии, Великобритании. Биоморфологические особенности спорофитов были исследованы нами ранее (Гуреева, 2001).

Споры всех видов монолетные, бобовидной формы, скульптура периспория включает такие элементы как вздутия (sacci), складки, гребни, крылья, шипы, поверхность периспория бывает покрыта мелкими

морщинками, бородавочками или папилломами. Для спор многих видов характерна сетчатость, которая образуется в результате значительной перфорированности периспория (*Gymnocarpium*) или за счёт объединения шипов (*Cystopteris*). Размеры спор варьируют в пределах 25,7–55,9 × 18,2–37,1 мкм у видов *Cystopteris* и 27,5–48,5 × 16,1–34,5 мкм — у *Gymnocarpium*. Данные по строению спор некоторых видов обоих родов, основанные на материалах, собранных с других территорий (Pearman, 1976; Pryer, Britton, 1983), свидетельствуют об относительном постоянстве признаков периспория для одного и того же вида в пределах ареала.

Виды *Gymnocarpium* подразделяются на 2 группы по орнаментации спор: 1 — периспорий с сетчатыми вздутиями (*G. dryopteris* (L.) Newman, *G. disjunctum* (Rupr.) Ching, *G. continentale* (Petrov) Pojark., *G. jessoense* (Koidz.) Koidz., *G. tenuipes* Pojark. ex Schmakov), 2 — периспорий со вздутиями, складками и мелкими редкими перфорациями (*G. robertianum* (Hoffm.) Newman, *G. fedtschenkoanum* Pojark.). Те же виды, сгруппированные по признакам спор и морфологическим признакам спорофита, дают 3 группы: 1 — сетчатый периспорий и нежелезистые вайи (*G. dryopteris* и *G. disjunctum*), 2 — сетчатый периспорий и железистые вайи (*G. continentale*, *G. jessoense*, *G. tenuipes*), 3 — складчатый периспорий с мелкими редкими перфорациями и железистые вайи (*G. robertianum*, *G. fedtschenkoanum*). Эти 3 группы полностью согласуются с кладами филогенетического дерева, построенного С. J. Rothfels с соавторами (2013) на основе хлоропластной ДНК: *disjunctum*-клада (*G. disjunctum*, *G. dryopteris*), *robertianum*-клада (*G. robertianum*) и *core Gymnocarpium* (все остальные виды). Наиболее чётко выделяется *robertianum*-клада, включающая *G. robertianum*, который вместе с не включенным в молекулярно-филогенетический анализ *G. fedtschenkoanum* имеет наиболее отличающиеся от остальных видов рода споры. Поэтому можно с большой уверенностью полагать, что *G. fedtschenkoanum*, будучи включённым в молекулярно-филогенетический анализ, объединится с *G. robertianum* в одну кладу.

Виды *Cystopteris* имеют более разнообразную, чем у *Gymnocarpium*, орнаментацию периспория. По этому признаку изученные виды распределяются в 4 группы: 1 — периспорий крупношиповатый (*C. fragilis* (L.) Bernh., *C. altaicensis* Gureyeva, *C. sudetica* A. Br. et Milde); 2 — периспорий мелкошиповатый, шипы формируют сложную сетчатую скульптуру (*C. diaphana* (Bory) Blasdell); 3 — периспорий

извилисто-складчатый, поверхность густо бородавчатая (*C. dickieana* R. Sim, *C. almaatensis* Kotukhov); 4 — периспорий образует ширококонические полые сетчатые структуры (*C. montana* (Lam.) Bernh. ex Desv.). Группировка по признакам спор и биоморфологическим признакам спорофита даёт следующие группы: 1 — периспорий крупношиповатый, спорофиты короткокорневищные, розеточные, вайи ланцетовидные (*C. fragilis*, *C. altajensis*); 2 — периспорий крупношиповатый, спорофиты длиннокорневищные, безрозеточные, вайи треугольно-дельтовидные (*C. sudetica*); 3 — периспорий мелкошиповатый, спорофиты короткокорневищные, розеточные, вайи ланцетовидные (*C. diaphana*); 4 — периспорий извилисто-складчатый, спорофиты короткокорневищные, розеточные, вайи ланцетовидные (*C. dickieana*, *C. almaatensis*); 5 — периспорий широко-коническо-сетчатый, спорофиты длиннокорневищные, безрозеточные, вайи пентагональные (*C. montana*).

Филогенетическое древо *Cystopteris*, построенное по результатам молекулярного анализа (Rothfels et al., 2013), включает 4 крупные клады, наши виды входят в 3 из них: *montana*, *sudetica* и *fragilis-complex*, причём *montana*-клада, с одним видом *C. montana*, является сестринской по отношению к остальному роду. 2 из филогенетических клад (*montana* и *sudetica*) соответствуют 2 нашим группам, выделенным по признакам спор и спорофита (2 и 5); некоторые виды, входящие в выделенные нами группы 1 и 3 (*C. fragilis*, *C. diaphana*), входят в кладу *fragilis-complex*, остальные исследованные нами виды не были вовлечены в филогенетический анализ. На основании нашего анализа можно предполагать, что *C. altajensis*, будучи включённым в молекулярно-филогенетические исследования, объединится в одну кладу с *C. fragilis*, а 2 вида с резко отличающимися спорами — *C. dickieana* и *C. almaatensis*, — возможно, образуют свою кладу в филогенетическом древе.

По совокупности признаков спор и биоморфологических признаков спорофита наиболее специфичным среди видов *Cystopteris* оказался *C. montana*. В традиционных филогенетических системах этот вид, наряду с *C. sudetica*, относили к секции *Emarginatae* Blasdell (Blasdell, 1963). А. П. Хохряков (1985) выделил эти виды в отдельный род *Rhizomatopteris* Khokhr. (с типовым видом *Cystopteris montana*) на основе сходства, по его мнению, строения вай и корневищ. На самом деле эти виды сходны только на первый взгляд. При более глубоком рассмотрении строения вай и ризомов выявляется больше различий,

чем сходства. Спорофиты *C. sudetica* имеют треугольно-дельтовидные в общем очертании пластинки вай, у которых базальные базископические пёрышки на базальных перьях короче следующих за ними, у спорофитов *C. montana* пластинки вай пентагональные, поскольку базальные базископические пёрышки на базальных перьях заметно длиннее следующих за ними. Длинные плетевидные ризомы этих видов имеют разный тип ветвления. У *C. sudetica* ветвление акрогенное, характерное также для остальных видов *Cystopteris* и всех видов *Gymnocarpium* (Гуреева, 2001), при котором апикальная инициаль материнской ветви исчезает, а по краям апекса возникают 2 новые апикальные инициали дочерних ветвей, нарастание изодихоподиальное (Романова и др., 2010). У *C. montana* ветвление филлогенное, боковые ветви образуются из остаточных меристем на разросшихся филлоподиях вай, главная и боковые оси ризома различаются по величине, нарастание моноподиальное (Гуреева, 2001).

С. J. Rothfels с соавторами (2013) на основе положения *Cystopteris montana* в филограмме, построенной по хлоропластной ДНК, поддерживают выделение *Rhizomatopteris* в качестве самостоятельного рода, но как монотипного, включающего лишь один вид — *C. montana*. Наши данные по морфологии спор и биоморфологии спорофитов являются дополнительным аргументом в пользу выделения этого рода в составе одного вида, который в этом случае имеет название *Rhizomatopteris montana* (Lam.) A. P. Khokhr.

Таким образом, признаки спор, в частности скульптура периспория и характер его поверхности, в совокупности с биоморфологическими признаками имеют большую диагностическую ценность. Согласованность результатов исследования спор с результатами молекулярных исследований позволяют использовать признаки спор также для филогенетических построений.

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ (грант № 13–04–01715).

## Список литературы

Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2001. — 158 с.

Романова М. А., Науменко А. Н., Евкайкина А. И. Особенности апикального морфогенеза в разных таксонах несемennых растений // Вестник СПбГУ. Сер. 3. 2010. Вып. 3. С. 29–41.

Хохряков А. П. Дополнение (Описания новых растений) // Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. С. 347–348.

Шмаков А. И. Конспект папоротников России // Turczaninowia. 2001. Т. 4. Вып. 1–2. С. 36–72.

Blasdell R. F. A monographic study of the fern genus *Cystopteris* // Mem. Torrey Bot. Club. 1963. Vol. 21. P. 1–102.

Pearman R. W. A scanning electron microscopic investigation of the spores of the genus *Cystopteris* // Fern Gazette. 1976. Vol. 11. № 4. P. 221–230.

Pryer K. M., Britton D. M. Spore studies in the genus *Gymnocarpium* // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61. P. 377–388.

Rothfels C. J., Sundue M. A., Kuo L.-Y., Larsson A., Kato M., Schuettpelz E., Pryer K. M. A revised family-level classification for eupolypod II ferns (Polypodiidae: Polypodiales) // Taxon. 2012. Vol. 61. № 3. P. 515–533.

Rothfels C. J., Windham M. D., Pryer K. M. A plastid phylogeny of the cosmopolitan fern family Cystopteridaceae (Polypodiopsida) // Syst. Bot. 2013. Vol. 38. № 2. P. 295–306.



# ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВИДОВ РОДА *CENTAUREA* L., РАСПРОСТРАНЁННЫХ В АЗЕРБАЙДЖАНЕ

---

А. Ю. Гусейнова, П. Х. Гарахани, И. А. Асадова

Семейство Астровых (*Asteraceae* Dumort.) считают эволюционно самым молодым и делят на 12–13 триб. Основное внимание при группировке видов в трибы уделяют строению рыльца и тычинок. Большинство видов сосредоточены в трибе *Cardueae*. Во всем мире триба *Cardueae* семейства *Asteraceae* представлена около 3000 видами, относящимися к 80 родам. В республике известны представители 29 видов данной трибы.

Положение рода *Centaurea*, входящего в состав подтрибы *Centaureinae* трибы *Cardueae*, разные авторы объясняют по-разному (Wagenitz, 1959; Haffner, Hellwig, 1999).

По Бентаму (Bentham, 1873) триба *Cardueae* состоит из 4 подтриб: 1. *Echinopsidae*, 2. *Carlininae*, 3. *Carduinae* и 4. *Centaureinae*. Это мнение разделяли многие систематики прошлого века. Хотя строение семян у видов подтриб *Carduinae* и *Centaureinae* различается, но по строению цветка они имеют общие морфологические особенности. Одна из систематических проблем трибы связана с родом *Centaurea*, включающим около 700 видов и 40 секций (Dittrich, 1968, 1977).

По числу хромосом, строению семянки и географическому распространению секции рода резко различаются. Классификация рода *Centaurea* актуальна и до наших дней. Многообразие видов рода *Centaurea*, особенности их распространения на Земном шаре и наличие эндемичных видов доказывают их древнее происхождение. Филогения видов рода, распространённых в Азербайджане, изучена недостаточно. Результаты морфолого-анатомических исследований доказывают средиземноморское происхождение видов. Доказано, что происхождение и распространение васильков тесно связаны с повышенным содержанием кальция в почве, чем объясняется преобладание кальцефилов среди исследованных видов. К центрам формо- и видообразования видов этого рода относят Средиземноморье и Среднюю Азию (Нинова, 1978; Baldwin, 1992).

Виды, распространённые в Азербайджане, распределены по 20 секциям. Большинство видов из стран Средиземноморья, распространяясь, иррадиировали в страны Европы. По морфологическому строению секции отличаются друг от друга. Так, у *Cyanus*, *Jacea*, *Lopholoma*, *Acrolophus*, *Phalolepis*, *Rhizocalathium*, *Phaeopappus*, *Amblypogon*, *Grossheimia*, *Chartolepis*, *Mesosentron*, *Calcitrapa*, *Tetramorphaea* — краевые цветки без стаминодиев, а у *Odontolophus*, *Pseudohyalea*, *Xanthopsis*, *Microlophus*, *Sosnovskaya*, *Schistosi* — со стаминодиями. Кроме того, для видов секций, цветки которых со стаминодиями, характерны цельнокрайные, реже перистокрылатые стеблевые листья. А у видов секций без стаминодиев форма стеблевых листьев варьирует от цельнокрайной, перистокрылатой, перисторассечённой до перистораздельной. Эта секция по генезису имеет средиземноморское происхождение (Carlquist, 1976; Garcia-Jacas et al., 2004). Вторым, более современным, центром видообразования считается Средняя Азия, где и сейчас продолжается этот процесс. Установлено, что среди секций более молодыми считаются секции, имеющие цветки со стаминодиями. Эти секции имеют прогрессивное развитие. Центром образования впервые описанного нами нового для науки вида *C. emiliae* Huseynova et Garakhani (Гусейнова и др., 2014) также является Средняя Азия.

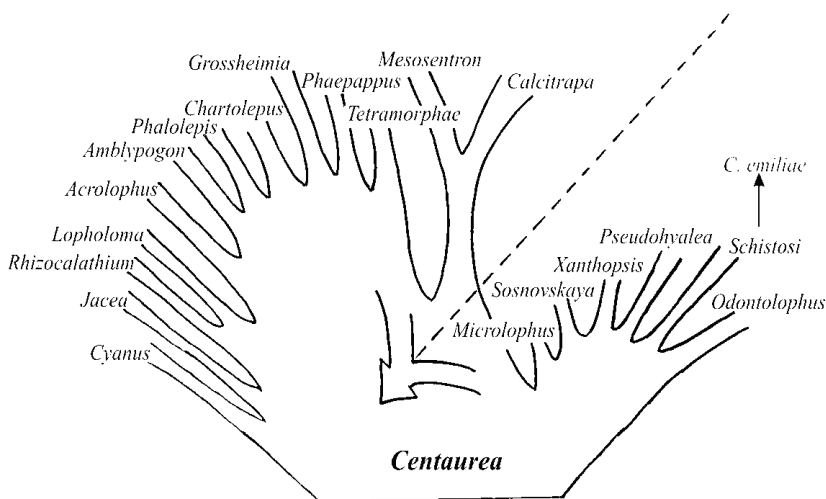


Рис. Филогенетические отношения секций рода *Centaurea* L.

Основываясь на данных многих авторов, изучивших филогению рода, и данных собственных исследований видов *Centaurea*, их морфологических и географических особенностей, нами была составлена схема родственных связей секций (рисунок).

Таким образом, впервые показана схема родственных связей видов и установлены центры формо- и видообразовательных эволюционных процессов видов *Centaurea* флоры Азербайджана — Средиземноморье и Средняя Азия.

## Список литературы

Гусейнова А. Ю., Гарахани П. Х., Мехтиева Н. П. Новый вид рода *Centaurea* (Asteraceae) из Азербайджана // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 3. С. 350–353.

Нинова Д. И. Сравнительно-анатомические исследования васильков Болгарии. III. Экология, таксономия, филогения // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 557–563.

Baldwin B. G. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the Compositae // Mol. Phylogenet. Evol. 1992. Vol. 1 P. 3–16.

Bentham G. Compositae // G. Bentham, J. D. Hooker. Genera plantarum. London: Reeve and Co., 1873. Vol. 2. P. 163–553.

Carlquist S. Tribal interrelationships and phylogeny of the Asteraceae // Aliso. 1976. Vol. 8. P. 465–492.

Dittrich M. Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen // Bot. Jahrb. Syst. 1968. Vol. 88. P. 70–162.

Dittrich M. Cynareae systematic review // The biology and chemistry of the Compositae / V. H. Heywood, J. B. Harborne (Eds.). 1977. P. 999–1016.

Garcia-Jacas N., Susanna A., Ilarslan R. The natural delimitation of *Centaurea* (Asteraceae: Cardueae): ITS sequence analysis of *Centaurea jacea* group // Plant Syst. Evol. 2000. Vol. 223. № 3–4. P. 185–199.

Haffner E., Hellwig E. H. Phylogeny of the tribe Cardueae (Compositae) with emphasis on the subtribe Carduinae: an analysis based on ITS sequence data // Willdenowia. 1999. Vol. 29. № 1–2. P. 27–39.

Wagenitz G. Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung *Centaurea* L. s.l. // Flora. 1959. Bd. 142. H. 2. P. 213–279.

# МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ДАННЫЕ СВИДЕТЕЛЬСТВУЮТ О НЕОБХОДИМОСТИ ДАЛЬНЕЙШЕГО ДРОБЛЕНИЯ ПОЛИФИЛЕТИЧЕСКОГО РОДА *PEUCEDANUM* (*UMBELLIFERAE* – *APIOIDEAE*)

---

Г. В. Дегтярёва, М. Г. Пименов

Род *Peucedanum* L. принадлежит к числу наиболее сложных в таксономическом отношении родов зонтичных Старого Света (Pimenov, Leonov, 1993). Около 120 видов Европы, Азии, Африки и даже Океании до сих пор относят к этому роду, тогда как ранее ещё и североамериканские виды *Cymopterus* Raf., *Lomatium* Raf., *Oxypolis* Raf., *Pseudotaenidia* Mackenzie были описаны и долго числились в *Peucedanum*. Все виды *Peucedanum* s. ampl. объединяет один морфологический (карпологический) признак, а именно — сильное сжатие мерикарпиев в дорзо-вентральном направлении, тогда как другие признаки плодов, в частности особенности секреторной системы, а также и некарпологические признаки, очень варьируют в пределах этого суперрода. Также существенно неодинаков состав вторичных метаболитов разных видов *Peucedanum* s.l., некоторые из которых имеют важное практическое значение как лекарственные растения, и потому их фитохимия неплохо исследована. К сожалению, попытки выделить новые роды на основании других признаков, нежели внешняя форма мерикарпиев, далеко не всегда приводили к убедительным результатам из-за широкого распространения гетеробатмии, вероятного результата мозаичной эволюции признаков. Тем не менее, были признаны как самостоятельные моно- или олиготипные евроазиатские роды: *Cervaria* N. M. Wolf, *Ferulopsis* Kitag., *Oreoselinum* Mill., *Ormosolenia* Tausch, *Thysselinum* Adans. и *Xanthoselinum* Schur, выделены новые сателлитные роды *Demavendia* Pimenov, *Kafirnigania* Kamelin et Kinzik., *Kitagawia* Pimenov и *Fergania* Pimenov. Самостоятельность перечисленных выше родов была позднее подтверждена молекулярно-филогенетическими исследованиями (Spalik et al., 2004; Valiejo-Roman et al., 2006; Ajani et al., 2008; Terentjeva et al., 2008). Несмотря на обособление большого числа видов, род *Peucedanum*, по данным о последовательностях ITS яд-рДНК, продолжал оставаться полифилетичным

(Spalik et al., 2004). Глубокая ревизия африканских «*Peucedanum*» (Winter et al., 2008; van Wyk et al., 2013) привела к выделению новых родов *Afrosciadium* Winter, *Nanobubon* Magee и *Notobubon* van Wyk, и теперь в Африке южнее Сахары (как и в Северной Америке) нет ни одного вида собственно *Peucedanum*.

Ревизия зонтичных, относимых к *Peucedanum*, пока далека от завершения. В последнее время объектом наших исследований стали евроазиатские и средиземноморские представители: секция *Taeniopetalum* (Vis.) Rchb. f. ex Calest. рода *Peucedanum* (ЮВ и В Европа и ЮЗ Азия), недавно выделенные или восстановленные в новой интерпретации на морфологической основе роды *Dichoropetalum* Fenzl (от Афганистана до Марокко, центр развития Турция и средиземноморская Европа), *Haloselinum* Pimenov (южная Сибирь и Монголия), *Macroselinum* Schur, *Rhizomatophora* Pimenov (Кавказ, Турция, Балканы), а также малоизвестный редкий вид Корейского полуострова *P. podagraria* H. Boissieu (= *P. insolens* Kitag.), никогда из *Peucedanum* не выделявшийся. Для уточнения взаимоотношений между изучаемыми таксонами мы определили последовательности участка ITS яд-рДНК и объединили их с уже имеющимися последовательностями, хранящимися в генбанке. Также было проведено детальное морфологическое изучение тех же таксонов, с особым вниманием к карпологическим признакам.

Полученное молекулярно-филогенетическое дерево, включающее большинство критических таксонов *Peucedanum* s.l. Евразии (и для сравнения некоторые новые африканские роды, ранее включавшиеся в *Peucedanum*), содержит многочисленные политомии, что свидетельствует о полифилии группы в целом, наличии в ней немало числа монотипных или олиготипных родов, относительно изолированных друг от друга. На этом фоне выделяются некоторые естественные сателлитные роды — *Taeniopetalum* Vis. и *Dichoropetalum* с несколькими или многими видами, и монотипные *Haloselinum*, *Macroselinum* и *Rhizomatophora*.

*Taeniopetalum* обычно рассматривается как секция *Peucedanum*. Были изучены таксоны этой секции (*P. arenarium* Waldst. et Kit., *P. borysthenticum* Klokov ex Schischk., *P. neumayeri* (Vis.) Rchb. f., *P. urbani* Freyn et Sint. ex H. Wolff), а также морфологически сходный *P. obtusifolium* Sm. Все последовательности образцов этих видов сгруппировались с образованием клады с высоким уровнем поддержки, почти все они оказались идентичными (при наличии морфологических

различий), и только для *P. neumayeri* выявлен мононуклеотидный полиморфизм в пределах вида. Все виды характеризуются наличием крупных клеток экзокарпа с сильно утолщёнными выпуклыми наружными стенками. Выявленные особенности свидетельствуют в пользу обособления самостоятельного рода *Taeniopetalum*. Аналогичная ситуация выявлена для недавно восстановленного рода *Dichoropetalum*, все виды которого, включая *D. nebrodense* (Guss.) Soldano, Galasso et Banfi с Сицилии, образовали компактную кладу.

Ранее проведённое исследование (Terentiev et al., 2008) показало удалённость *Haloselinum* от *Peucedanum* s.str. и близость к *Seseli* L., *Stenocoelium* Ledeb. и *Ledebouriella* H. Wolff. Включение в анализ более широкой выборки таксонов указывает на близость *Haloselinum* к *Ferulopsis* с высоким уровнем поддержки. Наличие достаточно длинных ветвей, ведущих к данным таксонам в этой кладе, позволяет рассматривать их в качестве самостоятельных монотипных родов. *Macroselinum* и *Rhizomatophora* занимают обособленное положение, не группируясь с другими представителями *Peucedanum* s.l.

Два вида *Peucedanum*, нуклеотидные последовательности которых никогда ранее не изучались, оказались по молекулярным данным столь же удалёнными от *Peucedanum* s.str., как и указанные выше роды, или даже сильнее. *Peucedanum zedelmeyerianum* Manden. из Армении и Турции, своеобразный морфологически, не более сходен с *Peucedanum* в узком смысле по последовательностям, чем *Taeniopetalum*, *Oreoselinum*, *Ferulopsis*, *Kitagawia* и др. Особенно сильная дивергенция от остальных изученных таксонов обнаружена у эндемичного для Кореи редкого вида *P. podagraria* (= *P. insolens*), который вообще выпал из молекулярной клады, именуемой триба Selineae. Он намечен по совокупности морфологических и молекулярных данных к выделению в монотипный род *Sillaphyton*, и его родственные отношения в Ариоидеае остаются неясными.

В сложных таксономических ситуациях в семействе зонтичных молекулярные данные иногда дают столь же запутанную картину отношений, как и различные морфологические признаки (*Ligusticum* s.l., комплекс *Pleurospermum* — *Hymenidium*), но в других случаях могут приобретать очень существенное значение, как это с очевидностью следует из представленного здесь материала. По-видимому, таксономическое значение признака в значительной степени зависит от его корреляции с совокупностью других признаков.

## Список литературы

*Ajani Y., Ajani A., Cordes J.M., Watson M.F., Downie S.R.* Phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences reveals relationships within five groups of Iranian Apiaceae subfamily Apioideae // *Taxon*. 2008. Vol. 57. № 2. P. 383–400.

*Pimenov M. G., Leonov M. V.* The genera of the Umbelliferae: A nomenclator. Kew: Royal Botanic Gardens, 1993. — 156 p.

*Terentieva E. I., Valiejo-Roman C.M., Samigullin T. H., Pimenov M. G., Kljuykov E. V.* Phylogenetic analysis of nuclear rDNA ITS and morphological data reveal relationships among some endemic Umbelliferae taxa of Middle Asia, Kazakhstan and Siberia // *Apiales–2008. Programme and proceedings of the 6<sup>th</sup> International Symposium on Apiales*. Moscow: KMK Scientific Press. P. 134–137.

*Valiejo-Roman C.M., Terentieva E. I., Samigullin T. H., Pimenov M. G., Ghahremani-Nejad F., Mozaffarian V.* Molecular data (nrITS-sequencing) reveal relationships among Iranian endemic taxa of the Umbelliferae // *Feddes Repertorium*. 2006. Vol. 117. № 5–6. P. 367–388.

*Winter P.J.D., Magee A. R., Phephu N., Tilney P. M., Downie S. R., van Wyk B.-E.* A new generic classification for African peucedanoid species (Apiaceae) // *Taxon*. 2008. Vol. 57. № 2. P. 347–364.

*van Wyk B.-E., Tilney P. M., Magee A. R.* African Apiaceae: a synopsis of the Apiaceae/Umbelliferae of sub-Saharan Africa and Madagascar. Briza Academic Books. 2013. — 317 p.

# СЕКВЕНИРОВАНИЕ И МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ITS ВИДОВ *ELYMUS* L. ТРИБЫ TRITICEAE

---

К. С. Добрякова

Род *Elymus* s.l. (Пырейник) — это один из модельных объектов для изучения гибридогенных родов злаков. Пырейник является кормовым и пастбищным злаком, т.е. экономически важным биологическим ресурсом, между тем филогенетические взаимоотношения между видами рода и между родом *Elymus* и другими родами трибы Triticeae остаются недостаточно исследованными. Геном рода *Elymus* в различных сочетаниях представлен следующими субгеномами: St, H, P, W и Y. Субгеном St обязательно присутствует в геноме всех видов *Elymus*, каждый из остальных геномов встречается только у части видов (Dizkirici et al., 2010; Mason-Gamer, 2013). Предполагаемыми донорами субгеномов являются соответственно *Elytrigia*, *Hordeum*, *Agropyron*, *Australopyrum* и неизвестный донор (Dizkirici et al., 2010; Mason-Gamer, 2013).

Для исследования происхождения видов рода с StH геномом использовали ядерный ген DMC1 («disrupted meiotic cDNA») и последовательности гена ФЕП-карбоксилазы (фосфоенолпируват карбоксилазы). Полученные данные показывают, что донором H-генома был не один вид растений (Sun, Zhang, 2011; Mason-Gamer, 2013). Молекулярно-филогенетическое древо на основе хлоропластных последовательностей генов *trnT/L/F* и спейсеров и гена *rpoA* видов рода *Elymus*, построенное в работе Мэйсон-Геймер (Mason-Gamer, 2013), также разделено на клады согласно доминирующим субгеномам последовательностей. St-геном североамериканских представителей рода состоит из двух чётко определённых на молекулярно-филогенетическом древе клад (Mason-Gamer, 2013). Остаётся неясным, произошли ли геномы St1 и St2 от одного общего предка, или разница между ними есть следствие существования двух независимых предков, передавших *Elymus* свой St-геном (Mason-Gamer, 2013). Одна важная группа рода *Elymus* включает тетраплоидов с StY геномами. Вопрос о доноре



У-генома остаётся открытым. Предполагают, что донорами генома S (St) пшениц являются виды рода *Aegilops* секции *Sitopsis*. Считается, что геном этого рода включён в генетическую структуру других родственных таксонов в трибе Triticeae, которые имеют диплоидные, тетраплоидные и гексаплоидные наборы хромосом  $2n = 14$ ,  $2n = 28$  и  $2n = 42$ , соответственно (Гончаров, 2002).

Нашей задачей было реконструировать филогению представителей видов *Elymus* L. на основе популярного филогенетического маркера растений — района ITS1–5.8S рДНК — ITS2 и сравнить её с результатами анализа хлоропластных последовательностей *trnL*–F и системами монографов, использующих морфолого-географические и цитогенетические методы.

В работу были включены 40 последовательностей ITS видов *Elymus* и 5 последовательностей ITS других родов трибы Triticeae (*Elyhordeum*, *Elytrigia*, *Psathyrostachys* и *Agropyron*), полученные нами, а также 38 последовательностей локуса ITS1–5.8S рДНК–ITS2, взятые из Ген-Банка (GenBank NCBI). Образцы растений были собраны в Алтайском крае и республике Алтай, Хакасии, Кемеровской области, Якутии, на Кавказе в 2004–2013 гг. Гербарные образцы хранятся в гербарии лаборатории Биосистематики и цитологии БИН РАН. Растительный материал для исследования был также взят из гербарных коллекций БИН РАН (LE). ДНК из листового материала была выделена с помощью СТАВ-метода (Doyle, Doyle, 1987). ПЦР была проведена на амплификаторе «Techne TC412» (BarloworldScientific, Великобритания). Для амплификации использовали последовательности праймеров ITS 1P (Ridgway et al., 2003) и ITS 4 (White et al., 1990). Параметры циклов амплификации следующие: 1 цикл: 5 мин. при 95°C; 30 циклов по 1 мин. при 94°C; 1 мин. при 52°C; 1 мин. при 72°C; 1 цикл: 10 мин. при 72°C и цикл: 3 мин при 94°C; 34 цикла: 30 сек при 94°C; 30 сек при 54°C; 50 сек при 72°C. Полученные в ходе амплификации фрагменты выделяли из 1% агарозного геля с помощью набора QiaGen Extraction Kit (Qiagen, Inc., Германия). Для установления 5' → 3' последовательности азотистых оснований молекулы ДНК интересующих участков применяли технику секвенирования с использованием флуоресцентно меченных терминирующих реакцию аналогов нуклеотидов согласно методу Сэнгера с соавторами на базе ЦКП БИН РАН. Последовательности были выравнены с помощью программы ClustalW, входящей в пакет программ MEGA 5.2 (Tamura et al., 2011) с последующей визуальной

проверкой. После выравнивания был проведен расчёт филогенетического древа методом Neighbor Joining (1000 бутстреп-репликаций) с помощью программы MEGA 5.2 (Tamura et al., 2011).

На филогенетическом древе ITS последовательностей виды *Elymus* (секции *Goulardia* и *Elymus*), *Triticum monococcum* и *Elytrigia geniculata* образуют общую группу (клада А) с невысоким бутстреп индексом (бутстреп = 42). Клада В представлена видами *Aegilops comosa*, *Aegilops markgrafii* и *Triticum aestivum* с бутстреп индексом 52. Клада С: *Elymus repens* + *Elymus ciliaris* (секция *Goulardia*), бутстреп индекс 83. Кладу D образуют *Agropyron krylovianum*, *Agropyron cristatum*, *Eremopyrum distans*, *Elymus rectisetus* (бутстреп = 54). Видами родов *Elymus* (секции *Goulardia* и *Turczaninovia*) и *×Elyhordeum schmidii* образована клада Е с бутстреп индексом 64. В состав клады Е входят как нуклеотидные последовательности тетраплоидных видов с StY геномом, так и гексаплоидных, к которым относятся *E. dahuricus* и *E. himalayanus* (StYH,  $2n = 6x = 42$ ).

Полученные нами данные подтверждают гибридогенность рода *Elymus*, выявленную ранее на основе геномного анализа (Dewey, 1984). Объединение ITS последовательностей по кладам происходит не только по секционному родству (морфологические признаки), но и по преобладающим геномам в хромосомном наборе аллополиплоидов. При тотальном секвенировании ITS1–5.8S рПНК — ITS2 полиплоидных пырейников преимущественно амплифицируются последовательности из субгенома St (*Pseudoroegneria/Elytrigia*) и субгенома Y, но не из субгеномов H (*Hordeum*), P (*Agropyron*) и W (*Australopyrum*). Возможно, разные секции *Elymus* происходят от разных диплоидов *Elytrigia*.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 12–04–31524 мол\_а, 14–04–01416 и программы «Динамика генофондов».

## Список литературы

Гончаров Н. П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2002. — 523 с.

Dewey D. R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae // Gustafson J. P. (Ed.). Gene manipulation in plant improvement. Proc. 16<sup>th</sup> Stadler Genetics Symp., Columbia, 1984. 209–279.

*Dizkirici A., Kaya Z., Cabi E., Dogan M.* Phylogenetic relationships of *Elymus* L. and related genera (Poaceae: Triticeae Dumort.) based on the nuclear ribosomal internal transcribed spacer sequences // Turkish J. Bot. 2010. Vol. 3. № 6. P. 467–478.

*Mason-Gamer R.J.* Phylogeny of a genomically diverse group of *Elymus* (Poaceae) allopolyploids reveals multiple levels of reticulation // PLoS ONE. 2013. Vol. 8. № 11. e78449.

*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 Ecol. 2003. Vol. 3. № 1. P. 8.

*Sun G.L., Zhang X.D.* Origin of H genome in StH-genome *Elymus* species based on single copy nuclear gene DMC1 // Genome. 2011. Vol. 54 № 8. P. 655–665.

*Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S.* MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // Mol. Biol. Evol. 2011. Vol. 28. № 10. P. 2731–2739.

*White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J.* 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. San Diego: Academic Press, 1990. P. 315–322.

# ОСОБЕННОСТИ СТВОЛОВЫХ КЛЕТОК И ПЛАСТИЧНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ

---

Т. А. Ежова

Термин «стволовая клетка» (СК) в биологии развития животных используется с 1908 г. Применительно к растениям термин начали использовать значительно позже, поскольку представление о тотипотентности любой растительной клетки делало бессмысленным обсуждение локализованных в определённых частях растений тотипотентных или плюрипотентных растительных клеток. Сегодня ситуация изменилась, поскольку, с одной стороны, опыты по клонированию доказали, что и у животных соматические клетки можно перепрограммировать и заставить образовать целый организм. А с другой — накопились данные физиологов и биотехнологов, показывающие, что тотипотентностью обладает не всякая растительная клетка — даже в условиях *in vitro*.

СК животных существуют в особом микроокружении; их недетерминированность — результат обмена сигналами с клетками ниши. Благодаря генетическим исследованиям сегодня показано, что у растений в апикальных меристемах побега и корня существуют группы клеток, которые также обмениваются белковыми сигналами и, по сути, представляют собой СК и клетки ниши. Клетки ниши апикальных меристем побега и корня образуют гомеодомен-содержащие белки *WOX*, которые нужны для поддержания недетерминированности соседствующих с нишей СК. В свою очередь, СК синтезируют небольшие белки *CLE*, которые ограничивают уровень экспрессии *WOX*-генов и таким образом поддерживают гомеостаз СК. Похожая система *WOX*–*CLE* действует и в проводящих тканях, что, по-видимому, необходимо для поддержания камбиальных клеток, которые могут рассматриваться как региональные СК (также как и СК апикальных меристем). Выявлена эволюционная консервативность основных генов, контролирующих образование мобильных белковых сигналов в разных видах растений (по крайней мере — у двудольных). Таким образом, в основе поддержания СК у растений и животных лежат сходные механизмы клеточных взаимодействий.

Вместе с тем, растения имеют особенности, отличающие их СК от СК животных. Во-первых, в отличие от животных, *СК у растений могут образовываться de novo*. На самых разных органах у растений могут образовываться адвентивные меристемы, которые обеспечивают возможность вегетативного размножения и восстановления повреждений. Новые меристемы могут возникать различными путями (например, местом заложения адвентивных почек может быть и камбий, и перицикл), однако они содержат свой пул СК и по структуре не отличаются от закладывающихся в эмбриогенезе АМ побега и корня. Такая способность к трансдифференцировке — характерная особенность клеток растений, ведущих прикрепленный образ жизни. Второй особенностью растений является *наличие генетических систем, которые могут полностью прекращать существование пула СК*. Примером являются СК флоральной меристемы (ФМ), которые поставляют клетки для образования органов цветка и прекращают своё существование после появления зачатков всех репродуктивных органов цветка. У некоторых видов при определённых генетических изменениях или изменениях окружающих условий клетки ФМ пролиферируют очень долго (практически на протяжении всей жизни растения), превращаясь в нечто среднее между АМ побега и ФМ. Третьей особенностью растений является *существование во взрослых тканях плюри- или тотипотентных клеток, которые не укладываются в рамки представления о СК, но, возможно, ими являются*. Это клетки, дающие начало адвентивным и выводковым почкам и соматическим зародышам, а также клетки, которые в культуре *in vitro* образуют каллусы. Их трансдифференцировка в плюри- или тотипотентные клетки вызывается стрессовыми воздействиями, определёнными гормонами, причём образование почек и эмбриоидов обязательно начинается с установления клеточных взаимодействий, при которых есть клетки, играющие вспомогательную функцию ниши, и есть СК, которые либо дадут начало эмбриоиду, либо станут СК в составе апикальной меристемы. Все перечисленные особенности СК растений вместе с обнаруженными генетиками фактами влияния фитогормонов и внешних условий на экспрессию генов ствольности обуславливают наличие у растений связи между СК и процессами морфогенеза на постэмбриональной стадии развития. Эта связь характерна лишь для растений и обуславливает пластичность онтогенеза растений, возможность изменения пути развития в зависимости от условий.

В докладе будут обобщены данные о генетическом контроле признака стволости клеток у растений, рассмотрены физиологические и генетические механизмы появления у растений СК *de novo* и исчезновения пула СК, а также представлена дискуссионная информация о стволовых клетках вне апикальных меристем побега и корня. Кроме того, будут рассмотрены примеры онтогенетических изменений у растений, которые обусловлены нарушением активности генов «стволовости» в результате мутаций и при изменениях условий среды.

Работа поддержана РФФИ (проект 13–04–00122-а).

# АРЕОАНА-АНАЛИЗ ОЦИФРОВАННОГО КЛЕТОЧНОГО СТРОЕНИЯ ЛИСТА МХОВ

---

О. В. Иванов, Е. В. Маслова,  
М. А. Колесникова, М. С. Игнатов

Разработанный метод анализа оцифровки клеточной сети однослойной части пластинки листа мхов позволяет производить измерение основных параметров клеток на массивах в тысячи и десятки тысяч клеток (Ivanov, Ignatov 2011; Ivanov et al., 2013), уточнить понимание нечётко определённых признаков, таких, например, как «клетки в косых рядах» или «не в рядах» (Иванов, Игнатов, 2012), использовать в сложных анализах с применением наработок методов распознавания образов (Ivanov et al., 2013) и, наконец, выполнить ретроспективный разбор последовательности клеточных делений (Maslova et al., 2012). Такой разбор даёт возможность уточнить особенности развития листа, особенно его последних стадий, зачастую специфичных для конкретной группы видов.

Примером того, что даже такой сложный признак, как клеточный диморфизм, может сформироваться лишь на стадии последних трёх делений, приведён на рисунке.

Выявляющиеся практически однозначным образом группы «младших» сестринских клеток у протосфагновых мхов образованы (3–) 4 (–5) клетками, возникающими в результате неравных делений. У *Cyrtomnium hymenophyllum* равные деления клеток с отсчётом четырёх делений назад дают в типичном случае «блоки» из 16 клеток, но часто из меньшего их числа, и очень редко — из большего из-за единичных вставочных делений.

Вершины «блоков», будучи соединены прямыми линиями, показывают очень сходную картину, свидетельствующую о том, что большая часть процесса развития листа шла у них сходным образом.

Данный пример иллюстрирует огромный потенциал пластичности, которым располагают мхи при формировании пластинки листа даже на одних только поздних стадиях развития. Вместе с тем, многочисленные количественные параметры клеток, определяемые в процессе реконструкции, существенно расширяют арсенал признаков, для

некоторых из которых уже было показано таксономическое значение (Maslova et al., 2012).

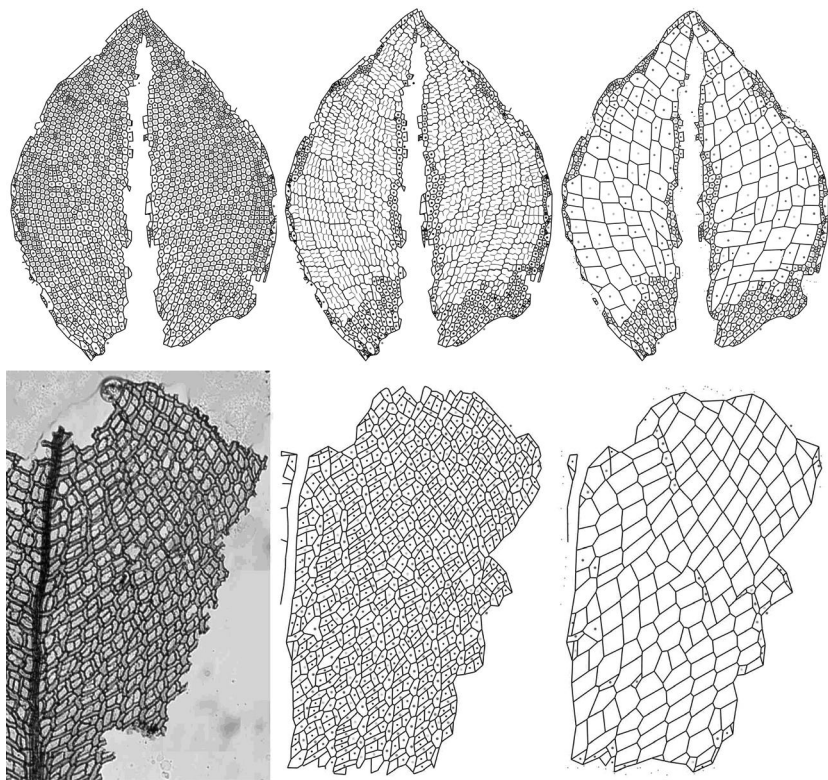


Рис. Клеточная сеть *Cyrtomnium humenophyllum* (вверху) и ископаемого палеозойского протосфагнового мха *Vorcutannularia sp.* (внизу) с ретроспективным разбором до «минус четвертого» деления



## Список литературы

*Иванов О. В., Игнатов М. С.* Двухмерное цифровое представление клеточной сети растений с помощью оптической поляризационной микроскопии // *Цитология*. 2012. Т. 54. № 11. С. 862–869.

*Ivanov O. V., Ignatov M. S.* On the leaf cell measurements in mosses // *Arctoa*. 2011. Vol. 20. P. 87–98.

*Maslova E. V., Ivanov O. V., Ignatov M. S.* On differentiation of two species of Palaeozoic moss *Intia* (Protosphagnales) // *Arctoa*. 2012. Vol. 21. P. 237–240.

*Ivanov O. V., Pyatnitskiy A. M., Ignatov M. S., Maslova E. V.* AREOANA analysis of moss leaf cell structure of two *Cyrtomnium* species (Mniaceae, Bryophyta) // *Arctoa*. 2013. Vol. 22. P. 51–60.

# ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ГИНЕЦЕЕВ С ОДНОГНЁЗДНОЙ ЗАВЯЗЬЮ В СЕМЕЙСТВЕ ARALIACEAE (ARIALES) НА ПРИМЕРЕ ДВУХ ВИДОВ ИЗ РОДА *POLYSCIAS*

---

П. В. Карпунина, А. А. Оскольский,  
М. С. Нуралиев, Д. Д. Соколов

Для представителей семейства Araliaceae характерен единый план строения гинецея, который включает в себя наличие у каждого плодолистика довольно длинной синасцидиатной зоны и одной фертильной семяпочки, расположенной в поперечной зоне. Мерность гинецея, однако, сильно варьирует в пределах семейства. Большинство аралиевых имеют от двух до пяти плодолистиков (плезиоморфное состояние), но в некоторых группах семейства произошла полимеризация гинецея. Кроме того, в пределах *Polyscias* s.l. в нескольких кладах имели место независимые переходы к одногнёздной завязи с одной фертильной семяпочкой. Такие эволюционные переходы могли реализоваться по двум сценариям: (1) путём скачкообразного полного исчезновения части плодолистиков вплоть до сохранения только одного из них (мономерия) и (2) путём стерилизации и постепенной редукции всех плодолистиков, кроме одного, с сохранением, по крайней мере на первых этапах эволюционных преобразований, следов редуцированных плодолистиков (псевдомономерия). Мономерная или псевдомономерная природа одногнёздных завязей в разных группах *Polyscias* остаётся предметом дискуссий (Philipson, 1966; Takhtajan, 2009; Lowry, Plunkett, 2010). Для её прояснения мы изучили морфологию и развитие цветка у двух видов *Polyscias* s.l. — *P. (Arthrophyllum) diversifolia* (Blume) Lowry et G. M. Plunkett из Малайзии и *P. schultzei* Harms из Новой Гвинеи. Оба этих вида относятся к разным субкладам Австрало-Малезийской клады *Polyscias* s.l., в которых одногнёздная завязь возникла, по-видимому, независимо (Plunkett, Lowry, 2010). Цветки изученных видов имеют пять чашелистиков, пять лепестков, пять тычинок и гинецей с полунижней завязью.

Гинецей *P. diversifolia* закладывается в виде кольцевого примордия без следов дополнительных плодолистиков. В ходе его дальнейшего развития края примордия постгенитально смыкаются в виде короткого линейного шва, отходящего вниз от верхушки плодолистика, т.е. гинецей становится моносимметричным. Позднее этот шов замыкается почти

полностью; на верхушке гинецея остаётся лишь отверстие, окружённое короткими апикальными лопастями. Мы не считаем возможным рассматривать эти лопасти как следы редуцированных плодолистиков из-за непостоянства их формы, числа, а также позднего появления в ходе морфогенеза. Гинецей *P. schultzei* закладывается в виде подковообразного примордия. Его края затем постгенитально срастаются с образованием шва, который проходит от основания до верхушки свободной от других органов цветка части гинецея и немного заходит на его противоположную сторону. Тем самым шов разделяет верхушку гинецея на две части, которые, однако, явно не могут трактоваться как следы двух плодолистиков.

Расположение фертильной семяпочки различается у изученных видов. У *P. diversifolia* она прикрепляется на уровне нижней границы шва постгенитального зарастания. Если участок с постгенитальным замыканием краёв считать пликатной зоной плодолистика, а расположенный под ним участок гинецея — его асцидиатной зоной, то семяпочка прикреплена в поперечной зоне плодолистика. Подобное расположение семяпочки в плодолистике характерно как для аралиевых, так и для родственного им семейства зонтичные. Таким образом, у нас нет аргументов в пользу псевдомономии гинецея *P. diversifolia*, и мы трактуем его как истинно мономерный. У *P. schultzei* семяпочка расположена намного ниже уровня постгенитального зарастания краёв гинецея. Пространство между местом прикрепления семяпочки и уровнем зарастания шва может рассматриваться как остаток симпликатной зоны в ценокарпном гинецее. Если такая трактовка верна, то гинецей *P. schultzei* следует рассматривать как псевдомономерный. Для проверки гипотез о мономерии/псевдомономии одногнёздных завязей в различных группах *Polyscias* необходимы дальнейшие исследования с привлечением более обширного сравнительного материала в контексте данных по филогении группы.

Работа поддержана РФФИ, проект № 15-04-05836.

## Список литературы

Philipson W.R. *Griselinia* Forst. fil. — anomaly or link? // *New Zeal. J. Bot.* 1967. Vol. 5. № 1. P. 134–165.

Plunkett G.M., Lowry P.P. II. Paraphyly and polyphyly in *Polyscias* sensu lato: molecular evidence and the case for recircumscribing the «pinnate genera» of Araliaceae // *Plant Div. Evol.* 2010. Vol. 128. P. 23–54.

Takhtajan A. *Flowering plants*. 2<sup>nd</sup> ed. New York: New York Botanical Garden, 2009. — 871 p.

Л. М. Киприянова, А. В. Мглинец

Группа видов из родства рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* s.l.) — одна из наиболее сложных в таксономическом отношении, с наличием анеуплоидии и частой гибридизацией (Волобаев, 1993; Цвелёв, 1996; и др.), в связи с чем разными исследователями по-разному решается вопрос о таксономическом статусе представителей подрода *Coleogeton*. Так, статус вида признаётся за *Potamogeton macrocarpus* одними исследователями (Лисицына, Папченков, 2000; Kaplan, 2008) и не признаётся другими (Свириденко, 2000). Видовую самостоятельность *P. chakassiensis* (Kashina) Volobaev признают одни авторитетные ботаники (Волобаев, 1991, 1993; Цвелёв, 1999) и не признают другие (Kaplan, 2008).

Описанный китайскими исследователями (Ma et al., 1983) как эндемик Внутренней Монголии (КНР) новый вид *P. chakassiensis* (Kashina) Volobaev (*P. intramongolicus* Ma nom. invalid.), отличающийся от тривиального рдеста гребенчатого наличием субэпидермальных тяжей механической ткани в листьях, был обнаружен позднее в Монголии (Флора Хангая, 1989) и на Кавказе (Цвелёв, 1990). Было показано, что рдесты с субэпидермальными тяжами механической ткани довольно обычны в сибирском регионе (Волобаев, 1991, 1993; Киприянова, 2007) и приурочены к солёным озёрам. Решение вопроса о правомерности придания статуса вида популяциям рдеста с выраженной механической тканью в листьях представляет интересную и актуальную задачу систематики водных растений.

Нами начаты работы по изучению морфологических, генетических и экологических особенностей рдестов подрода *Coleogeton* (рдеста гребенчатого — *Potamogeton pectinatus* L., рдеста крупноплодного — *P. macrocarpus* Dobroch., рдеста влагалищного — *P. vaginatus* Turcz., рдеста хакасского — *P. chakassiensis*) юга Западной Сибири.

Большая часть обработанного материала рдестов собрана с 2001 г. по 2014 г. в водоёмах, различающихся по гидрологическим и гидрохимическим характеристикам.

Получены данные о внутри- и межвидовом полиморфизме по ITS1 — ITS2 району ядерных рибосомальных генов изучаемой группы рдестов. В отличие от других видов у *P. pectinatus* наблюдался внутривидовой полиморфизм. Чётко выделился кластер истинного *P. vaginatus* из Хакасии и Забайкалья. Наши образцы из Новосибирской области, изначально определённые по морфологическим признакам как *P. vaginatus* (огромные растения с крупными влагалищами), по-видимому, являются таксоном-двойником *P. vaginatus*, так как они оказались в другом кластере. Остальные таксоны отличаются друг от друга одно-двухнуклеотидными заменами. *P. chakassiensis* оказался в отдельном кластере, но очень близок к кластеру *P. pectinatus*, *P. macrocarpus*.

В рамках работ по генотипированию рдестов проведён анализ межгенного спейсера хлоропластов *trnL–trnF* по нескольким образцам каждого вида. Показано, что у всех изученных образцов данный межгенный спейсер хлоропластов имеет одинаковую первичную структуру.

Сопоставление с литературными данными (Zhang et al., 2008) показало большую консервативность межгенного спейсера хлоропластов *trnL–trnF* западносибирских образцов рдестов по сравнению с образцами из Китая (табл.).

Таблица

**Различающиеся позиции межгенного спейсера хлоропластов *trnL–trnF* рдестов подрода *Coleogeton* из Западной Сибири и Китая**

Таксон	Различающиеся позиции
	.....12.....73.....266.....316....
<i>P. vaginatus</i> <sup>1</sup>	(1)..C... A... T.... A... G..... C...G..... C... A. (398)
<i>P. vaginatus</i> <sup>2</sup>	(1)..C... A... T.... A... A..... C...G..... C... A. (398)
Рдесты Западной Сибири, оригинальные данные	(1)..C... A... G....G... G..... T...G...TAAGG.A... A. (398)
<i>P. pectinatus</i> <sup>3</sup> EF432092	(1)..C... A... G....G... G..... T...G... TAAGG.A... A. (398)
<i>P. pectinatus</i> <sup>3</sup> EF432070	(1)..T... A... G....G... G..... T...T...TAAGG.A... A. (398)
<i>P. vaginatus</i> <sup>3</sup> EF432089	(1)..C... G... G....G... G..... T...G... TAAGG.A... G. (398)

<sup>1</sup> Республика Хакасия, оригинальные данные.

<sup>2</sup> Монголия, оригинальные данные.

<sup>3</sup> по данным Zhang et al. (2008).

Данные о внутри- и межвидовом полиморфизме по спейсеру ITS1 — ITS2 ядерных рибосомальных генов согласуются с данными

по Северо-Западной Европе (McMullan et al., 2011) о том, что внутривидовой полиморфизм по данному району наблюдался только у *P. pectinatus*, но не у других видов и их гибридов (изучены *P. filiformis*, *P. pectinatus*, *P. vaginatus*, *P. × suecicus*, *P. × bottnicus*, *P. × fennicus*).

История выделения рассматриваемого таксона внутри рода *Potamogeton* началась в первой половине 19-го века с работ Фриса, Рейхенбаха и Коча. Ранг *Coleogeton* был поднят до подрода Раункием в 1896 г., а закрепилось название после работ Хагстрёма (Hagström), опубликованных в 1916 г. Ранее, в 1912 г., Бёрнер (Börner) выделил ту же группу в отдельный род *Stuckenia*. Название оставалось без внимания ботаников в течение длительного времени, пока не было восстановлено в 1984 г. В. Б. Голубом, который отметил, что *Stuckenia* являлось валидным родовым названием. Позже в результате генетических исследований выяснилось, что дифференциация между родами *Stuckenia* и *Potamogeton* по числу различающихся аллелей составляет 16,3–20,1%. Показатель внутривидовой вариабельности колеблется соответственно от 0 до 4,3 и от 0 до 9,0%. Эти факты являются дополнительным основанием для выделения *Stuckenia* в качестве отдельного рода (Kaplan, 2008).

Относительно недавно выделение рдестов из родства рдеста гребенчатого (традиционно рдесты этой группы относились к подроду *Coleogeton* рода *Potamogeton*) в отдельный род *Stuckenia* Börner стали признавать многие исследователи (Цвелёв, 1999; Crow, Hellquist, 2000; Ceska, 2001; Kaplan, 2008; и др.), т.о., ботаникам и гидробиологам нужно будет привыкнуть называть привычный рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus*) штукенией гребенчатой (*Stuckenia pectinata* (L.) Börner).

Секвенирование проводилось в ЦКП «Геномика» СО РАН (Новосибирск). Работы выполнены при поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований № № 01–04–49893-а, 13–04–02055-а, 13–04–10168-к, 14–04–10164-к.

## Список литературы

Волобаев П. А. О двух таксонах рода *Potamogeton* L. из Сибири // Сиб. биол. журн. 1991. Вып. 5. С. 75–76.

Волобаев П. А. О двух таксонах рода *Potamogeton* L. из Сибири П. *Potamogeton chakassiensis* (Kaschina) Volob. // Сиб. биол. журн. 1993. Вып. 3. С. 51–59.

Киприянова Л. М. Состав и экология видов рода *Potamogeton* (Potamogetonaceae) в лесостепных и степных озёрах Новосибирской области // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 1706–1716.

Лисицына Л. И., Папченко В. Г. Флора водоёмов России: Определитель сосудистых растений. М.: Наука, 2000. — 237 с.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоёмов Северного Казахстана. Омск: Изд-во Омского госпедуниверситета, 2000. — 196 с.

Флора Хангая. Л.: Наука, 1989. — 191 с.

Цвелёв Н. Н. О некоторых новых для Кавказа видах растений // Новости систематики высших растений. Л., 1990. Т. 27. С. 179–183.

Цвелёв Н. Н. О видах подрода *Coleogeton* рода *Potamogeton* (Potamogetonaceae) в северо-западной России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 88–91.

Цвелёв Н. Н. Об объёме и номенклатуре некоторых родов сосудистых растений европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 109–118.

Ceska A. Potamogetonaceae // Douglas G. W., Meidinger D., Pojar J. (Eds.). Illustrated Flora of British Columbia. Vol. 7. Victoria: Ministry of Sustainable Resource Management & Ministry of Forests, 2001. P. 292–313.

Crow G. E., Hellquist C. B. Aquatic and wetland plants of Northeastern North America: A revised and enlarged edition of Norman C. Fassett's «A manual of aquatic plants». Vol. 2. Angiosperms: Monocotyledons. Madison: Univ. of Wisconsin Press, 2000. — 400 p.

Kaplan Z. A. Taxonomic revision of *Stuckenia* (Potamogetonaceae) in Asia, with notes on the diversity and variation of the genus on a worldwide scale // Folia Geobot. 2008. Vol. 43. P. 159–234.

Ma Y., Tu L., Liu G., Cao J. Classified studies on *Potamogeton* L. in Inner Mongolia by morphological and anatomical methods // Act. Bot. Bor.-Occ. Sinica. 1983. Vol. 3. № 1. P. 1–17.

McMullan J., Gornall R., Preston C. ITS rDNA polymorphism among species and hybrids of *Potamogeton* subgenus *Coleogeton* (Potamogetonaceae) in north-western Europe // New J. Bot. 2011. Vol. 1. № 2. P. 111–115.

Zhang T., Wang Q., Li W., Cheng Y., Wang J. Analysis of phylogenetic relationships of *Potamogeton* species in China based on chloroplast *trnT-trnF* sequences // Aquat. Bot. 2008. Vol. 89. P. 34–42.

# ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕЖГЕННОГО СПЕЙСЕРА *trnH-psbA* ДЛЯ ИНТЕРПРЕТАЦИИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ В РОДЕ *PASSIFLORA* L.

---

А. А. Кириллов

Род *Passiflora* L. — крупнейший в семействе Passifloraceae и включает 575 видов, распространённых главным образом в тропиках и субтропиках Нового Света, 22 вида происходят из Юго-Восточной Азии, Австралии и Океании. Почти все пассифлоры являются травянистыми или одревесневающими лазающими лианами, 10 видов представлены кустарниками и невысокими деревьями, ещё реже среди них встречаются однолетние травы.

Молекулярно-филогенетические работы, опубликованных за последние 10 лет, с высокой степенью поддержки показали монофилетичность рода и подтвердили его деление на четыре подрода. Однако отношения на уровне отдельных секций и серий всё ещё остаются неясными.

Настоящая работа проведена на основе живых коллекционных фондов Главного ботанического сада РАН. В работу включены 42 вида рода *Passiflora*, принадлежащие 16 секциям (Kirillov, 2013). Впервые протестирован высоко вариабельный межгенный спейсер *trnH-psbA* участка хпДНК.

Анализ матрицы данных проводили методом Байеса в пакете программ Mr. Bayes 3.1. Проводили от 300 000 до 500 000 репликаций по методу Монте-Карло до получения стандартного отклонения в пределах 0,01.

Показано, что подрод *Passiflora* разделяется на две монофилетические группы. В первую входят секции *Stipulata* Feuillet et J.M. MacDougal, *Tacsonia* (Juss.) Feuillet et J.M. MacDougal и *Calapathanthus* Harms, во вторую — *Tiliifolia* Feuillet et J.M. MacDougal, *Coccinea* Feuillet et J.M. MacDougal, *Passiflora*, *Laurifolia* Killip ex Cervi и *Quadrangularis* Feuillet et J. M. MacDougal (Кириллов, 2013).

На дереве все исследованные виды образуют несколько крупных клад, отношения между которыми оказались неполностью разрешёнными (рисунок).



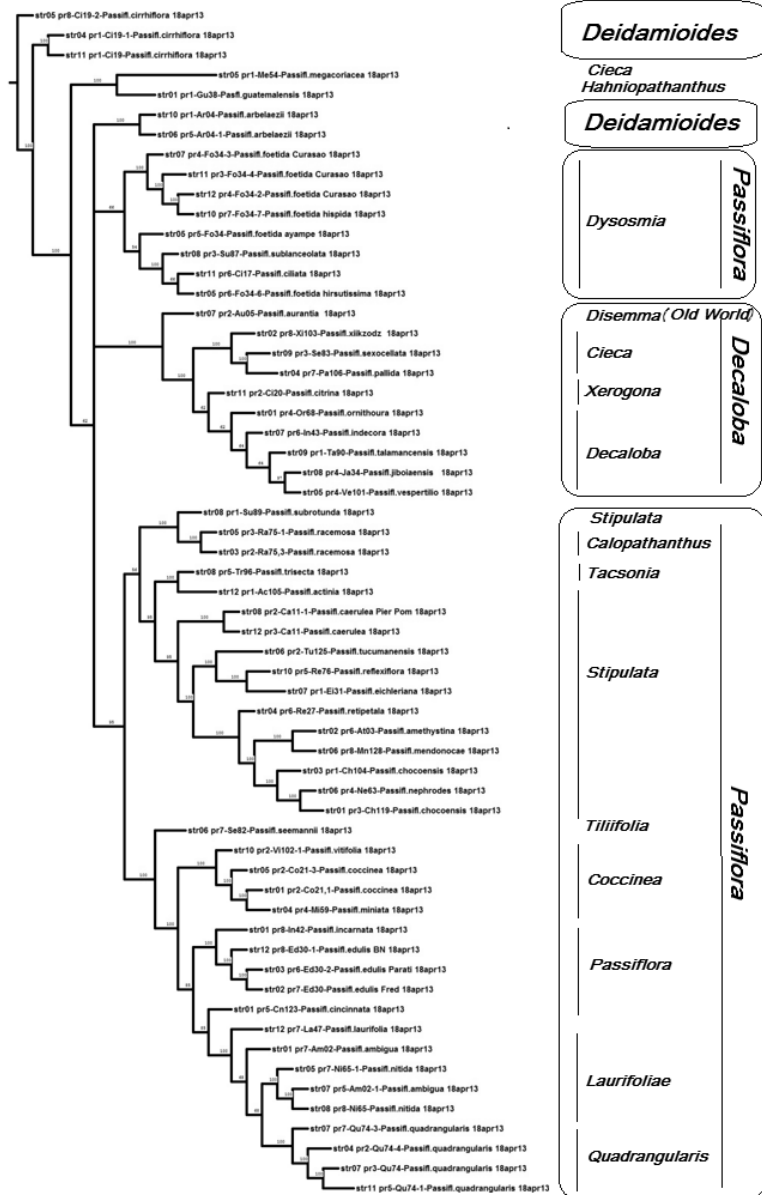


Рис. Кладограмма исследованных образцов

*P. cirrhiflora*, во всех предыдущих исследованиях оказывавшаяся сестринской по отношению к остальным видам рода, была использована в качестве внешней группы. Два вида, традиционно относимые к подроду *Decaloba* (*P. megacoriacea* и *P. guatemalensis*), образовали кладу, сестринскую по отношению к остальным включённым в анализ видам. Все остальные виды образовали общую политомию, в которой выделяются следующие клады, отношения между которыми остались неразрешёнными.

Два образца *P. arbelaezii* сгруппировались вместе и образовали самостоятельную кладу. Виды секции *Dysosmia* также образовали отдельную кладу, характеризующуюся числом хромосом  $2n = 12$ , в то время как в предыдущих исследованиях последовательностей хпДНК виды этой группы оказывались в общей клade с видами подрода *Passiflora*. Секция *Dysosmia* разделяется на две сестринские клады. Все образцы двух сборов *P. quadrangularis* из Коста-Рики на дереве образуют одну кладу.

Еще одну кладу со 100% поддержкой образуют виды подрода *Decaloba*. Оставшиеся виды, все относящиеся к подроду *Passiflora*, образуют общую кладу, разделённую на две сестринские клады. Первая включает виды секций *Stipulata* и *Calopathanthus*, вторая — *Passiflora*, *Tiliifolia*, *Laurifolia* и *Quadrangularis*. Монотипная секция *Calopathanthus*, состоящая из единственного вида *P. racemosa*, оказывается сестринской для *P. subrotunda*. *P. cincinnata* оказывается сестринской для серии *Laurifoliae*, тогда как по морфологическим признакам она является частью секции *Passiflora*. Секции *Coccinea* и *Passiflora* формируют две сестринские клады.

Межвидовая изменчивость межгенного спейсера оказалась высокой, поэтому соответствующие узлы на филогенетическом дереве имеют высокие бутстреп-индексы.

Подроды *Deidamioides* образует две отдельные клады, включающие *P. cirrhiflora* и *P. arbelaezii*, что согласуется с деревом, построенным по объединённым данным на основе nrITS, ncpGS, trnL-F и ndhF. Для *P. cirrhiflora* показана вариабельность по trnH-psbA.

Таким образом, межгенный спейсер trnH-psbA может быть успешно использован для установления филогенетических отношений в роде *Passiflora* на уровне отдельных секций, а включение большего числа видов в анализ позволит углубить наше понимание эволюционной истории этой группы растений.

## Список литературы

*Kirillov A. A. Passiflora* collection of the Main Botanical Garden, Russia // *Passiflora*. 2013. Vol. 23. № 1. P. 3–13.

*Кириллов А. А.* Введение в культуру *in vitro* и *in vivo* видов рода *Passiflora* L. Автореф. дис... канд. биол. наук. Москва, 2013. — 22 с.

# ПСЕВДОМОНОКОТИЛИЯ В СЕМЕЙСТВЕ ЗОНТИЧНЫЕ: МОРФОЛОГИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОДНОЙ СЕМЯДОЛИ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ТАКСОНАМ И ЖИЗНЕННЫМ ФОРМАМ, ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ

---

Е. В. Ключиков, Е. А. Захарова,  
С. Е. Петрова, Г. В. Дегтярёва

Семейство зонтичные — одно из немногих семейств двудольных растений, у представителей которого наблюдаются различия по числу семядолей. Большинство видов имеют зародыши с двумя семядолями, типичные для двудольных растений, и только некоторые из них имеют односемядольные зародыши. В настоящее время в семействе зонтичные случаи односемядольности обнаружены у 13 из примерно 460, в современном понимании, родов и только в подсемействе *Apiioideae*: *Acronema*, *Astomaea*, *Bunium*, *Conopodium*, *Elaeosticta*, *Erigenia*, *Geocaryum*, *Hellenocarum*, *Horstrissea*, *Kozlovia*, *Scaligeria*, *Sinocarum* и *Stefanoffia*. В девяти родах выявлены только односемядольные проростки, тогда как в других родах есть виды с односемядольными и двусемядольными проростками (таблица). Так, например, в роде *Elaeosticta*, насчитывающем около 25 видов, у большинства видов двусемядольные проростки, и только у одного вида — *E. tschimganica* — проростки с одной семядолей. Напротив, в роде *Hellenocarum* (5 видов, изучены 4) у одного вида зародыш с двумя семядолями, а у остальных — с одной. Для рода *Scaligeria* (4 вида, изучены 3) долгое время на примере типового вида приводились проростки только с одной семядолей. Нам удалось установить в этом роде проростки с двумя семядолями у сравнительно недавно описанного вида *Scaligeria moreana*. В полиморфном роде *Bunium* (около 50 видов) в широком его понимании примерно у половины видов приводились односемядольные проростки, а у остальных — двусемядольные. Оказалось, что число семядолей в этом роде коррелирует с географическим распространением видов, хромосомными числами, некоторыми морфологическими признаками и молекулярными данными. В результате этот род был разделён на два: *Bunium* (28 видов) и *Elwendia* (22 вида) (Degtjareva et al., 2013). У 21 изученного вида

рода *Bunium* обнаружена только одна семядоля, а у видов *Elwendia* — только две семядоли.

Единственная семядоля односемядольных проростков обычно цельная, узколинейная и очень сходная у большинства видов семейства зонтичных. Только в роде *Acronema* (25 видов, изучено 11) нами впервые наряду с узколинейными семядолями у 5 видов обнаружены необычные рассечённые семядоли, ранее не отмеченные в семействе зонтичные (Kljuykov et al., 2014). У одного вида (*Acronema commutatum*) удалось проследить развитие растения на стадии проростка. Его единственная семядоля оказалась очень похожей на первый настоящий лист.

По типу основания семядоли у односемядольных зонтичных можно выделить как минимум две группы: виды, у которых основание семядоли разрастается в цилиндрический орган, заключающий внутри себя почечку (*Bunium hermonis*, *B. microcarpum*) и напоминающий семядольную трубку некоторых двусемядольных зонтичных (например, *Chaerophyllum bulbosum*), и виды с семядолей, имеющей слабо развитое открытое влагалище, отходящее от семядольного узла при основании терминальной почечки (*Scaligeria napiformis*) (Захарова и др., 2010).

Существуют две основные гипотезы происхождения одной семядоли — срастание двух семядолей в одну, или синкотилия (Sargent, 1902), и редукция одной семядоли (Hegelmaier, 1875). В семействе зонтичные происхождение единственной семядоли до сих пор не выяснено. Нассиус (1952), изучая проростки *Scaligeria napiformis*, предложила гипотезу о возникновении единственной семядоли у зонтичных в результате срастания двух семядолей. На терминальной части семядоли этого вида была обнаружена выемка, которая может свидетельствовать о неполном срастании двух семядолей.

До сих пор односемядольные зародыши в семействе зонтичных обнаружены только в подсемействе Ариоидеае у представителей, распространённых преимущественно в области Древнего Средиземья от Западной Европы и Северо-Западной Африки на западе и до Западных Гималаев на востоке. Два рода с однодольными зародышами (*Sinocarum* и *Acronema*) встречаются в Восточной Азии в Сино-Гималайском регионе, а один — *Erigenia* — в Северной Америке. На филогенетическом дереве, построенном по данным анализа участка ITS1–2 ядерной рибосомальной ДНК, таксоны с односемядольным

зародышем самостоятельную кладу не формируют, а входят в состав клад, включающих таксоны с двусемядольными проростками. Вероятно, становление односемядольного зародыша в семействе зонтичных шло независимо в разных родственных группах как приспособление к разным экологическим условиям (Naccius, 1952; Дегтярёва, Ключков, 2009). Все зонтичные с односемядольными зародышами характеризуются геофильным обликом: это многолетние травы с погружённым в почву клубнем. Родственные односемядольным двусемядольные виды в большинстве случаев также характеризуются геофильным образом жизни и имеют клубень. Интересно, что в малоизученном в таксономическом отношении роде *Sinocarum* у вида *S. cruciatum* со стержневым корнем зародыш с двумя семядолями, а у геофильных видов — с одной. Данная корреляция числа семядолей с жизненной формой может оказаться полезной для установления объёма рода *Sinocarum*.

Таблица

**Роды семейства Umbelliferae с односемядольным зародышем**

Род	Трибы	Клады в молекулярной системе (по Downie et al., 2010)	Число видов	Число изученных видов	Число видов с одной семядолью	Число видов с двумя семядолями
<i>Acronema</i>	Apiaceae	Acronema Clade	26	11	11	—
<i>Astomaea</i>	Apiaceae	Pyramidoptereae	1	1	1	—
<i>Bunium</i>	Apiaceae	Pyramidoptereae	29	20	20	—
<i>Conopodium</i>	Scandiceneae	Scandiceae	9	1	1	—
<i>Elaeosticta</i>	Apiaceae	Pyramidoptereae	25	23	1	22
<i>Erigenia</i>	Apiaceae	Erigenieae	1	1	1	—
<i>Geocaryum</i>	Scandiceneae	Scandiceae	13–15	3	3	—
<i>Hellenocarum</i>	Apiaceae	Pyramidoptereae	5	4	3	1
<i>Horstrissea</i>	Apiaceae	?	1	1	1	—
<i>Kozlovia</i>	Scandiceneae	Scandiceae	1	1	1	—
<i>Scaligeria</i>	Apiaceae	Pyramidoptereae	4	3	2	1
<i>Sinocarum</i>	Apiaceae	Acronema Clade	21	4	3	1
<i>Stefanoffia</i>	Apiaceae	?	3	1	1	—

В целом наличие видов, имеющих зародыш с одной развитой семядолей, отмечается для относительно небольшого числа семейств, а именно: Papaveraceae, Ranunculaceae, Portulacaceae, Nymphaeaceae, Lythraceae s.l., Celastraceae, Primulaceae и Lentibulariaceae. Как и у зонтичных, в некоторых других группах двудольных с односемядольными зародышами этот признак также возникал неоднократно, например, у плотоядного рода *Pinguicula* (Lentibulariaceae) (Degtjareva et al., 2006).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 13–04–00648а и № 14–04–31294).

## Список литературы

Дегтярёва Г. В., Клюйков Е. В. Разработка проблемы односемядольности в семействе Зонтичные (Umbelliferae) в ботаническом саду МГУ на примере рода *Vunium* // Вестн. Киевского нац. унив. им. Тараса Шевченко. 2009. Т. 25. С. 53–54.

Захарова Е. А., Клюйков Е. В., Петрова С. Е. Морфолого-анатомические особенности проростков некоторых односемядольных зонтичных в связи с их систематикой // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: Мат. Всероссийской науч. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти выдающегося учёного Леонида Владимировича Бардунова (1932–2008 гг.). Иркутск: Изд-во Института географии им. И. Б. Сочавы СО РАН, 2010. С. 394–396.

Degtjareva G. V., Casper S. J., Hellwig F. H., Schmidt A. R., Sokoloff D. D. Morphology and nrITS phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution // Plant Biology. 2006. Vol. 8. P. 1–13.

Degtjareva G. V., Kljuykov E. V., Samigullin T. H., Valiejo-Roman C. M., Pimenov M. G. ITS phylogeny of Middle Asian geophilic Umbelliferae–Apiaceae genera with comments on their morphology and utility of *psbA-trnH* sequences // Plant Syst. Evol. 2013. Vol. 299. № 5. P. 985–1010.

Downie S. R., Spalik K., Katz-Downie D. S., Reduron J.-P. Major clades within Apiaceae subfamily Apiaceae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences // Plant Div. Evol. 2010. Vol. 128. P. 111–136.

Haccius B. Verbreitung und Ausbildung der Einkeimblättrigkeit bei den Umbeliferen // Österr. Bot. Zschr. 1952. Bd. 99. S. 483–505.

Hegelmaier F. Embryologie von *Carum bulbocastanum* L. // Bot. Zeitung. 1875. Vol. 33. № 1. P. 75.

Kljuykov E. V., Zakharova E. A., Petrova S. E., Tilney P. M. On the unusual structure of the monocotyledonous embryo and seedling of *Acronema commutatum* H. Wolff (Apiaceae) and related species // Plant Div. Evol. 2014. Vol. 131. № 1. P. 53–62.

Sargent E. The origin of the seed-leaf in Monocotyledons // New Phytol. 1902. Vol. 1. P. 107–113.



# СКРЫТОЕ РАЗНООБРАЗИЕ У ПЕЧЁНОЧНИКОВ: КОМПЛЕКСЫ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ ИЛИ ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ?

---

Н. А. Константинова, А. А. Вильнет

В двадцатом веке сложилось представление о том, что мохообразные, в том числе печёночники, имеют очень широкие, в частности, циркумполярные, а нередко — и биполярные ареалы. С другой стороны, разнообразие этой группы изучено ещё очень слабо, и нередко одни и те же виды описывались (и описываются) из разных частей света под разными названиями. Монографических обработок отдельных семейств и родов печёночников для всего мира единицы, и большинство из них базируются преимущественно на данных по одному крупному региону, чаще всего Европе с её наиболее высоким уровнем ботанических исследований. Последняя треть двадцатого и начало двадцать первого столетий ознаменовались бурным исследованием как практически необследованных районов Азии, Африки, Южной Америки, так и мало изученных пространств севера Голарктики, что привело к описанию новых видов и значительному изменению представлений о распространении видов. Накопившийся свежий материал стал вовлекаться в стремительно развивающиеся молекулярно-генетические исследования. В результате была существенно пересмотрена общая система группы. Вслед за этим последовало более детальное изучение отдельных родов и комплексов видов, в которых каждый таксон был представлен по крайней мере несколькими образцами из разных местообитаний и/или отдалённых географических регионов. При этом была обнаружена значительная молекулярно-генетическая вариабельность многих видов.

Проблема «скрытого» разнообразия — одна из ключевых проблем современной систематики вообще и систематики печёночников в частности. Комплексы так называемых видов-двойников, или криптических видов, чётко различающихся на молекулярно-генетическом уровне, но очень слабо различимых или практически не различающихся морфологически, были обнаружены во многих родах печёночников: *Herbertus* Gray (Feldberg et al. 2004), *Metzgeria* Raddi (Fuselier et al.,

2009), *Frullania* (Ramaya et al., 2010), *Porella* (Heinrichs et al., 2011) и др. Образование криптических видов обусловлено замедленными темпами морфологической эволюции по сравнению с генетической. В этом отношении печёночники являются хорошим объектом для изучения, поскольку для них характерны очень медленные темпы морфологической эволюции. Выявление высокого уровня полиморфизма многих видов стимулировало поиск новых морфолого-анатомических признаков, в ходе которого, однако, пока не удалось сколько-нибудь существенно углубить или расширить палитру признаков. Тем не менее, на основе молекулярно-генетических различий и комплексов мельчайших, слабо уловимых морфологических отличий в начале XXI века описано уже несколько десятков новых видов печёночников.

Этот «видодробительный» бум имеет как положительные, так и отрицательные стороны. К положительным относятся постепенное наращивание данных о внутривидовом разнообразии печёночников, попытки выявления дополнительных морфолого-анатомических признаков, уточнение особенностей экологии и распространения видов. Из отрицательных — можно назвать неоправданное повышение до видового уровня популяций с незначительными отклонениями от типа, трудности в разграничении многих вновь описанных видов на морфологическом уровне, запутанность синонимии.

Большинство работ, в которых описываются новые таксоны, основываются на относительно небольших выборках образцов, вовлечённых в молекулярно-генетические исследования. Нередко анализируются далеко не все близкородственные таксоны, поскольку практически во всех исследованиях основу составляют образцы из своего «родного» региона, в то время как другие районы мира представлены единичными образцами. Таким образом, разные части ареала вида чаще всего отражены в анализе крайне неравномерно, что также сказывается на полученных результатах. Нередко в анализ вовлекаются образцы, в определённом смысле «неполноценные», например, в которых отсутствуют спорофиты, выводковые почки и т.д. В отличие от сосудистых растений, которые в коллекциях практически всегда представлены с цветками, а часто и с плодами, спорофиты у печёночников в коллекциях редки. Спорофиты печёночников очень недолговечны (1–2 недели), и собрать их в труднодоступных горных или арктических регионах далеко не всегда возможно. Следует также иметь в виду, что подавляющее большинство

печёночников (до 70% на севере Голарктики) — это двудомные виды, причём иногда в регионе представлены только женские или только мужские растения. Есть виды, у которых до сих пор не известны спорофиты, поэтому изучить спорофиты и сопоставить их особенности с топологией полученных деревьев часто не представляется возможным. Всё это сильно затрудняет интерпретацию результатов молекулярно-генетических исследований.

Несмотря на определённые успехи, мы находимся «в начале пути». И ответа на поставленный в заголовке вопрос у нас пока нет.

# РЕЗУЛЬТАТЫ МИКРОСАТЕЛЛИТНОГО АНАЛИЗА ПЕРИСТЫХ КОВЫЛЕЙ ИЗ ГРУППЫ РОДСТВА *STIPA DASYPHYLLA* ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

---

Ю. О. Копылов-Гуськов, М. М. Белоконь

Перистые ковыли (род *Stipa* L.) секции *Stipa* представляют собой классическую «сложную таксономическую группу». Среди исследователей до сих пор нет единого мнения о её системе (Цвелёв, 2005; Vázquez, Gutiérrez, 2011; Gonzalo et al., 2013). Отчасти это связано с тем, что все предложенные системы ковылей строятся на морфологических признаках, отчасти — из-за часто возникающей путаницы в названиях (пример такой путаницы с названием *Stipa pennata* приведён в работе Н. Н. Цвелёва (1986)).

Попытки применить молекулярно-генетические методы исследования в систематике ковылей начали предприниматься лишь недавно. Однако на настоящий момент секвенирование ядерной и хлоропластной ДНК позволило чётко установить взаимоотношения внутри рода на уровне секций, но не видов (Romaschenko et al., 2010; Namasha et al., 2012), что может быть связано с интенсивными процессами видообразования внутри секций.

В отличие от анализа первичной структуры ДНК, методы AFLP и SSR, применяемые в микроэволюционных исследованиях, показали свою эффективность именно на внутрисекционном уровне (Liu et al., 2011; Durka et al., 2013). Однако из-за сложности подобных работ виды, ареал которых не выходит или незначительно выходит из границ бывшего СССР, в подобных работах почти не представлены.

Цель настоящей работы — выявить взаимосвязи перистых ковылей из группы *Stipa dasyphylla* на территории Европейской России на основе микросателлитного анализа (SSR).

Для SSR анализа были взяты по три популяции *Stipa dasyphylla* Trautv. (запад Ростовской области, Центрально-Чернозёмный заповедник, Оренбургский заповедник), *Stipa ucrainica* P. Smirn. (запад Ростовской области, заповедник Ростовский, Центрально-Чернозёмный заповедник), *Stipa zalesskii* Wilensky (запад Ростовской области, Центрально-Чернозёмный заповедник, Оренбургский заповедник), одна

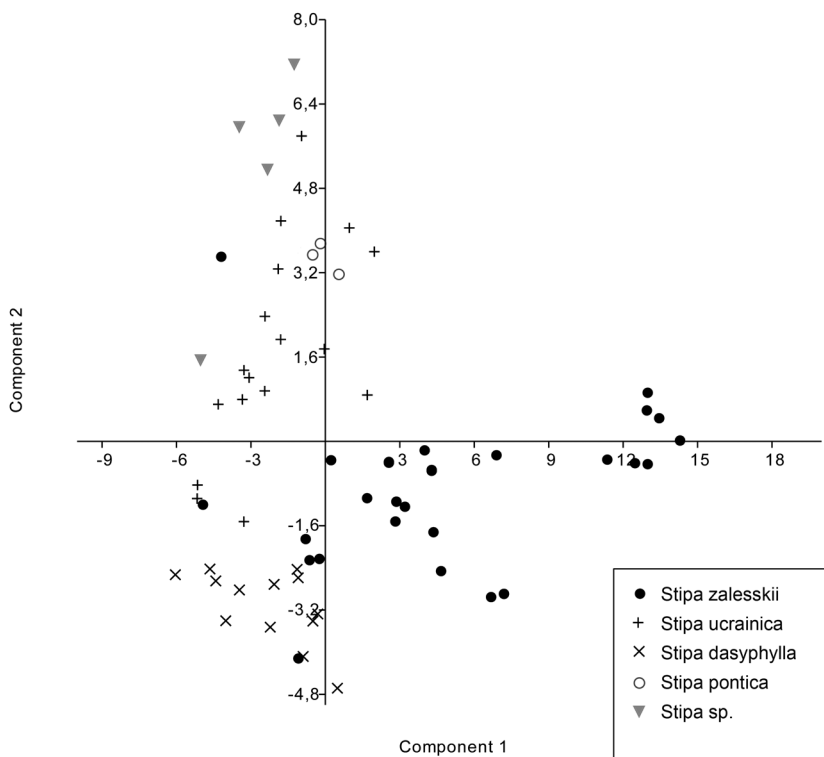
популяция *Stipa pontica* P. Smirn. (урочище Утриш) и одна популяция неясной видовой принадлежности с запада Ростовской области. Последняя из перечисленных популяций по морфологическим признакам сходна со *Stipa pontica*, но достоверных сведений о произрастании этого вида в Ростовской области нет. Общий объём выборки составил 113 образцов.

Выделение ДНК проводили с помощью набора Nucleospin Plant II (Macherey-Nagel) и методом СТАВ. Так как специально для изучаемых видов не разработано праймеров для SSR-анализа, то были взяты праймеры для локусов *Stipa purpurea* Griseb. SP90, SP152, SP182, SP185, SP199, SP202, SP207, SP419, SP441, SP462, SP475 (подробные характеристики и программу ПЦР см. Liu et al., 2011) и для локусов *Achnatherum sibiricum* (L.) B. S. Sun et J. Qian Asi002, Asi024, Asi026, Asi043, Asi048, Asi061, Asi070 (подробные характеристики и программу ПЦР см. Chen et al., 2008). Для приготовления реакционной смеси были использованы наборы GenePak® PCR Core (ООО «Лаборатория Изоген»). Амплифицированные фрагменты разделяли электрофоретически в 6% ПААГ с окраской бромистым этидием, визуализировали в ультрафиолетовом свете с помощью трансиллюминатора. В качестве маркера длины использовали ДНК плазмиды rBR322, обработанную рестриктазой *HpaII*. Определение длин искомых фрагментов проводили в программе Photo-Capt путем сравнения с маркером. Обработку полученных данных проводили в программе GenAEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006).

По итогам тестирования праймеров было отобрано 5 пар, дающих чёткие полиморфные фрагменты. Это — SP152, SP185, SP419, Asi024, Asi061.

Обработка в программе GenAEx (вычисление сходства образцов между собой и апостериорное переопределение образцов) показала, что образцы формируют облако примерно треугольной формы, «углы» которого занимают *Stipa zalesskii*, *Stipa ucrainica* и *Stipa dasyphylla* (рисунок).

Три образца *Stipa pontica* попали в границы облака *Stipa ucrainica*, но, несмотря на это, программа переопределила только один из них. Наибольшее генетическое разнообразие наблюдается у *Stipa zalesskii*, наименьшее — у *Stipa dasyphylla* (*Stipa pontica* ввиду крайне малой выборки в расчёт не принят), что согласуется с выдержанными морфологическими признаками последнего.



**Рис. Распределение образцов четырёх видов ковылей на плоскости. Метод главных компонент;**  
по результатам обработки в программе GenAlEx

Согласно вычислениям, из 106 предварительно определённых образцов 97 согласуются с результатами микросателлитного анализа, что говорит о высокой эффективности используемых в определительных ключах морфологических признаков, в основном вегетативной сферы.

Все восемь образцов из популяции с неясной видовой принадлежностью были отнесены программой к группе *Stipa ucrainica*, таким образом, находка в Ростовской области изолированной популяции *Stipa pontica* на данном этапе не подтверждается.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-04-01094.

## Список литературы

- Цвелёв Н. Н. О ковылях (*Stipa* L., Gramineae) Украины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 1. С. 116–123.
- Цвелёв Н. Н. Poaceae Barnhart (Gramineae Juss.) // Тахтаджян А. Л. (ред.). Конспект флоры Кавказа. Т. 2. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 2006. С. 248–378.
- Chen N., Yang Y., Li C.-J., Nan Z.-B. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci in *Achnatherum sibiricum* (Poaceae) // Conserv. Genet. 2008. Vol. 9. P. 1699–1701.
- Durka W., Nossol C., Welk E., Ruprecht E., Wagner V., Wesche K., Hensen I. Extreme genetic depauperation and differentiation of both populations and species in Eurasian feather grasses (*Stipa*) // Plant Syst. Evol. 2013. Vol. 299. P. 259–269.
- Gonzalo R., Aedo C., García M. A. Taxonomic revision of the Eurasian *Stipa* subsections *Stipa* and *Tirsae* (Poaceae) // Syst. Bot. 2013. Vol. 38. № 2. P. 344–378.
- Hamasha H. R., von Hagen K. B., Röser M. *Stipa* (Poaceae) and allies in the Old World: molecular phylogenetics realigns genus circumscription and gives evidence on the origin of American and Australian lineages // Plant Syst. Evol. 2012. Vol. 298. № 2. P. 351–367.
- Liu W., Liao H., Zhou Y., Zhao Y., Song Z. Microsatellite primers in *Stipa purpurea* (Poaceae), a dominant species of the steppe on the Qinghai–Tibetan Plateau // Amer. J. Bot. 2011. Vol. 98. № 6. P. 150–151.
- Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx V6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. 2006. Vol. 6. № 1. P. 288–295.
- Romaschenko K., Peterson P. M., Soreng R. J., Garcia-Jacas N., Futorna O., Susanna A. Phylogenetics of Stipeae (Poaceae, Pooideae) based on plastid and nuclear DNA sequences // Barford A. S., Davis J. I., Petersen G., Seberg O. (Eds.). Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons. Aarhus: Aarhus Univ. Press, 2010. P. 511–537.
- Vázquez F. M., Gutiérrez M. Classification of species of *Stipa* with awns having plumose distal segments // Telopea. 2011. Vol. 13. № 1–2. P. 155–176.

Структурная эволюция плода в тех группах цветковых растений, в которых односемянность стала фиксированным признаком, например, Asteraceae, Cyperaceae, Poaceae, Moraceae, Urticaceae и др. не является достаточно полно изученной. Вместе с тем, заслуживает внимания тот факт, что односемянный плод представляет собой конечную стадию одной из общих эволюционных тенденций в развитии плода, он обладает рядом преимуществ по сравнению с другими типами плодов (Василевская, Меликян, 1982). Как отметил Zohary (1950), проследивание дальнейшей карпологической эволюции в этих группах может дать интересные результаты. Этим и другими авторами выяснено, что появление во многих группах цветковых растений односемянных плодов сопровождается их дальнейшими сходными морфологическими преобразованиями: объединением в плотные соплодия (агрегаты), представляющие морфофункциональное целое, дифференциацией плодов в пределах соплодий (гетерокарпия) и редукцией их числа до одного, объединением моно- или олигомерных плотных соплодий во вторичные агрегаты. Общей чертой является также всё большее участие в формировании плодов экстракарпеллярных органов — элементов цветка и соцветия (Stebbins, 1970; Roth, 1977; Меликян, 1981; Pijl, 1982; Takhtajan, 1991).

Проведённые нами исследования показали, что особый интерес для выяснения закономерностей эволюционных преобразований плода представляют собой те семейства, в которых можно наблюдать переход этого типа плода в новую категорию: из системы «плод-семя» (Меликян, 1981) он трансформируется в систему «соцветие- (цветок) -плод-семя». Во вновь образующихся плодах, снабжённых дополнительным покровом, происходит перераспределение функций защиты зародыша и диссеминации между разными покровами семени и частичный перенос функций на вторичный покров. У представителей семейства Urticaceae (Кравцова, 2001, 2003, 2009) и изученных нами некоторых Asteraceae, в частности, рода *Corymbium* (Кравцова, 2014),



отношения между первичным и вторичным покровами складываются по типу комплексирования (Мамкаев, 1991; и др.). При этом в пределах семейства можно наблюдать повторяемость на разной морфологической основе, у неполностью гомологичных плодов, сходно дифференцированных тканей покровов семени. Комплекс этих тканей представляет собой один из широко распространённых в каждом семействе типов гистологической организации перикарпия (Urticaceae) или комплекса тканей перикарпия и семенной кожуры (Asteraceae). Повторяющийся тип тканевой и клеточной структуры является, по-видимому, высоко адаптивным для этих семейств. В сем. Urticaceae, например, часто повторяются два типа строения перикарпия — один соответствует перикарпию *Urtica*, со слизесодержащим экзокарпием и склеренхимным эндокарпием, другой — перикарпию некоторых *Dendrocnide* со слизевыми клетками и полостями в мезокарпии. У *Corymbium* имеется сходство всей стенки обёрнутого плода с перикарпием семянки многих видов *Vernonia* и *Elephantopus*: общим является наличие широкой непрерывной периферической склеренхимной зоны из толсто-стенных, продольно ориентированных волокон, которая развивается либо в мезофилле брактеей обёртки (*Corymbium*), либо в наружной зоне стенки завязи (вернониевые), и внутренней паренхимной зоны, сформированной перикарпием совместно с семенной кожурой (*Corymbium*) или только семенной кожурой (вернониевые).

Обнаруженное явление повторяемости на разной морфологической основе в пределах семейства одного типа структуры покровов семени является, по-видимому, ещё одной общей закономерностью эволюции односеменных плодов (по крайней мере, для некоторых семейств). Многократную повторяемость в эволюции разных групп животных одной и той же (в каждой группе своей) морфологической особенности Л. П. Татаринов (1987) относит к неясным аспектам филогенетических параллелизмов.

Происхождение плодолистика остаётся одним из самых важных нерешённых вопросов в изучении происхождения покрытосеменных растений (Friis et al., 2011). Обнаруженная нами закономерность в трансформации односеменных плодов представляет интерес в связи с предположением L. Stebbins (1970) о том, что сходные с наблюдаемыми в эволюции семени и плода цветковых растений циклы переноса функции произошли и у предков покрытосеменных растений, что затрагивает купулу некоторых семенных папоротников. Полученные

результаты позволяют предположить, что покров новой диаспоры цветковых растений — первого плода, мог представлять собой комплекс тканей, сходно дифференцированных с семенной кожурой предковой группы, и тем самым облегчить её поиск. Это подразумевает, что первые плоды были невскрывающимися. Таково мнение и других специалистов (например, Василевская, Меликян, 1982). Этот вопрос — о наличии вскрывания у первых плодов — в настоящее время является предметом дискуссии (см., например, Sokoloff et al., 2013). Нужно иметь в виду, что вскрывание плодов может быть весьма специфичным и не укладываться в рамки существующих до сих пор представлений. Так, у некоторых *Hydatella* (из секции *Hamannia*) вскрывшийся и отделившийся от материнского растения односеменной апокарпный плод очень напоминает невскрывшийся, так как отделяются только узкие рёбра перикарпия, а три равные створки остаются плотно соединёнными с семенем (Sokoloff et al., 2008, 2013).

**О РАЗНООБРАЗИИ ГАПЛОТИПОВ УЧАСТКА  
trnL-trnF хпДНК В ГРУППЕ *LOTUS CORNICULATUS* L.  
(СЕКЦИЯ *LOTUS* РОДА *LOTUS* L.)  
И ИХ ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ**

---

Т. Е. Крамина, И. А. Шанцер

Секция *Lotus* рода *Lotus* L. включает четыре видовых группы: 1) сложную в таксономическом отношении группу *Lotus corniculatus*, 2) группу *Lotus angustissimus*, 3) группу *Lotus uliginosus* и 4) группу *Lotus parviflorus*. Последовательность участка хлоропластной ДНК *trnL-trnF* изучена у 57 образцов секции. Большинство изученных образцов относится к семи видам комплекса *Lotus corniculatus*, из которых *L. tenuis*, *L. corniculatus*, *L. ×ucrainicus*, *L. stepposus* и *L. borbasii* имеют преимущественно европейское, а *L. frondosus* и *L. krylovii* — преимущественно азиатское распространение. Материал собран в 23 локальных популяциях на территории России, Украины, Венгрии, Казахстана и Туркмении, три выборки получены из гербариев ALTB и ВР. Два образца *L. angustissimus* и один образец *L. uliginosus* выбраны в качестве внешней группы. Длина выравнивания составила 812 п.о. Общее число варьирующих сайтов 64. Среди них преобладают мононуклеотидные замены (24) и мононуклеотидные индели (5). Отмечена одна инверсия GC–CG и четыре длинных инделя (6, 14, 4 и 10 нуклеотидов), по которым виды внешней группы *L. angustissimus* и *L. uliginosus* отличаются от всех образцов комплекса *Lotus corniculatus*. У *L. angustissimus* и *L. uliginosus* имеются вставки по 4, 6 и 10 нуклеотидов и делеция в 14 нуклеотидов, при этом в 10-нуклеотидном инделе у *L. uliginosus* произошла одна мононуклеотидная замена по сравнению с *L. angustissimus*.

Исследование участка *trnL-trnF* показало, что изученные последовательности относятся к 18 гаплотипам, обозначенным буквами от А до R. Анализ в программе TCS выявил две отдельные сети гаплотипов (таблица). Первую из них составили гаплотипы от А до Р, характерные для группы *Lotus corniculatus*. А — самый широко распространённый гаплотип. Он встречается у *L. tenuis*, *L. corniculatus*, *L. ×ucrainicus* и *L. borbasii*. Гаплотипы В, С, D, Е характерны для *L. stepposus*, а два из них

(С и D) отмечены также у *L. ×ucrainicus*. G встречается только у *L. ×ucrainicus* (в одной популяции). Кроме того, у этого вида отмечены гаплотипы F, H и I, которые он делит с *L. frondosus* (F) и *L. corniculatus* (H и I). Гаплотипы K и L отмечены только у *L. frondosus*. Гаплотипы M и N представлены только у *L. krylovii* и одного образца *L. frondosus* (гаплотип M). Близкие к A гаплотипы O и P характерны для *L. borbasii* и *L. corniculatus*, соответственно. Уникальные гаплотипы, обнаруженные у *L. angustissimus* (Q) и *L. uliginosus* (R), ввиду их значительных отличий (более 10 замен) от всех гаплотипов группы *Lotus corniculatus*, образуют отдельную сеть, различаясь между собой семью мутациями.

Таблица

**Таксономическое распределение гаплотипов *trnL-trnF***  
(серым цветом фона выделены гаплотипы, отмеченные только у одного вида, а скобками — преобладающий гаплотип вида)

Гаплотипы	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	
Группа <i>Lotus corniculatus</i>																			
<i>L. krylovii</i>													(+)	+					
<i>L. frondosus</i>						+					(+)	+	+						
<i>L. tenuis</i>	(+)																		
<i>L. stepposus</i>		(+)	+	+	+														
<i>L. ×ucrainicus</i>	(+)		+	+		+	+	+	+										
<i>L. corniculatus</i>	(+)							+	+	+							+		
<i>L. borbasii</i>	(+)														+				
Внешняя группа																			
<i>L. angustissimus</i>																		(+)	
<i>L. uliginosus</i>																			+

Таким образом, наибольшее число гаплотипов представлено у широкоареального тетраплоидного вида *L. corniculatus* (5) и преимущественно тетраплоидного вида гибридной природы *L. ×ucrainicus* (7). У диплоидных видов выявленных гаплотипов меньше: у *L. frondosus* и *L. stepposus* по 4 гаплотипа, у *L. krylovii* и *L. borbasii* — по 2, у двух весьма далёких популяций *L. tenuis* из Венгрии и Херсонской области Украины — всего один общий гаплотип. Интересно отметить, что у *L. stepposus* и *L. corniculatus* не выявлено общих гаплотипов, хотя каждый из них имеет общие гаплотипы с *L. ×ucrainicus*. Вид *L. stepposus*, согласно результатам нашего исследования, полифилетичен по материнской линии.

У каждого из изученных видов комплекса *Lotus corniculatus* обнаружены уникальные гаплотипы, встречающиеся только у этого вида, однако ими изменчивость ни одного вида не ограничена. Каждый из них имеет также гаплотипы, которые он разделяет с одним или несколькими другими видами. Отметим, что такие разделённые гаплотипы встречаются чаще, чем уникальные, за исключением гаплотипа В, выявленного у большого числа образцов *L. stepposus* из трёх популяций, распространённых в Донецкой и Волгоградской областях. Преобладание разделённого гаплотипа К у *L. frondosus* незначительно и отмечено только в одной популяции.

Согласно мнению Schmidt-Lebuhn et al. (2012), наличие общих внутренних гаплотипов у двух таксонов низкого ранга свидетельствует об остатках исходного полиморфизма и неполной сортировке линий, тогда как общие концевые гаплотипы скорее говорят о недавней гибридизации и интрогрессии. На межвидовую интрогрессию может указывать и присутствие гаплотипов чужого вида в зоне симпатрии (Абрамсон, 2007). Рассматривая общие гаплотипы в сети группы *Lotus corniculatus*, можно сделать следующие предположения. Общие для *L. stepposus* и *L. ×ucrainicus* гаплотипы С и D являются концевыми в сети и находятся в зоне симпатрии, что свидетельствует в пользу недавней гибридизации этих видов. *L. ×ucrainicus* и *L. corniculatus* имеют общие гаплотипы А, Н (внутренние) и I (концевой), что может свидетельствовать как об остатках древнего полиморфизма, так и о недавней интрогрессии. Интерпретация общего внутреннего гаплотипа F у *L. frondosus* и *L. ×ucrainicus* затруднена, поскольку он отмечен в зоне симпатрии, но является внутренним. *L. krylovii* и *L. frondosus* имеют общий внутренний гаплотип М, а несущие его популяции географически сильно удалены (ближайшая к туркменской популяции *L. frondosus* популяция *L. krylovii* произрастает в Западном Казахстане, на расстоянии более 1000 км), что может говорить о неполной сортировке линий, т.е. остатках исходного полиморфизма. Однако ввиду того, что ветви сети весьма короткие, различить две описанные эволюционные ситуации достаточно сложно, поэтому необходимо увеличить протяжённость исследуемого участка ДНК, а также подключить ядерный генетический материал.

Анализируя географическое распределение гаплотипов, можно отметить, что наиболее широко распространён гаплотип А, встречающийся в Центральной Европе, по всей Украине, в Среднем и Нижнем

Поволжье и чернозёмной полосе Европейской России. От него могли возникнуть близкие к нему гаплотипы, распространившиеся в разных направлениях: по Юго-Востоку Украины (B, D, E, H), Нижнему Поволжью (B, C, F, G), центрально-чернозёмным областям России (C), Западной Украине (P) и Центральной Европе (O). Гаплотипы F и H в свою очередь послужили центрами формирования дальнейшего гаплотипического разнообразия. Гаплотип F из Нижнего Поволжья дал производные гаплотипы L, распространённый в том же регионе, и M, встречающийся от Западного Казахстана и Туркмении до Южной Сибири. От последнего произошёл близкий гаплотип N, отмеченный на Алтае. Другой ключевой гаплотип в сети — гаплотип H из Юго-Восточной Украины — дал производные гаплотипы C и J, распространившиеся по югу Европейской России, а также через гипотетические промежуточные гаплотипы мог передать генетический материал гаплотипам K и L в Нижнем Поволжье. В целом можно сказать, что наибольшее разнообразие гаплотипов отмечено на Юго-Востоке Украины (6 гаплотипов) и в Нижнем Поволжье (7 гаплотипов). Возможно, это следствие большей изученности этих территорий авторами данного исследования, однако нельзя исключить и особого биогеографического положения этих регионов, находящихся в русле восточно-западных миграционных путей. Часто именно на этих территориях наблюдается граница между ареалами европейских и азиатских видов.

На основании морфолого-географических исследований рода *Lotus* и полученных ранее результатов молекулярно-филогенетического анализа по последовательностям участка ядерной рибосомальной ДНК ITS1–2 (Degtjareva et al., 2006, 2008) и участков хп ДНК *psbA-trnH* и *rps16* (неопубликованные данные) можно предположить, что секция *Lotus*, как и большинство других секций этого рода, берёт своё начало в Средиземноморье. В этом регионе встречаются представители всех четырёх видовых групп секции *Lotus*, но лишь группа *Lotus corniculatus* распространилась столь далеко на север и восток Евразии (доходит до Кольского полуострова на севере и до Китая и Японии на востоке). В сочетании с данными молекулярной филогении это может свидетельствовать об эволюционной продвинутости и относительной молодости этой группы или по крайней мере части её представителей по сравнению с другими членами секции *Lotus*. Учитывая вышесказанное, анализ варьирования участка *trnL-trnF* позволяет скорее предположить, что при формировании комплекса *Lotus corniculatus*

произошла утрата трёх участков ДНК (4, 6 и 10 нуклеотидов) и вставка участка в 14 нуклеотидов. Этот видовой комплекс отделился от гипотетического общего предка раньше, чем произошло разделение групп *Lotus angustissimus* и *Lotus uliginosus*. На дальнейшую эволюцию группы *Lotus corniculatus* оказали влияние как постепенное расселение на север и восток, так и происходящие между отдельными линиями процессы гибридизации.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-04-01094-а.

# ИЗУЧЕНИЕ МЕТОДОМ СЕКВЕНИРОВАНИЯ ВТОРОГО ПОКОЛЕНИЯ (454) РАЗНООБРАЗИЯ И ЭВОЛЮЦИИ ГЕНОВ, КОДИРУЮЩИХ ИНГИБИТОРЫ ПРОТЕИНАЗ СЕМЕЙСТВА PIN2 (I20) В РАСТЕНИЯХ СЕМ. SOLANACEAE

---

А. А. Криницына, М. С. Беленикин, Н. В. Мельникова,  
А. А. Дмитриев, А. А. Снежкина, А. Ф. Садритдинова,  
Г. С. Краснов, И. В. Шмыгля, А. С. Сперанская

Гены *Pin-II* кодируют ингибиторы протеиназ семейства I20 (по MEROPS), которые способны ингибировать действие сериновых протеиназ, таких как субтилизин, химотрипсин, эластазу, трипсин и оризин (Beekwilder et al., 2000). Они участвуют в защитном ответе растения при вирусной инфекции, а также способны ингибировать пищеварительные ферменты некоторых насекомых-вредителей (Dunse et al., 2010; Hartl et al., 2010, 2011). Размер кодирующей области генов *Pin-II* у картофеля составляет 579 п.н. Она, как правило, включает два экзона, разделённых интроном I типа (109–117 п.н.). Первый экзон кодирует N-концевую часть сигнального пептида (12–17 а.к. остатков). Второй экзон кодирует оставшуюся часть сигнального пептида (7–12 а.к. остатков) и зрелый полипептид, который может содержать до 8 повторяющихся последовательностей, т.н. IP или RU повторы (Sanchez-Serrano et al., 1986; Barta et al., 2002; Xie, Wu, 2002).

Гены, кодирующие эти белки, найдены в геномах растений различных семейств, но изучены преимущественно в растениях сем. Solanaceae. В геноме паслёновых содержатся множественные копии генов *Pin-II*, возникшие в результате дупликации предковых последовательностей (Barta et al., 2002). В процессе эволюции растений сем. *Solanaceae* дупликация *Pin-II*, возможно, проходила независимо несколько раз. Точное число копий этих генов в геномах дикорастущих растений семейства паслёновых, также как и в различных сортах культивируемых видов (картофеля, томата), неизвестно.

В данной работе ставилась задача провести сравнительный анализ последовательностей генов *Pin-II* из ранее не изученных в этом плане растений семейства паслёновых с целью реконструкции их эволюции.



Изучены виды *S. berthaultii*, *S. tarjense*, *S. chacoense*, *S. spegazzinii*, *S. hirsutum*, *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, *S. dulcamara* (две популяции), *Physalis ixocarpa* и *P. alkekengi*. Помимо этого было проведено определение последовательностей этих генов в геноме *S. tuberosum* девяти различных сортов.

Участки генов *Pin-II* длиной 750 п.н. были получены в результате двустадийной ПЦР. Продукт первой стадии представлял собой фрагменты генов, полученные с использованием вырожденных праймеров, содержащих последовательности gg (c/a) (c/t) gtcaca (g/a) (g/c) aagta (Forvard) либо gg (g/c) caat (c/t) cagaagatgg (a/g) caa (Revers), фланкированные адаптерами. Вторая стадия проводилась с использованием содержащих адаптерные участки баркодированных праймеров для секвенирования на приборе GS Junior (454, Roche). Пробоподготовка осуществлялась согласно протоколу для секвенирования ампликонов Lib-A. Для обработки и последующего анализа полученных данных было использовано разработанное нами ранее приложение Allele Builder, оптимизированное для обработки данных секвенирования на платформе 454 ампликонов, длина которых превышает стандартную в 1,5 раза.

В результате было установлено, что в геномах изученных видов число аллельных вариантов *Pin-II* колеблется от 2 до 6, при этом в геноме культурного картофеля их число может достигать 9 (табл.).

Таблица

**Число аллельных вариантов *pin-II* в геномах различных представителей семейства Solanaceae**

Вид	Число аллелей	Вид	Число аллелей
<i>S. tuberosum</i> сорт «Удача»	5	<i>S. lycopersicum</i> var. <i>cerasiforme</i>	3
<i>S. tuberosum</i> сорт «Елизавета»	7	<i>S. hirsutum</i>	3
<i>S. tuberosum</i> сорт «Дезире»	6	<i>S. tarjense</i>	4
<i>S. tuberosum</i> сорт «Сатурна» R1	4	<i>S. spegazzinii</i>	3
<i>S. tuberosum</i> сорт «Никулинский»	9	<i>S. chacoense</i>	5
<i>S. tuberosum</i> сорт «Луговской»	6	<i>S. berthaultii</i>	6
<i>S. tuberosum</i> сорт «Юбилей Жукова»	5	<i>S. dulcamara</i>	3
<i>S. tuberosum</i> сорт «Адретта»	4	<i>Physalis alkekengi</i>	4
<i>S. tuberosum</i> сорт «Sargo Mira»	3	<i>Physalis ixocarpa</i>	2

Филогенетический анализ (метод Maximum Likelihood, bootstrap 1000) последовательностей *Pin-II* был проведён при помощи пакета программ MEGA 6. Помимо установленных в настоящей работе последовательностей *Pin-II*, для филогенетического анализа использовались также известные *Pin-II* из других, ранее изученных видов *Solanaceae*.

Можно утверждать, что у ряда видов *Solanaceae* имеется набор видоспецифичных аллелей *Pin-II*, а именно у видов рода *Physalis*, *Capsicum*, *Nicotiana tabacum*, а также у некоторых видов рода *Solanum*: *S. nigrum*, *S. americanum* и *S. dulcamara*. Подобная видоспецифичность аллелей *Pin II* согласуется с положением изученных видов внутри семейства. В частности, высокое внутривидовое сходство аллелей *Pin-II* было установлено в растениях *S. dulcamara* из двух территориально удалённых популяций (Архангельская область сбор 1973 года и Латвия, 1988 г.), что говорит в пользу обособленности секции *Dulcamara* от других секций подрода *Potatoë* (Poczai et al., 2008). Высокое сходство последовательностей *Pin-II* из *S. nigrum* и *S. americanum* соответствует представлениям о филогенетической близости этих двух видов (van Biljon et al., 2010).

В то же время, в культивируемых видах *S. lycopersicum*, *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, *S. hirsutum* наблюдается высокая межвидовая гомология между генами *Pin-II*. Близкие к этим же аллельным вариантам последовательности найдены также в *S. penelii* и двух сортах культурного картофеля (Russer Burbank и Arran Banner).

Установлено, что у культурного картофеля так же, как у близкородственных дикорастущих южноамериканских видов, использовавшихся в процессе создания культурных сортов, гены *Pin-II* представлены общим набором аллелей. Например, в геноме картофеля сорта «Адретта» найден аллельный вариант, обнаруженный в *S. chacoense*, *S. tarijense* и *S. spegazzinii*; в сорте «Удача» — аллельный вариант, близкий к найденным в *S. chacoense* и *S. berthaultii*.

Установлены аллельные варианты *Pin-II*, характерные именно для культурного картофеля различных сортов. Первый обнаружен у картофеля сортов Адретта, Елизавета, Удача, Юбилей Жукова, Сатурна, Sargo Mira, а также в *S. berthaultii* и *S. chacoense*. Второй — в сортах Луговской, Адретта, Дезире, Елизавета и Никулинский. Третий — во всех сортах за исключением сорта Удача. Такое распределение аллельных вариантов генов *pin-II* может быть связано с тем, что многие

виды секции *Potatoë* способны скрещиваться между собой (Spooner, Salas, 2006), что активно используется, например, для получения новых сортов культурного картофеля.

## Список литературы

Barta E., Pintar A., Pongor S. Repeats with variations: accelerated evolution of the Pin2 family of proteinase inhibitors // *TRENDS in Genetics*. 2002. Vol. 18. № 12. P. 600–603.

Beekwilder J., Schipper B., Bakker P., Bosch D., Jongma M. Characterization of potato proteinase inhibitor II reactive site mutants // *Eur. J. Biochem*. 2000. Vol. 267. P. 1975–1984.

Dunse K. M., Kaas Q., Guarino R. F., Barton P. A., Craik D. J., Anderson M. A. Molecular basis for the resistance of an insect chymotrypsin to a potato type II proteinase inhibitor // *PNAS*. 2010. Vol. 107. № 34. P. 15016–15021.

Hartl M., Giri A. P., Kaur H., Baldwin I. T. Serine protease inhibitors specifically defend *Solanum nigrum* against generalist herbivores but do not influence plant growth and development // *The Plant Cell*. 2010. Vol. 22. P. 4158–4175.

Hartl M., Giri A. P., Kaur H., Baldwin I. T. The multiple functions of plant serine protease inhibitors. Defense against herbivores and beyond // *Plant Sign. Behav*. 2011. Vol. 6. № 7. P. 1009–1011.

Poczai P., Teller J., Szabo I. Analysis of phylogenetic relationships in the genus *Solanum* (Solanaceae) as revealed by RAPD markers // *Plant Syst. Evol*. 2008. Vol. 257. P. 59–67.

Sanchez-Serrano J., Schmidt R., Schell J., Willmitzer L. Nucleotide sequence of proteinase inhibitor II encoding cDNA of potato (*Solanum tuberosum*) and its mode of expression // *Mol. Gen. Genet*. 1986. Vol. 203. P. 15–20.

Spooner D. M., Salas A. Structure, biosystematics and genetic resources // Gopal J., Khurana S. M. P. (Eds.) *Handbook of Potato: Production, improvement and postharvest management*. New York: The Haworth Press, 2006. P. 1–39.

van Biljon A., Labuschagne M., Koen E. Microsatellite-based assessment of five *Solanum nigrum* complex species and their progeny // *Acta Agric. Scandinavica*. Section B — Soil & Plant Science. 2010. Vol. 60. № 6. P. 494–499.

Xie X., Wu N. Isolation of tomato proteinase inhibitor II gene and the function of its intron // *Chinese Sci. Bull*. 2002. Vol. 47. № 10. P. 830–833.

В последнее десятилетие исследования мхов с помощью методов молекулярной филогенетики дали возможность проверять гипотезы о систематической принадлежности и статусе таксонов. Мхи — мелкие растения, и их морфологические признаки сложнее для изучения и менее многочисленны, чем у сосудистых растений. Таким образом, во многих случаях отсекаемые последовательности ДНК послужили серьёзным подспорьем в работе таксономистов-бриологов.

При подготовке «Флоры мхов России» такой анализ ДНК был проведён за последнее время для 20 родов, и подводимые здесь предварительные итоги могут проиллюстрировать и основные тенденции, и «типичные» ситуации, а также общее разнообразие случаев, которые встретились в процессе работы.

Флора мхов России в настоящее время (2014 г.) включает 1264 вида. В течение последних десяти лет её состав обогащался примерно на 10 видов в год (за счёт работ бриологов по всей стране).

Во флоре 270 родов, из которых около 90 являются монотипными или представлены в России единственным видом и не имеют близких видов в сопредельных регионах, так что актуальность дополнительного исследования таких родов невелика. Из оставшихся 180 родов примерно половина имеет репутацию включающих только «хорошие виды», во всяком случае, они не требуют срочного углублённого изучения с привлечением молекулярных методов.

Таким образом, около 90 родов можно считать «критическими» или, точнее, содержащими отдельные «критические» комплексы видов. Из них в той или иной мере нами были изучены 20, при изучении ещё пяти родов другими исследователями был использован богатый материал с территории России, так что ряд проблем был решён и в них. Вместе с тем, сразу же следует отметить, что выборки зарубежных авторов редко покрывают территорию России с удовлетворительной подробностью и помогают решить насущные проблемы таксономии на видовом уровне.

В настоящей статье мы опустим примеры решения проблем систематики на уровне родов и семейств и обсудим только баланс числа видов.

Таблица

**Изменение числа видов в некоторых родах мхов во флоре России в результате применения методов молекулярной систематики**

Род	Число видов до и после изучения ДНК		Ссылка
	до	после	
<i>Limnohypnum</i>	0	1	Ignatov et al. (2014)
<i>Pseudosymblepharis</i>	0	1	Ignatova et al. (2012)
<i>Bardunovia</i>	1	0	Ignatov, Kuznetsova (2011)
<i>Mamillariella</i>	1	0	Ignatova et al. (2010)
<i>Jaffueliobryum</i>	1	1	Кузнецова, Игнатов (неопубл.)
<i>Rhytidiadelphus p.p.</i>	1	1	Czernyadjeva et al. (2010)
<i>Thuidium p.p.</i>	1	2	Czernyadjeva et al. (2006)
<i>Myuroclada</i>	1	2	Li et al. (2014)
<i>Platydictya</i>	1	2	Ignatov, Kuznetsova (2011)
<i>Podperaea</i>	1	2	Ignatov, Milyutina (2011)
<i>Oxystegus</i>	1	2	Ignatova et al. (2012)
<i>Scouleria</i>	1	2	Carter et al. (2014)
<i>Fissidens p.p.</i>	1	3	Малашкина (неопубл.)
<i>Leptopterigynandrum</i>	1	6	Ignatov et al. (2012)
<i>Scouleria</i>	1	2	Carter et al. (2014)
<i>Leskea</i>	2	1?	Кузнецова, Игнатов (неопубл.)
<i>Hydrogonium</i>	2	3	Ignatova et al. (2013)
<i>Encalypta p.p.</i>	2	4	Fedosov (2012)
<i>Coscinodon</i>	2	4	Ignatova et al. (2008)
<i>Lindbergia</i>	2	4	Ignatova et al. (2010)
<i>Syntrichia p.p.</i>	2	4	Afonina et al. (2014)
<i>Oligotrichum</i>	4	4	Ivanova et al. (2005)
<i>Polytrichastrum</i>	4	7	Ivanova et al. (2014)
<i>Bryoerythrophyllum</i>	6	10	Fedosov, Ignatova (2008)
<i>Philonotis</i>	11	14	Koponen et al. (2012)
<i>Sciuro-hypnum</i>	13	15	Ignatov, Milyutina (2007)
<i>Brachythecium</i>	20	26	Ignatov et al. (2008); Ignatov, Milyutina (2010)
<i>Dicranum p.p.</i>	29	34	Ignatova, Fedosov (2008); Tubanova et al. (2010); Tubanova, Ignatova (2011)
<i>Schistidium</i>	45	52	Ignatova et al. (2010)
Всего	156	206	

Как следует из таблицы, в наиболее крупных родах до применения молекулярных методов всегда оставались недовьявленные виды. В таких родах увеличение числа видов происходило преимущественно вследствие выявления видов, новых для науки, особенно часто из восточных районов России, откуда были описаны 6 видов *Brachythecium*, 7 видов *Schistidium* и 3 вида *Dicranum*. Многие из них впоследствии были найдены ещё и на западе Северной Америки, в Северной Европе и Монголии.

В родах, включавших 2–13 видов, их число также практически никогда не сокращалось в результате применения молекулярных методов, за исключением *Leskea*: недавно выявленный в Приамурье американский вид (указывавшийся также для Китайского Приамурья, вероятно, также ошибочно) оказался генетически идентичным местному и, возможно, представляет лишь его форму. В других случаях число видов в небольших родах возрастало за счёт выявления на территории России видов, известных из отдалённых регионов, нахождение которых было трудно предположить: *Philonotis* cf. *laii*, *Hydrogonium gregarium*, *Pseudosymblypharis bombayensis*. Собранные в России образцы этих трёх видов были не вполне типичными, и обосновать их идентичность с восточноазиатскими или гималайскими видами без изучения ДНК было бы просто невозможно.

В довольно многих случаях пришлось восстанавливать ранее «закрытые» виды. Чаще всего они были синонимизированы с близкими видами из-за невозможности надёжно отличать их по морфологическим признакам. Вместе с тем перекрывающееся, хотя и не вполне совпадающее варьирование признаков, как выясняется, сопряжено с генетической дифференциацией, указывающей на самостоятельность видов, в частности, в родах *Polytrichastrum*, *Scouleria*, *Philonotis*, *Sciuro-hypnum* и *Encalypta*.

Среди широко используемых в анализе мхов локусов с большим отрывом лидирует nrITS: он значительно варибельней хлоропластных участков и его соответствие систематическим единицам, как правило, более точное. В то же время в изученных группах встретились как случаи хорошей морфологической обособленности видов при идентичности последовательностей их ITS (*Brachythecium*, *Schistidium*, *Polytrichastrum*), так и примеры, в которых близкие виды различались многими десятками замен и инделей (особенно семейства Pottiaceae, Grimmiaceae, Fissidentaceae, Encalyptaceae), что говорит о крайне разной скорости эволюции этого некодирующего участка в разных семействах.

Несмотря на разнообразие ситуаций, вывод однозначен: судя по результатам изучения примерно трети «критических» родов флоры мхов России, кардинального изменения числа видов не предвидится, хотя в родах, которые предстоит изучить, сходный масштаб пополнения на 20–30% весьма вероятен.

## Список литературы

Afonina O.M., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Kuznetsova O.I. Toward a new understanding of *Syntrichia submontana* (Pottiaceae, Bryophyta) // *Arctoa*. 2014. Vol. 23. P. 11–24.

Carter B.E., Nosratinia S., Shevock J.R. A revisitation of species circumscriptions and evolutionary relationships in *Scouleria* (Scouleriaceae) // *Syst. Bot.* 2014. Vol. 39. P. 4–9.

Czernyadjeva I.V., Cherdantseva V. Ya., Ignatov M.S., Milyutina I.A. *Thuidium thermophilum* (Thuidiaceae, Bryophyta), a new species from Kamchatka // *Arctoa*. 2006. Vol. 15. P. 195–202.

Czernyadjeva I.V., Ignatov M.S., Milyutina I.A. A new variety of *Rhytidiadelphus japonicus* (Hylocomiaceae, Bryophyta) from Kamchatka // *Arctoa*. 2010. Vol. 19. P. 59–62.

Fedosov V.E. *Encalypta* sect. *Rhabdotheca* in Russia // *Arctoa*. 2012. Vol. 21. P. 101–112.

Fedosov V.E., Ignatova E.A. The genus *Bryoerythrophyllum* (Pottiaceae, Bryophyta) in Russia // *Arctoa*. 2008. Vol. 17. P. 19–38.

Ignatov M.S., Afonina O.M., Kuznetsova O.I., Ignatova E.A. The genus *Leptopterigynandrum* (Taxiphyllaceae, Bryophyta) in Russia // *Arctoa*. 2012. Vol. 21. P. 101–112.

Ignatov M.S., Kuznetsova O.I. On the taxonomy of *Myurella*–*Platydictya* complex (Plagiotheciaceae, Bryophyta) // *Arctoa*. 2011. Vol. 20. P. 239–246.

Ignatov M.S., Kuznetsova O.I., Czernyadjeva I.V. On the systematic position of *Leptodictyum mizushimae* (Bryophyta) // *Arctoa*. 2014. Vol. 23. P. 185–193.

Ignatov M.S., Milyutina I.A. A revision of the genus *Sciuro-hypnum* (Brachytheciaceae, Bryophyta) in Russia // *Arctoa*. 2007. Vol. 16. P. 63–86.

Ignatov M.S., Milyutina I.A. The genus *Brachythecium* (Brachytheciaceae, Bryophyta) in Russia: comments on species and key for identification // *Arctoa*. 2010. Vol. 19. P. 1–22.

*Ignatov M. S., Milyutina I. A.* Intrafamilial hybridization in mosses? An enigmatic case in the genus *Podperaea* (Hypnales, Bryophyta) // *Arctoa*. 2011. Vol. 20. P. 107–118.

*Ignatov M. S., Milyutina I. A., Bobrova V. K.* Problematic groups of *Brachythecium* and *Eurhynchiastrum* (Brachytheciaceae, Bryophyta) and taxonomic solutions suggested by nrITS sequences // *Arctoa*. 2008. Vol. 17. P. 113–138.

*Ignatova E. A., Blom H. H., Goryunov D. V., Milyutina I. A.* On the genus *Schistidium* (Grimmiaceae, Musci) in Russia // *Arctoa*. 2010. Vol. 19. P. 195–233.

*Ignatova E. A., Fedosov V. E.* Species of *Dicranum* (Dicranaceae, Bryophyta) with fragile leaves in Russia // *Arctoa* 2008. Vol. 17. P. 63–83.

*Ignatova E. A., Ignatov M. S., Milyutina I. A.* A revision of the genus *Lindbergia* (Leskeaceae, Bryophyta) in Russia // *Arctoa*. 2010. Vol. 19. P. 97–116.

*Ignatova E. A., Kuznetsova O. I., Ignatov M. S., Köckinger H.* The genera *Oxystegus* and *Pseudosymblepharis* (Pottiaceae, Bryophyta) in the Caucasus // *Arctoa*. 2012. Vol. 21. P. 173–180.

*Ignatova E., Kuznetsova O., Köckinger H., Hastings R.* A preliminary study of *Coscinodon* (Grimmiaceae, Musci) in Eurasia based on morphology and DNA sequence data // *Arctoa*. 2008. Vol. 17. P. 1–18.

*Ivanova E. I., Bell N. E., Kuznetsova O. I., Lee H., Park M., Ignatov M. S.* The genus *Polytrichastrum* (Polytrichaceae) in Russia // *Arctoa*. 2014. Vol. 23. P. 164–184.

*Ivanova E. I., Ignatov M. S., Milyutina I. A., Bobrova V. K.* On the morphological and molecular differences between *Oligotrichum hercynicum* and *O. falcatum* (Polytrichaceae, Bryophyta) // *Arctoa*. 2005. Vol. 14. P. 1–11.

*Koponen T. J., Ignatova E. A., Kuznetsova O. I., Ignatov M. S.* The genus *Philonotis* (Bartramiaceae, Musci) in Russia // *Arctoa*. 2012. Vol. 21. P. 21–62.

*Li M., Zuo Q., Ignatov M. S., Huttunen S., He S., Wang Y.-F.* Phylogenetic position of the genus *Bryhnia* Kaurin (Brachytheciaceae, Bryophyta) inferred from chloroplast (*rpl16*, *trnG*, *trnL-F*) and nuclear (ITS) sequence data // *J. Bryol.* 2014. Vol. 36. № 1. P. 15–21.

*Tubanov D. Ya., Goryunov D. V., Ignatova E. A., Ignatov M. S.* On the taxonomy of *Dicranum acutifolium* and *D. fuscescens* complexes (Dicranaceae, Bryophyta) in Russia // *Arctoa*. 2010. Vol. 19. P. 151–165.

*Tubanov D. Ya., Ignatova E. A.* A new species of *Dicranum* (Dicranaceae, Bryophyta) from Asiatic Russia // *Arctoa*. 2011. Vol. 20. P. 183–190.



# ФИЛОГЕНИЯ И РАЗНООБРАЗИЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ВОДОЁМАХ БАЙКАЛЬСКОЙ РИФТОВОЙ ЗОНЫ: МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

---

М. С. Куликовский, Е. С. Гусев, И. В. Кузнецова

Продолжающееся нами изучение флоры диатомовых водорослей в озере Байкал и водоёмах байкальской рифтовой зоны значительно расширило представление о распространении и систематике этой группы водорослей (Kulikovskiy et al., 2012). Даны дополнения к флоре центральных диатомовых, которой прежде уделялось больше внимание. Нами впервые описаны 11 новых родов диатомовых водорослей и около 300 новых видов, предложено 40 таксономических комбинаций. Накопленный массив данных позволил выявить основные черты флоры диатомовых Байкала. Это высокое видовое разнообразие, сопоставимое с флорой Центральной, возможно и всей Европы, высокое разнообразие видов в пределах отдельных родов, слабо представленных в других регионах мира (hotspots), широкая представленность видовых пучков (species flocks) среди всех морфологических групп диатомовых, наличие эндемиков и реликтов во флоре озера. Среди морфологических особенностей диатомовых нами показано и задокументировано наличие гигантизма среди многих родов, дорсивентральность панцирей и широкая представленность особой секции *Alinea* из рода *Navicula* Bory. Использование молекулярно-генетических методов позволило подтвердить наши представления о видовом разнообразии, а также описать новые таксоны с использованием комплекса методов. В докладе будет обсуждаться разнообразие диатомовых водорослей на основе морфологических и молекулярно-генетических методов. Использование этих подходов позволило выявить ряд криптических и псевдокриптических таксонов, что также значительно расширяет представление о таксономическом составе диатомовых водорослей в озере Байкал. В работе будет обсуждаться филогения отдельных групп диатомовых, изученная на основе данных, полученных при изучении байкальских водорослей.

Работа поддержана грантами РФФИ 14-04-01406\_a и Грантом Президента МК-1128.2014.4.

# РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СИМБИОГЕНЕЗЕ В РАБОТАХ А.С. ФАМИНЦЫНА, К.С. МЕРЕЖКОВСКОГО И Б.М. КОЗО-ПОЛЯНСКОГО

---

*Е. С. Лобакова*

Основываясь на большом экспериментальном материале по изучению лишайников и ассоциаций беспозвоночных животных с водорослями, Андрей Сергеевич Фаминцын (1835–1918) пришёл к выводу, что симбиозы в природе различаются по связи между партнерами, и можно найти переходные формы от «рыхлых» ассоциаций партнёров до высокоспециализированных интегрированных систем, для доказательства симбиотической природы которых требуются специальные методы. А.С. Фаминцыным (1907) был сформулирован ряд гениальных предположений. Он полагал, что: 1) если не все, то часть живых существ, признаваемых в настоящее время за организмы, в будущем могут оказаться сожительствами, т.е. симбиозами; 2) существуют сожительства, состоящие из более чем двух компонентов, так как организмы, обитающие в одном месте, могут иметь возможность взаимодействовать с существующей симбиотической системой; 3) клетки как растений, так и животных представляют собой симбиотические комплексы; 4) усложнение организмов и их функций в эволюции может происходить не только путём дифференциации исходной формы, но и путём симбиоза простых организмов в один, более сложный, функционирующий как единая система организм.

Константин Сергеевич Мережковский (1855–1921) в 1905 году в статье «О природе и происхождении хроматофоров в царстве растений» первым выдвинул гипотезу симбиотического происхождения эукариотной клетки, предположив, что все основные клеточные органеллы произошли путём последовательных внутриклеточных симбиозов. В 1909 году в книге «Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов» он определил симбиогенез как «происхождение организмов в результате соединения и объединения двух и более существ, вступивших в отношения в симбиозе». К.С. Мережковский предложил первую схему эволюционного симбиотического происхождения эукариотных организмов (рисунок)

и прямо указал на то, что предшественниками пластид высших организмов являлись цианобактерии (Мережковский, 1909).

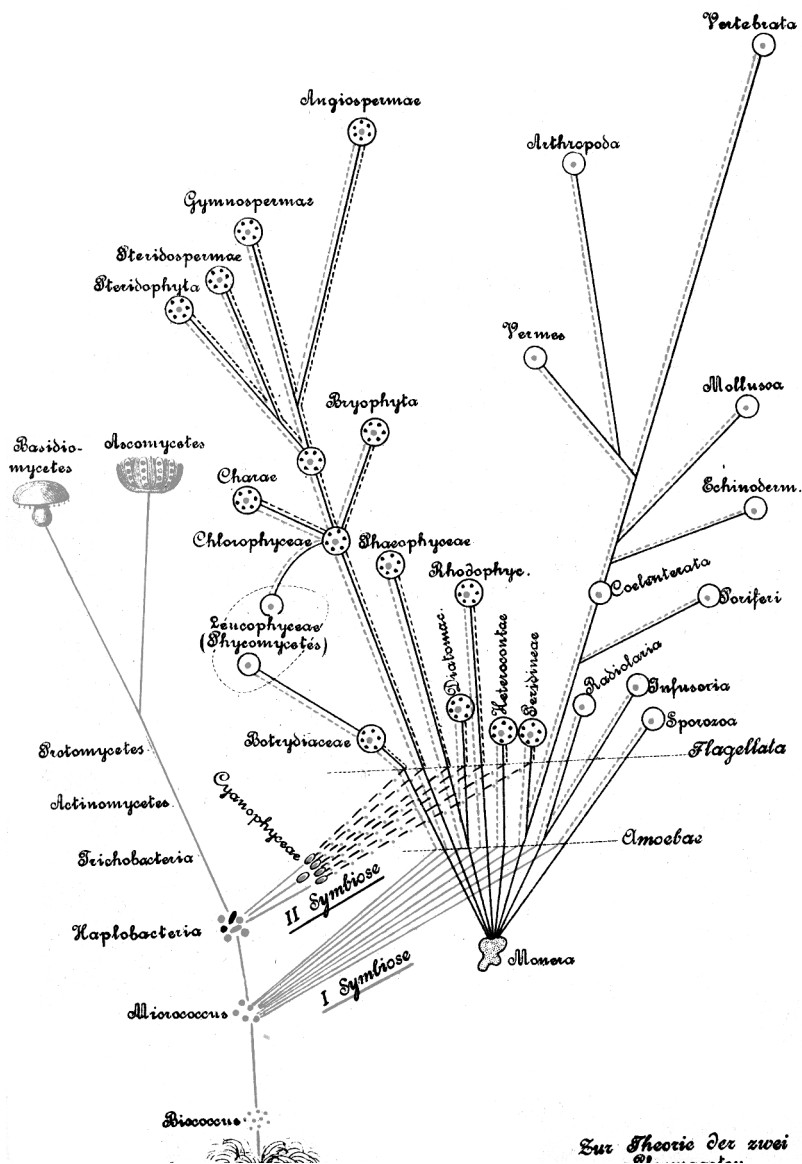


Рис. Филогенетическая схема органического мира по К. С. Мережковскому (1905)

Борисом Михайловичем Козо-Полянским (1890–1957) было установлено широкое распространение разнообразных форм сожительства организмов. Для обозначения более простых, не интегрированных симбиотических систем, в которых взаимодействующие организмы сохраняют свою индивидуальность, но функционируют как единый организм, он предложил использовать понятие консорции (Козо-Полянский, 1924).

Б. М. Козо-Полянский трактовал термин симбиоз широко. Он считал, что в основе симбиоза лежит принцип взаимовыгодного сожительства организмов (мутуализм) или получения пользы одним из партнёров (комменсализм). В последнем случае выгода от взаимодействия может достигаться посредством использования партнёра не только как новой специализированной экологической ниши, дающей кров и защиту от неблагоприятных факторов, но и как источник питания, то есть при паразитизме (Козо-Полянский, 1924). Анализ симбиотических отношений организмов, проведённый Б. М. Козо-Полянским в книге «Новый принцип биологии. Очерки теории симбиогенеза» (1924), показал, что симбиогенез присутствует на клеточном, популяционно-видовом и биоценоотическом уровнях организации жизни. Выпускник Московского государственного университета (1916 года), Б. М. Козо-Полянский высказывал наиболее крайние воззрения на симбиоз в качестве фактора, влияющего на эволюцию растений. Он считал, что все растения представляют собой пример симбиоза. «Единственными элементарными организмами, не представляющими из себя сочетания других организмов, являются сине-зелёные дробянки и бактерии. Растительный мир является результатом эволюции микробов путём образования консорциев и колоний, колоний из консорциев, консорциев из колоний, консорциев из консорциев». Он считал, что пластиды не возникают из плазмы клетки, а происходят только друг от друга в ходе их размножения. Для них характерна относительная автономность от остальной клетки, и «пластиды в клетке живут своей особенной жизнью» (Козо-Полянский, 1924).

## Список литературы

*Козо-Полянский Б. М.* Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. Л.: Пучина, 1924. — 146 с.

*Мережковский К. С.* О природе и происхождении хроматофоров в царстве растений // Biol. Centralb. 1905. Bd. 25. S. 593–604.

*Мережковский К. С.* Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов // Уч. Зап. Казанского ун-та, 1909. Т. 76. 102 с.

*Фаминцын А. С.* О роли симбиоза в эволюции организмов // Зап. Императорской АН. Серия 8. 1907. Т. 20. № 3. С. 141–170.

# СИСТЕМАТИКА РОДА *PRANGOS* В СВЕТЕ МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ

---

Д. Ф. Лысков, М. Г. Пименов

В род *Prangos* Lindl. на данный момент включают более 45 видов, распространённых преимущественно в Средней и Передней Азии (Pimenov, Leonov, 1993). Все представители рода являются поликарпическими травянистыми многолетниками, произрастающими в пустынных, степных и гористых местностях. Многие виды на территории своего произрастания являются эдификаторами сообществ, что неоднократно привлекало внимание систематиков к этому роду. Значимый вклад в изучение данного рода внесли такие русские учёные как О. А. Федченко, Б. А. Федченко, Е. П. Коровин и Л. В. Кузьмина. Кроме того, систематикой данного рода занимались такие видные учёные как Boissier, de Candolle и Rechinger.

В 1977 году вышла монография рода, написанная Ilana Herrnstadt и Chaia Neun. В ней авторы пересматривают систему рода, опираясь на данные морфологии, карпологического анализа и географического распространения. Всего в монографии описаны 24 вида, принадлежащие роду *Prangos*. Следует отметить, что авторами был обработан колоссальный объём материала из различных гербарных коллекций Европы и Передней Азии. Однако материалы из гербариев Средней Азии были изучены в виде фотографий. Возможно, с этим и связано значительное сокращение числа среднеазиатских видов и сведение многих таксонов в синонимику. Этот факт не мог быть воспринят ботаниками советской школы, имевшими на руках богатейшие материалы по данному региону. Кроме того, упразднение некоторых закавказских таксонов представилось таким же неочевидным решением. Поэтому в 1983 году вышла статья М. Г. Пименова и В. Н. Тихомирова, посвящённая таксономическим проблемам родов *Prangos*, *Cachrys* L., *Cryptodiscus* Schrenk и *Hippomarathrum* Hoffm. et Link. В данной публикации приведены новые таксономические преобразования группы родов, близких к *Prangos*. В род включаются представители *Cachrys* и *Cryptodiscus*. В новый род *Bilacunaria* Pimenov et V.N. Tikhom. выделены некоторые виды из *Cachrys* и *Hippomarathrum*. Кроме того, восстанавливается

видовой статус многих среднеазиатских таксонов и *P. lophoptera* из передней Азии. Последний был также сведён в синонимы *P. pabularia* в монографии рода. Однако зарубежная наука не спешит принимать во внимание изыскания советских специалистов. До сих пор многие зарубежные гербарии опираются на монографию Herrnstadt и Heyn, к тому же система этих авторов закрепились во многих авторитетных определителях, таких как *Flora Iranica* и *Flora of Turkey*.

Для того чтобы прояснить сложившуюся ситуацию мы решили изучить филогению рода, опираясь на данные молекулярного анализа. Для работы были выбраны внутренний и внешний транскрибируемые спейсеры ядерной рибосомальной ДНК (nrITS и nrETS соответственно). Данные последовательности уже неоднократно применялись для изучения филогении разнообразных групп растений, в том числе и представителей семейства Зонтичные. Кроме того, использование совместного анализа этих последовательностей позволяет получить более высоко разрешённые результаты, нежели изучение какой-либо одной из них.

В ходе исследования нами было получено более 130 последовательностей представителей *Prangos*, *Bilacunaria* и *Cachrys*, а также других родов. Филогенетические деревья были построены с привлечением байесовского анализа и метода максимальной экономии. В качестве внешней группы был использован вид *Ferulago galbanifera*, выбранный на основании более ранних исследований (Downie, 2010).

Результаты проведённого исследования (рисунок) однозначно подтверждают монофилию рода *Prangos*. Кроме того, в одну кладу с *Prangos* попадают также монотипный род *Alococarpum*. В дальнейшем планируется провести подробные морфологические и карпологические исследования этого вида, подтверждающие или опровергающие данные результаты. Также результаты подтверждают монофилию родов *Cachrys* и *Bilacunaria*.

На дереве хорошо выделяется кладка среднеазиатских видов, произрастающих на Тянь-Шане и Памире. Более того, большинство из них чётко обособлены, что ещё раз подтверждает их видовой статус. Однако виды *P. lamellata*, *P. seravschanica*, *P. gyrocarpa* и *P. cylindrocarpa* не подтверждают своего видowego статуса и будут пересмотрены в качестве подвидов.

Также в отдельную кладу объединяются виды пустынных и степных территорий Средней Азии. Многие из них ранее относили к роду *Cryptodiscus*, но затем они были справедливо отнесены к роду *Prangos* в работе М. Г. Пименова и В. Н. Тихомирова (1983).

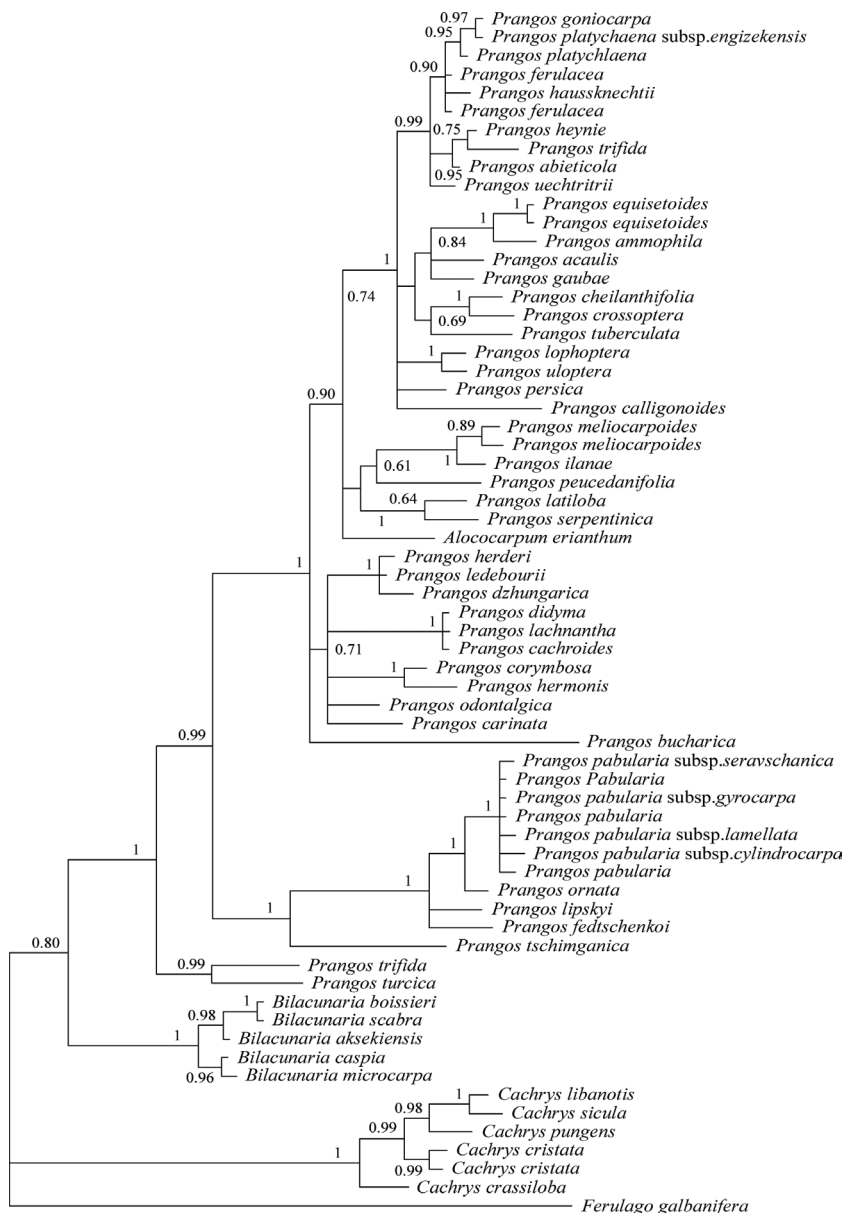


Рис. Филогенетическое дерево nrITS/ETS сиквенсов, построенное методом байесовского анализа



Отдельную кладу формируют виды, близкие к *P. ferulacea*, а именно *P. heynie*, *P. uechtritrii*, *P. haussknechtii*, *P. platychlaena*, *P. platychlaena* subsp. *engizekensis*, *P. goniacarpa* и недавно найденный *P. abieticola*. Данные виды преимущественно распространены в Турции и являются узкими эндемиками своих регионов. Кроме того, с данными видами объединяется образец *Prangos trifida* из южной Португалии, который, скорее всего, является новым видом, не родственным типичному *P. trifida*, произрастающему в Крыму.

Данные результаты хорошо согласуются с материалами карпологического анализа. Образующиеся клады объединяют виды со сходной анатомией и морфологией плодов. Остальные виды формируют клады по географическому принципу, часто вопреки результатам морфологического анализа.

Так, на дереве имеются парадоксальные с точки зрения морфологии сочетания видов с различным анатомическим строением и географическим распространением в одной кладе. Например, в одну кладу попадают вид *P. ammophila* из южного и центрального Узбекистана и южноказахстанский *P. equisetoides*, которые различаются не только морфологией и географическим распространением, но и сообществами, в которых обитают, и габитусом. В кладу со среднеазиатскими видами пустынных и степных местообитаний попадают также турецкий вид *P. tuberculata* и ближневосточный *P. hermonis*.

В дальнейшем планируется дополнить набор видов недостающими образцами и, возможно, расширить объём исследуемых участков ДНК, что может позволить разрешить спорные моменты филогении рода.

## Список литературы

- Downie S. R., Spalik K., Katz-Downie D.S., Deborah S., Reduron J.-P. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences // Plant Div. Evol. 2010. Vol. 128. № 1–2. P. 111–136.
- Herrnstadt I., Heyn C. C. A monographic study of the genus *Prangos* (Umbelliferae) // Boissiera. 1977. Vol. 26. P. 1–91.
- Pimenov M. G., Leonov M. V. The genera of the Umbelliferae. Kew: Royal Botanic Gardens, 1993. — 164 p.
- Pimenov M. G., Tikhomirov V.N. The taxonomic problems in the genera *Prangos* Lindl., *Cachrys* L., *Cryptodiscus* Schrenk and *Hippomarathrum* Hoffm. et Link (Umbelliferae-Apioideae) // Feddes. Repert. 1983. Vol. 94. № 3–4. P. 145–164.

## К СИСТЕМАТИКЕ ЭПИЛИТНЫХ ВИДОВ РОДА *FISSIDENS* ИЗ РОДСТВА *F. GRACILIFOLIUS*

Е. В. Малашкина, О. И. Кузнецова

*Fissidens* — широко распространённый род мхов. Его растения отличаются от всех прочих мхов особым строением листа, который состоит из стеблеобъемлющей части, отростка и дорзального крыла, что позволяет легко узнавать его в полевых условиях.

В составе рода было описано около 1000 видов. Хотя многие из них и были сведены в синонимы, признаваемые в настоящее время 450 видов всё равно оставляют род на первом месте в мире по числу видов. В России он представлен 22 видами (Ignatov et al., 2006), большая часть которых хорошо отграничена. Исключение составляет секция *Fissidens* (часто называемая «группа *F. bryoides*»), в которой границы почти всех видов весьма расплывчаты, что создаёт значительные трудности при их определении, тем более что разные авторы трактуют объём видов по-разному. В составе секции имеется группа видов, приуроченных к произрастанию на камнях и имеющих более узкие, чем у *F. bryoides*, листья. Сюда разные авторы относили такие таксоны как *F. gracilifolius*, *F. minutulus*, *F. pusillus*. В частности, североамериканские авторы (Lawton, 1971; Crum, 1973; Pursell, 1976; Crum, Anderson, 1981) признавали их просто синонимами *F. bryoides*. Европейские авторы, напротив, традиционно придавали им статус отдельных видов, делая упор на их экологию и считая, что *F. minutulus* предпочитает известняки, *F. pusillus* — силикатные породы (Мельничук, 1960; Савич-Любичкая, Смирнова, 1970). Bruggeman-Nannega (1987) предложила для европейских растений название *F. gracilifolius*, отнеся *F. minutulus* к чисто американскому виду. Независимо от вопросов номенклатуры, под теми или иными названиями, большая часть определителей европейских мхов указывают два вида, один из которых характеризуется более широкими листьями и чаще фигурирует под названием *F. pusillus* (Hallingbäck et al., 2006), тогда как *F. gracilifolius* имеет более узкие листья. Японские авторы также разделяют эти виды, *F. gracilifolius* и *F. pusillus*, но основываются при этом на расположении мужских гаметангиев: у первого

вида — на ризоидах, у второго — вперемешку с архегониями (Suzuki, 2012). Значительную путаницу в номенклатуру вносит и то, что в некоторых чеклистах одни таксоны представляются синонимами других в самых разных вариантах.

С целью уточнения числа видов и их отличий мы изучили отсекевированные последовательности внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS), высоковариабельного маркера, хорошо зарекомендовавшего себя в решении сложных проблем систематики мхов на видовом уровне. Вариабельность ITS оказалась очень высокой, так что не все участки можно однозначно выровнять. При этом, однако, характерные мотивы в выравнивании выразительно маркируют группы образцов, представляющие популяции, отстоящие друг от друга на тысячи километров. Предварительный анализ данных (рисунок) указывает на то, что число видов в данной группе больше, чем ожидалось, и даже небольшая выборка представляет минимум 4 вида.

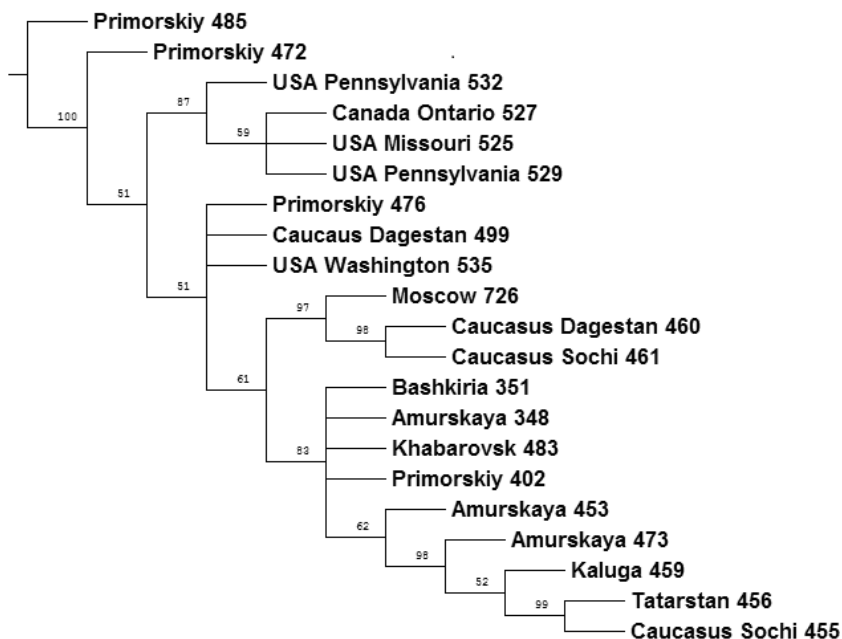


Рис. Кладограмма исследованных образцов

При морфологическом анализе сформировавшихся групп были выявлены следующие признаки:

- американские образцы (525, 527, 529, 532) имеют овальноланцетные листья, перихециальные листья крупнее стеблевых, верхушка листьев (особенно перихециальных) слегка зубчатая, кайма не доходит до верхушки 3–4 клетки, в проксимальной части влагалищной пластинки хорошо выражена внутренняя кайма, в дорзальном крыле оканчивающаяся рядом квадратных клеток (arcticus-типа);

- у образцов 726 (Москва) и 460, 461 (Кавказ) листья узколанцетные, перихециальные листья не отличаются по размеру от стеблевых, на верхушке постепенно суженные, кайма однорядная в дорзальном крыле, в проксимальной части влагалищной пластинки становится шире, но внутренней каймы нет, все клетки извилистолинейные;

- образцы 455 (Сочи), 456 (Татарстан) и 459 (Калуга) имеют узколанцетные листья, иногда заканчивающиеся остроконечием, верхушка не зубчатая, перихециальные листья крупнее стеблевых, кайма однорядная, в проксимальной части не расширяется (gracilifolius-типа).

Присвоение определённых эпитетов выявленным группам на данный момент затруднительно.

## Список литературы

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1. Sphagnaceae — Hedwigiaceae. М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. — 608 с.

Мельничук В. М. До систематики секції *Bryoidium* C. Mull. роду *Fissidens* Hedw. // Укр. бот. журн. 1960. Т. 17. № 1. С. 67–75.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. М.: Наука, 1970. — 826 с.

Bruggeman-Nannega M. A. *Fissidens* // Nyholm E. Illustrated flora of Nordic mosses. Fasc. 1. Fissidentaceae — Seligeriaceae. Copenhagen; Lund: Nordic Bryol. Soc., 1987. P. 1–72.

Crum H. A. Mosses of the Great Lakes Forest // Contributions Univ. Michigan Herbarium. 1973. Vol. 10. P. 1–404.

Crum H. A., Anderson L. E. Mosses of Eastern North America. New York: Columbia Univ. Press, 1981. — 663 p.

Hallingbäck T., Lönnell N., Weibull H., Hedenäs L., von Knorring P. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Bladmossor: Sköldmossor — blåmossor, Bryophyta: *Buxbaumia* — *Leucobryum*. Uppsala: ArtDatabanken, 2006.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. T. 15. P. 1–130.

Lawton E. Moss flora of the Pacific Northwest. 1<sup>st</sup> ed. Nichinan: Hattori Botanical Laboratory, 1971. — XIII + 362 p.

Pursell R. A. On typification of certain taxa and structural variation within the *Fissidens bryoides* complex in Eastern North America // *Bryologist*. 1976. Vol. 79. P. 35–41.

Smith A. J. E. The moss flora of Britain and Ireland. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1978. — 706 p.

Suzuki T., Iwatsuki Z. *Fissidens* (Fissidentaceae, Bryopsida) species newly found in Japan // *Hattoria*. 2012. Vol. 3. P. 1–48.

# РОД *PLATIMELIPHYLLUM* N. MASLOVA (ANGIOSPERMAE) В ПАЛЕОГЕНОВЫХ ФЛОРАХ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ И СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ И ПРИМЕНЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ В ПАЛЕОБОТАНИКЕ

---

Н. П. Маслова, Т. М. Кодрул

Род *Platimeliphyllum* N. Maslova (Маслова, 2002) был предложен для ископаемых дисперсных платаноидных листьев с цельной листовой пластинкой, краспедодромным (иногда камптодромным в нижней части пластинки) жилкованием, в различной степени развитыми базальными жилками и зубчатым краем. К настоящему моменту описано пять видов этого рода — *P. valentinii* Kodrul et Maslova (ранний палеоцен, Амурская область; Kodrul, Maslova, 2007), *P. snatolense* N. Maslova (поздний палеоцен, Западная Камчатка; Маслова, 2002), *P. palanense* N. Maslova (поздний палеоцен — ранний эоцен, Западная Камчатка; Маслова, 2002), *P. reznikoviorum* N. Maslova (палеоген, Центральный Казахстан; Маслова и др., 2014) и *P. denticulatum* N. Maslova (ранний эоцен, Западная Камчатка; Маслова, 2002). К роду *Platimeliphyllum*, без указания видовой принадлежности, отнесены также листья из эоцена Северо-Восточного и Южного Китая (Manchester et al., 2005; Kodrul et al., 2012) и Северной Америки (Krassilov et al., 2009).

Листовые пластинки всех видов *Platimeliphyllum* отличаются комбинацией макроморфологических признаков, характерных как для листьев платановых, так и некоторых родов гаммелидовых. Для листьев *P. palanense*, *P. valentinii* и *P. reznikoviorum* были установлены эпидермальные признаки, свойственные представителям *Platanaceae*.

В процессе исследований выявлено, что листья рода *Platimeliphyllum* с раннего палеоцена по средний эоцен ассоциировали с тычиночными соцветиями, отнесёнными к трём различным родам: *Chemurnautia* N. Maslova, *Platanaceae* (поздний палеоцен — ранний эоцен, Маслова, 2002), *Archaranthus* N. Maslova et Kodrul, *Bogutchanthaceae* (палеоцен, Маслова, Кодрул, 2003) и *Bogutchanthus* N. Maslova, Kodrul et Tekleva, *Bogutchanthaceae* (палеоцен, Маслова и др., 2007). Описана также ассоциация листьев *P. reznikoviorum* с головчатыми соплодиями,

обладающими комплексом признаков, характерных для платановых и гамамелидовых (Маслова и др., 2014).

Своеобразный комплекс морфологических признаков листьев, свойственных представителям различных семейств, а также повторяющиеся факты их совместного нахождения с головчатыми репродуктивными структурами, принципиально отличающимися как друг от друга, так и от современных аналогичных структур, дают основания рассматривать род *Platimeliphyllum* в рамках морфологической классификации дисперсных листьев. Основы такой классификации для дисперсных листьев ископаемых двудольных были разработаны В. А. Красиловым (1979, 1989), целесообразность такого подхода обсуждалась также в работе С. В. Мейена (1987).

Несмотря на макроморфологическое сходство ряда ископаемых листьев с листьями современных растений, справедливость их отнесения к тому или иному роду (или семейству) естественной системы современных растений при отсутствии находок листьев в органической связи с репродуктивными органами, характерными для современных таксонов, вызывает сомнения. Можно лишь констатировать появление в геологической истории определённых морфологических типов листьев и сохранение их стандартной морфологии в течение длительного периода, вплоть до настоящего времени.

Для листьев рода *Platimeliphyllum* наблюдается относительно продолжительный морфологический стазис. Наиболее древний раннепалеоценовый представитель рода *P. valentini* характеризуется высокой степенью полиморфизма листьев, диапазон изменчивости которых включает отдельные морфологические вариации, типичные для позднепалеоценовых и эоценовых видов рода. Род *Platimeliphyllum* мог возникнуть в конце мела — начале палеогена в средних широтах Восточной Азии и распространиться в палеоцене — эоцене на северо-восток Азии и запад Северной Америки, а также к югу, до низких широт Восточной Азии.

## Список литературы

Красилов В. А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. — 183 с.

Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. — 263 с.

Маслова Н. П. Новое раннепалеогеновое растение семейства Platanaceae (по листьям и соцветиям) // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 89–101.

Маслова Н. П., Кодрул Т. М. *Archaranthus* gen. nov. — новый род платановых из маастрихт — палеоценовых отложений Амурской области // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 92–100.

Маслова Н. П., Кодрул Т. М., Теклёва М. В. Новое тычиночное соцветие *Bogutchanthus* gen. nov. (Hamamelidales) из палеоценовых отложений Амурской области, Россия // Палеонтол. журн. 2007. № 5. С. 89–103.

Маслова Н. П., Кодрул Т. М., Теклёва М. В., Александрова Г. Н. *Platimeliphyllum reznikoviorum* N. Maslova, sp. nov. (Angiospermae) и ассоциирующее с ним соплодие из палеогена Центрального Казахстана // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 112–122.

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. — 403 с.

Kodrul T. M., Jin Jianhua, Aleksandrova G. N. et al. Phytogeographical relationships of the low-latitude Eocene floras of South China (Changchang Basin, Hainan Province and Maoming Basin, Guangdong Province) // Proc. 2<sup>nd</sup> Sino-Russian Seminar on Evolution and Development of Eastern Asian Flora Based on Palaeobotanical Data (November 5–10, 2012, Guangzhou, China). Guangzhou, 2012. P. 37–46.

Kodrul T. M., Maslova N. P. A new species of the genus *Platimeliphyllum* N. Maslova from the Paleocene of the Amur Region, Russia // Paleontol. J. 2007. Vol. 41. № 11. P. 1108–1117.

Krassilov V. A., Kodrul T. M., Maslova N. P. Plant systematics and differentiation of species over Trans-Beringian land connections including a new species of cupressaceous conifer *Ditaxocladus* Guo et Sun // Bull. Geol. Sci. 2009. Vol. 85. Iss. 1. P. 95–110.

Manchester S. R., Chen Z. D., Geng B. Y., Tao J. R. Middle Eocene flora of Huadian, Jilin Province, Northeastern China // Acta Paleobot. 2005. Vol. 45. № 1. P. 3–26.



# О ПРОИСХОЖДЕНИИ БРАХИБЛАСТА У *PINUS* В РЕЗУЛЬТАТЕ ГЕТЕРОТОПИИ СЕМЯДОЛЬНОГО УЗЛА

---

Д. Л. Матюхин

Хвойные (Pinopsida) — относительно небольшая группа семенных растений, насчитывающая, по современным оценкам, около 550 видов (Eckenwalder, 2009). Несмотря на малочисленность класса, у его представителей можно обнаружить уникальные структуры, не встречающиеся у других семенных растений.

Самым крупным, свыше 100 видов (Farjon, 2008), и распространённым родом современных хвойных является род *Pinus*. Представляется, что такое положение связано с особенностями строения вегетативной сферы, и прежде всего с дифференциацией побеговой системы на ауксибласты с чешуевидными незелёными листьями и брахибласты с ассимилирующими и чешуевидными. В составе брахибластов имеются плёнчатые чешуевидные листья и зелёные листья в видоспецифичном постоянном числе (2, 3, 5, реже 1 или 4). Зелёные листья брахибластов существенно отличаются от чешуевидных по расположению (мутовкой, а не по спирали), поперечным сечением, отсутствием лакун в стеле (Gaussen, 1961). На верхушке брахибласта имеется апикальная меристема. В случае повреждения почек ауксибластов она может выходить из состояния покоя и формирует зачатки листьев, а затем собственную верхушечную почку, которая развивается в новый ауксибласт, но у большинства в норме остаётся неактивной. Мутовчатое или почти мутовчатое расположение листьев нехарактерно для всех прочих родов семейства и обнаруживается только в составе одной структуры: семядольного узла. Отличие зелёных листьев брахибластов от других листьев сосен столь велико, что Gaussen (1961) назвал их псевдофиллами. Непостоянное в пределах рода число зелёных листьев на брахибласте схоже с непостоянным числом семядолей у зародышей. Апикальные меристемы брахибластов формируют ауксибласты почти так же, как и у проростков. Так же формирование ювенильных листьев и чешуй на главном побеге наступает после определённой паузы. Все эти признаки сближают верхушку брахибласта, несущую зелёные листья, с семядольным узлом, что позволяет предполагать

образование этой структуры в результате переноса программы развития, сформированной в одной части организма для выполнения определённой функции (лизис эндосперма и, позже, фотосинтез) на другую часть. Возникновение брахибластов *Pinus* — результат гетеротопии семядольного узла на верхушку брахибласта типа *Cedrus* или *Larix*. Различия в числе листьев брахибластов (1–5, до 7) и числа семядолей (2–15) незначительны и могут быть объяснены редукцией вегетативных листьев.

Способность семядолей к значительному удлинению в сочетании с совокупностью чешуевидных листьев, образующих «влажную камеру» представляет собой очень удачное в адаптивном плане решение, так как даёт возможность в широких пределах менять удельную поверхность ассимилирующих листьев. Этим, на наш взгляд, обеспечиваются широкие пределы адаптации листового аппарата сосен, позволяющие видам этого рода успешно произрастать от арктических тундр до экваториальных приморских сообществ.

Перенос программ развития семядолей на другие органы листовой природы широко представлен у Cupressaceae. Таковы истинные ювенильные листья у *Chamaecyparis*, *Cupressus*, *Thuja*, типовые формы некоторых видов (*Callitris macleyana*), неоднозначные «ювенильные» формы (*Cryptomeria japonica* «*Excelsa*»). В последнем случае вообще неясен смысл применения термина, так как первые листья проростка шиловидные, как у взрослых.

Возможно, гетеротопия семядольных листьев — один из путей формирования игловидных листьев у Pinopsida (второй — уплощение шиловидных листьев).

Брахибласты *Pinus* представляют собой результат переноса программы развития семядольного узла на верхушку укороченного побега, изначально имевшего неопределённое число зелёных листьев. На наш взгляд, именно различия в программе развития семядолей и иных листьев создали предпосылки для интеграции брахибласта у *Pinus* в структуру, конвергентно сходную с листом, своеобразный радиально симметричный аналог или параллелизм с филлокладиями *Phyllocladus* и *Sciadopitys*.

## Список литературы

*Eckenwalder J. E.* Conifers of the World. The complete reference. Portland, London: Timber Press, 2009. — 720 p.

*Farjon A.* A Natural History of Conifers. Portland: Timber Press, 2008. — 304 p.

*Gaussen H.* 1961. Brachyblastes et pseudophylles // Bul. Soc. Hist. Natur. Toulouse. T. 96. P. 22–32.

# МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ В СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНЕТИКЕ *SILENEAE*

Ю. В. Михайлова, А. В. Родионов

Систематика трибы *Sileneae* (Caryophyllaceae) очень сложна. До сих пор остаются непрояснёнными вопросы о таксономическом статусе и границах отдельных родов. Разные авторы принимали в составе трибы от 2 до 25 родов. К концу XX века оформились два основных направления в обработке трибы: укрупнение и раздробление. Начало тенденции к укрупнению было положено Chowdhuri (1957). Он включил роды *Melandrium* Rohl., *Gastrolychnis* Fenzl. ex Rchb., *Eudianthe* Rchb. и *Heliosperma* Rchb. в состав *Silene* L., а *Viscaria* Rohl — в *Lychnis* L. Таким образом, Chowdhuri принимал пять родов в трибе: *Agrostemma* L., *Lychnis*, *Petrocoptis* A. Br., *Cucubalis* L. и *Silene*. Сильнее всего тенденция к укрупнению проявилась в обработке Greuter (1995): практически все роды трибы он объединил в *Silene*. Противоположная тенденция ярко отразилась в обработке трибы Н. Н. Цвелёвым (2001) для флоры Восточной Европы. Он разделил трибу на 22 рода (*Steris* Adans., *Polyschemone* Schott, Nyman et Kotschy, *Xamilenis* Raf., *Coccyganthe* Rchb., *Coronaria* L., *Eudianthe* Rchb., *Agrostemma*, *Lychnis*, *Atocion* Adans., *Melandrium*, *Gastrolychnis*, *Elisanthe* Rchb., *Carpophora* Klotzsch, *Silenanthe* Griseb. et Schenk, *Ixoca* Raf., *Ebraxis* Raf., *Oberna* Adans., *Cucubalis*, *Silene*, *Otites* Adans., *Pleconax* Raf., *Charesia* E.A. Busch) и описал ещё три новых рода (*Ussuria* Tzvelev, *Sofianthe* Tzvelev, *Minjaevia* Tzvelev). Монограф рода *Silene* Г. А. Лазьков (2003) принимал в трибе *Sileneae* 13 родов: *Steris*, *Coronaria*, *Eudianthe*, *Agrostemma*, *Lychnis*, *Melandrium*, *Gastrolychnis*, *Elisanthe*, *Ixoca*, *Cucubalis*, *Uebelina* Hochst., *Pleconax* и *Silene*.

Сложность систематики трибы связывают с многочисленными инверсиями и параллелизмом морфологических признаков, гетеробатмией, различиями во взглядах на значимость признаков, недоизученностью ряда биологических характеристик (Greuter, 1995; Нерсесян, 1999; Цвелёв, 2001; Лазьков, 2003). Greuter (1995) выразил вообще сомнения по поводу возможности создания естественной системы *Sileneae*. Именно тогда на помощь пришли молекулярно-генетические

методы. Первые работы по исследованию молекулярной филогении трибы проводились с использованием маркеров ITS (Oxelman, Liden, 1995; Desfeux, Lejeune, 1996) и *rps16* (Oxelman et al., 1997). В них удалось уточнить границы трибы *Sileneae*: было показано, что род *Drypis* Mich. ex L. не входит в трибу. Кроме того, несколько секций рода *Silene* на дереве были полифилетичны, а род *Cucubalis* (с ягодообразными плодами) оказался в одной кладе с видами *Silene*. Примечательно, что *Cucubalis* и *Drypis* отделял от остальных смолёвковых ещё Williams (1896), но только для *Drypis* было получено молекулярно-филогенетическое подтверждение данной точки зрения. В 2001 году была опубликована система трибы, учитывающая данные молекулярной филогении (Oxelman et al., 2001). Согласно ей, в трибе принимаются следующие роды: *Silene*, *Lychnis*, *Viscaria*, *Ixoca* (= *Heliosperma*), *Atocion*, *Eudianthe*, *Petrocoptis* и *Agrostemma*. Эта система близка к пониманию родового состава трибы у Chowdhuri (1957) за исключением *Eudianthe* и *Cucubalis*.

В первых работах по молекулярной филогении *Sileneae* многие клады получали низкую статистическую поддержку, наблюдалась звёздообразная филогения. Стало понятно, что недостаточно использовать один маркер. Для дальнейшей работы группой учёных был разработан комплекс низкокопийных ядерных маркеров на основе интронов генов РНК-полимераз (Popp, Oxelman, 2004). С помощью этих маркеров в комплексе с ITS, *rps16* и *psbE-petG* было доказано монофилетичное происхождение родов *Atocion* и *Viscaria* Bernh. (= *Steris*) и уточнён их состав (Frajman et al., 2009). Кроме того, было выявлено, что в ходе эволюции трибы неоднократно происходила гибридизация, в том числе гомоплоидная, а это значительно затрудняет построение естественной системы (Popp et al., 2005; Erixon, Oxelman, 2008).

Подход, предлагаемый нами, также подразумевает использование маркеров разного происхождения: ядерного ITS и хлоропластного *trnL*. Но при анализе полученных последовательностей мы используем не только построение деревьев. Ранее было показано, что возникновение инсерций, делеций и инверсий в межгенных спейсерах и интронах хлоропластной ДНК у смолёвок просходит быстрее, чем накопление нуклеотидных замен (Ingvarsson et al., 2003). Поэтому мы рассматриваем индели и инверсии в последовательности *trnL* как синапоморфные признаки. Такой подход был успешно применён при исследовании злаков (Райко, Родионов, 2011). Кроме того, сравнение филогений,

построенных на основе ядерных и хлоропластных маркеров, позволяет сделать предположения о гибридном происхождении таксонов.

Для анализа мы использовали полученные нами, а также взятые из GenBank последовательности 51 представителя Sileneae. При отборе последовательностей мы старались отразить многообразие моно- и олиготипных родов, входящих в систему Н. Н. Цвелёва (2001).

На филогенетическом дереве последовательностей ITS, построенном с помощью байесовского подхода, самая большая из хорошо поддержанных клад — «силеноидная». Она включает большую часть смолёвок из разных секций и виды родов *Ebraxis*, *Polyschemone*, *Otites* и *Xamilenis*. Кроме неё можно выделить кладу с видами *Pleconax*, «смолковую», содержащую *Viscaria*, *Atocion*, *Minjaevia*, «лихнисовую», включающую в себя *Lychnis*, *Coccyganthe* и *Coronaria*, а также смешанную кладу, содержащую представителей *Gastrolychnis*, *Sophianthe*, *Carpophora*, *Silenanthe* и тетраплоидную *Elisanthe aprica*. Отношения между этими кладами, а также между видами *Cucubalis baccifer*, *Melandrium dioicum*, *Elisanthe noctiflora*, *S. littorea* и *S. pendula* (секция *Psammophilae*), *S. dichotoma* (секция *Dichotomae*), *S. amoena* (секция *Repentes*), *S. gallica* (секция *Silene*) на дереве плохо разрешены.

На филогенетическом дереве последовательностей интрона гена *trnL* можно выделить три клады с высокой апостериорной вероятностью. Первая, «силеноидно-лихнисовая», содержит представителей *Xamilenis*, *Viscaria*, *Coccyganthe* и виды *Silene* (преимущественно секция *Siphonomorpha*). Вторая клада состоит из двух смолёвок из секции *Spergulifoliae*. В третью попадают виды *Melandrium*, *Gastrolychnis*, *Sophianthe*, *Oberna*, *Pleconax*, *Elisanthe*, *Silenanthe*, *S. littorea*, *S. jensisseensis* (секция *Graminiformes*). Внутри клады отношения между ветвями практически не разрешены.

По различному положению в кладах на деревьях ITS и *trnL* гибридное происхождение можно предположить для *S. jensisseensis*.

В последовательности интрона гена *trnL* были обнаружены несколько инделей, которые можно рассматривать как синапоморфные признаки. При их анализе мы можем выделить несколько групп, которые имеют одинаковые индели. В первую группу мы объединяем *Gastrolychnis*, *Melandrium*, *Oberna* и *Sophianthe*, во вторую — *Elisanthe*, *Sophianthe* и *Pleconax*, в третью — *Xamilenis* и большинство представителей *Silene*.

Наши результаты не поддерживают ни выделение ряда олиго- и нотипных родов в качестве самостоятельных, ни широкую трактовку

рода *Silene* с включением в его состав *Melandrium*, *Gastrolychnis* и *Oberna*. Об этом свидетельствует выделение последних в отдельную хорошо поддержанную кладу на дереве хпДНК вместе с набором синанпоморфных инделей.

Работа была выполнена при поддержке грантов РФФИ 12–04–31524\_мол\_а, 12–04–01470\_а и программы президиума РАН «Динамика генофондов».

## Список литературы

Лазьков Г. А. Род *Silene* L. (Caryophyllaceae) во Флоре Евразии (систематика, распространение, история): Автореф. дис... д-ра. биол. наук. СПб., 2003. — 40 с.

Нерсисян А. А. К вопросу об объёме рода *Silene* s.l. (Caryophyllaceae) // Вопросы современной ботаники и микологии. Ереван, 1999. С. 134–137.

Райко М. П., Родионов А. В. Мутации в гене *trnL* и межгенном спейсере *trnL-trnF* в ходе дивергенции таксонов у злаков триб *Aveneae* и *Poeae* // Фактори Експериментальної Еволюції Організмів. Киев, 2011. Т. 11. С. 162–166.

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

Chowdhuri P. K. Studies in the genus *Silene* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1957. Vol. 22. P. 221–278.

Desfeux C., Lejeune B. Systematics of Euromediterranean *Silene* (Caryophyllaceae): evidence from a phylogenetic analysis using ITS sequences // C. R. Acad. Sci. Paris. 1996. Vol. 319. P. 351–358.

Erixon P., Oxelman B. Reticulate or tree-like chloroplast DNA evolution in *Sileneae* (Caryophyllaceae)? // Mol. Phylogenet. Evol. 2008. Vol. 48. P. 313–325.

Frajman B., Heidari N., Oxelman B. Phylogenetic relationships of *Atocion* and *Viscaria* (*Sileneae*, Caryophyllaceae) inferred from chloroplast, nuclear ribosomal, and low-copy gene DNA sequences // Taxon. 2009. Vol. 58. P. 811–824.

Greuter W. *Silene* (Caryophyllaceae) in Greece: a subgeneric and sectional classification // Taxon. 1995. Vol. 44. P. 543–581.

*Ingvarsson P. K., Ribstein S., Taylor D. R.* Molecular evolution of insertions and deletion in the chloroplast genome of *Silene* // *Mol. Biol. Evol.* 2003. Vol. 20. P. 1737–1740.

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

*Oxelman B., Liden M., Berglund D.* Chloroplast *rps16* intron phylogeny of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae) // *Plant Syst. Evol.* 1997. Vol. 206. P. 393–410.

*Oxelman B., Liden M., Rabeler R. K., Popp M.* A revised generic classification of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae) // *Nord. J. Bot.* 2001. Vol. 20. P. 743–748.

*Popp M., Erixon P., Eggen F., Oxelman B.* Origin and evolution of a circumpolar polyploid species complex in *Silene* (Caryophyllaceae) inferred from low copy nuclear RNA polymerase introns, rDNA, and chloroplast DNA // *Syst. Bot.* 2005. Vol. 30. P. 302–313.

*Popp M., Oxelman B.* Evolution of a RNA polymerase gene family in *Silene* (Caryophyllaceae): incomplete concerted evolution and topological congruence among paralogues // *Syst. Biol.* 2004. Vol. 53. P. 914–932.

*Williams F. N.* A revision of the genus *Silene* // *J. Linn. Soc. Bot.* 1896. Vol. 32. P. 1–196.



**ИММУНОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ  
РОДОВ *PSEUDOTSUGA* CARRIÈRE И *LARIX* MILL.  
И ИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ  
С ДРУГИМИ РОДАМИ PINACEAE ADANS.  
В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ СЕМЕЙСТВА**

---

*Е. В. Мишанова, В. Ф. Семихов*

Положение и родственные связи представителей сосновых привлекают внимание многих исследователей (Frankis, 1988; Wang, 2000; и др.). В частности, положение в семействе родов *Pseudotsuga* и *Larix* остаётся дискуссионным. Ряд исследователей относят эти два рода к разным подсемействам (Krüssmann, 1985; Сорокин, 2004). По одной из распространённых систем сосновых, построенной по признакам вегетативной сферы, род *Pseudotsuga* включён в группу пихтовые, в которую помимо данного рода входят *Abies*, *Keteleeria*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Picea* и *Cathaya*, обладающие мономорфными побегами, а *Larix* входит в группу лиственничных с родами *Pseudolarix* и *Cedrus* (Чавчавадзе, Яценко-Хмелевский, 1978). Frankis (1988) выделяет *Pseudotsuga* и *Larix* в подсемейство Laricoideae. В настоящее время множество работ посвящено молекулярно-генетическим исследованиям родов семейства (Gernandt et al., 1999; Wang et al., 2000). В одном из таких исследований Wang et al. (2000) предприняли попытку выявить филогенетические отношения в Pinaceae, а также определить время их возникновения. На обобщённом древе семейства выделяются две клады. Первая дивергирует на две ветви: *Larix* — *Pseudotsuga* и *Pinus* s.l. — *Picea* — *Cathaya*; вторая клада — на ветви *Abies* — *Keteleeria* и *Pseudolarix* — *Tsuga* s.latiss. Работ, посвящённых иммунохимическим исследованиям в семействе Pinaceae, крайне мало. Пожалуй, единственной крупной работой в области иммунохимии сосновых является исследование Price et al. (1987), которые по результатам иммунологического анализа белков семян 9 родов Pinaceae выделили 2 группы — пихтовые (*Abies*, *Keteleeria*, *Cedrus*, *Tsuga*, *Pseudolarix*) и сосновые (*Pinus*, *Picea*, *Cathaya*, *Larix*, *Pseudotsuga*). Авторы отмечают близкое родство *Pseudotsuga* и *Larix*.

Для более объективного понимания положения родов *Pseudotsuga* и *Larix* и их взаимоотношений с другими представителями семейства сосновых проведено сравнительно-иммунохимическое исследование белков семян представителей семейства Pinaceae с использованием антисывороток к альбумино-глобулиновой фракции (АГФ) белков семян *Pseudotsuga taxifolia* и *Larix sibirica*. Иммунохимический анализ имеет широкое применение в сравнительно-ботанических исследованиях, позволяя проводить одновременно реакции с большим числом антигенов, и является одним из надёжных методов в хемосистематических исследованиях, позволяющий судить о филогенетических отношениях таксонов внутри семейств (Арефьева и др., 1993, 2000; Семихов и др., 2012). Важнейшим показателем, который оценивается при проведении иммунохимических исследований, является степень сходства исследуемого антигена с тем, на который получена антисыворотка, в связи с этим принято выделять несколько типов формирования зон преципитации. Выделяют три степени идентичности антигенов: идентичные, частично идентичные, неидентичные. С антисыворотками *Pseudotsuga taxifolia* и *Larix sibirica* исследованы белки 14 видов *Abies* (*A. sachalinensis*, *A. alba*, *A. sibirica*, *A. nordmanniana* и др.), 1 вид *Keteleeria* (*K. evelyniana*), 10 видов *Larix* (*L. leptolepis*, *L. sibirica*, *L. laricina* и др.), 2 вида *Pseudotsuga* (*P. taxifolia*, *P. menziesii*), 2 вида *Cedrus* (*C. atlantica*, *C. deodara*), 15 видов *Picea* (*P. abies*, *P. glauca*, *P. pungens*, *P. asperata* и др.), 2 вида *Pseudolarix* (*P. kaempferi*, *P. amabilis*), 2 вида *Tsuga* (*T. canadensis*, *T. diversifolia*), более 10 видов *Pinus* (*P. sylvestris*, *P. strobus*, *P. cembra*, *P. mugo* и др.). Антисыворотка к белкам *Pseudotsuga taxifolia* проявила себя с представителями исследованных сосновых как специфичная и давала реакции частичной идентичности. Так, представители рода *Abies* показали диффузные очень слабые реакции частичной идентичности. Представители других родов семейства — *Cedrus*, *Picea*, *Pseudolarix*, *Tsuga* — давали слабую реакцию частичной идентичности. С белками исследованных видов *Pinus* отмечены слабые реакции частичной идентичности либо гетерологичные реакции. Только белки представителей рода *Larix* давали реакцию, близкую к гомологичной.

С антисывороткой *Larix sibirica* белки обоих видов *Pseudotsuga* показали реакции, близкие к полной гомологии. Белки представителей *Abies* и *Keteleeria* продемонстрировали реакции либо слабой частичной идентичности, либо отсутствие реакций. Белки остальных

исследованных таксонов в большинстве своём дали реакции слабой частичной идентичности. Антигены белков представителей *Pinus* показали реакции частичной идентичности или слабой частичной идентичности.

Полученные результаты позволили сформулировать следующие выводы. Данные иммунохимического анализа не показывают тесных иммунохимических связей *Pseudotsuga* и *Larix* с родами *Abies*, *Picea*, *Pseudolarix*, *Tsuga*, *Pinus* и *Cedrus*. Следует отметить сходство между позициями авторов (Frankis, 1988; Gernandt et al., 1999; Wang et al., 2000), обсуждавших положение родов *Pseudotsuga* и *Larix* в системе семейства, и полученными нами результатами иммунохимического анализа. Эти два рода образуют отдельную группу в Pinaceae, которая может быть выделена в ранг трибы или подсемейства, что согласуется с позицией Frankis (1988). Следует отметить, что близость этих двух родов подтверждается нашими данными и по результатам аминокислотного анализа (Мишанова, 2008).

## Список литературы

Арефьева Л. П., Семихов В. Ф., Прусаков А. Н. Изучение иммунохимических отношений злаков с однодольными // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1993. № 3. С. 376–384.

Арефьева Л. П., Семихов В. Ф., Гринаш М. Н., Новожилова О. А., Махин П. В. Иммунохимическое исследование рода *Pinus* и его взаимоотношения с другими родами семейства Pinaceae Lindl. // Бюл. Гл. бот. сада РАН. 2000. Вып. 179. С. 126–132.

Мишанова Е. В. Хемосистематика подсемейства Abietoideae Rich. ex Sweet (семейство Pinaceae Adans.). Автореф. дис... канд. биол. наук. Москва, 2008. — 22 с.

Семихов В. Ф., Арефьева Л. П., Мишанова Е. В., Новожилова О. А. Исследование иммунохимических отношений в трибе Triticeae (Poaceae) // Бюл. Гл. бот. сада. 2012. Вып. 1.

Сорокин А. Н. Морфология и анатомия семян представителей Pinaceae Adans. в связи с проблемами систематики семейства. Автореф. дис... канд. биол. наук. Москва, 2004. — 17 с.

Чавчавадзе Е. С., Яценко-Хмелевский А. А. Семейство сосновые (Pinaceae) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 350–374.

Frankis M. P. Generic inter-relationships in Pinaceae // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburg. 1988. Vol. 46. P. 527–548.

Gernandt D. S., Liston A. Internal transcribe region evolution in *Larix* and *Pseudotsuga* (Pinaceae) // Amer. J. Bot. 1999. Vol. 86. № 5. P. 711–723.

Krüssmann G. Manual of cultivated conifers. 2<sup>nd</sup> ed. Portland: Timber Press, 1985. — 361 p.

Price R. A., Olsen-Stojkovich J., Lowenstein J. M. Relationships among the genera of Pinaceae: an immunological comparison // Syst. Bot. 1987. Vol. 33. P. 91–97.

Wang X.-Q., Tank D. C., Sang T. Phylogeny and divergence times in Pinaceae // Mol. Biol. Evol. 2000. Vol. 17. № 5. P. 773–781.

# О РАЗВИТИИ ВЗГЛЯДОВ НА СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СЕМЕЙСТВ БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ HALOSIPHONACEAE И PHYLLARIACEAE

---

Г. А. Морозов

С того времени, как Карл Линней в 1754 г. впервые применил понятие *Algae*, описано уже более 150 тыс. видов водорослей. Однако их классификация представляется более трудной задачей, чем казалось в XVIII веке. Harvey в 1836 г. впервые выделил 4 основных отдела, исходя из окраски водорослей (цит. по: Саут, Уиттик, 1990). И до сих пор составу пигментов придаётся большое значение при классификации водорослей на уровне отделов и классов. При классификации ниже уровня класса у различных авторов встречаются расхождения, являющиеся результатом того, что тем или иным признакам авторы придают разный вес в своей классификации. С развитием техники учёные обращают внимание на всё более широкий спектр критериев.

При классификации бурых водорослей большая часть авторов рассматривает жизненные циклы и морфолого-анатомические особенности слоевища в постэмбриональном периоде развития (Перестенко, 1972). Также принимают во внимание их географическое распространение и экологические особенности. С развитием молекулярной биологии систематика бурых водорослей, как и многих других групп живых организмов, претерпела ряд существенных изменений.

Примером подобных систематических перестановок может служить бурая водоросль *Chorda tomentosa*, впервые описанная Lyngbye в 1819 г. По морфологическому и анатомическому строению он поместил её в род *Chorda* Stackhouse, позже выделенный в семейство Chordaceae порядка Laminariales.

Jaasund (1957) обосновывает отличия *C. tomentosa* от *Chorda filum* и от рода *Chorda* в целом, подтверждая своё мнение анатомическими и цитологическими наблюдениями (табл.).

Он описывает новый род *Halosiphon* и помещает в него европейский вид *C. tomentosa*. Но он неточно поместил род в семейство Dictiosiphonaceae порядка Ectocarpales из-за Streblonema-подобного

строения гаметофита и апикального роста. Неточность была исправлена Sundene (1963) и Maier (1984), которые, используя культуры водорослей, показали, что гаметофит *H. tomentosus*, хотя и однодомный, морфологически сходен с гаметофитом ламинариевых.

Таблица

**Различия между *Chorda filum* и *Halosiphon tomentosus*  
(по Jaasund, 1957)**

Признак	<i>Chorda filum</i>	<i>Halosiphon tomentosus</i>
Диаметр клеток волоска, мкм	3–20	10–17
Рост волоска	Базальный	Интеркалярный
Функция волоска	Истинный волосок Phaeophyceae	Ассимиляционная
Форма парафиз	Булавовидная	Ланцетовидная или коническая
Число хроматофоров в парафизе	Больше, чем в других частях растения, в т. ч. в волосках	Меньше, чем в волосках
Функция парафиз	Ассимиляционная, защитная	Защитная
Форма корового слоя	Неровные ряды клеток. Парафизы и спорангии в беспорядке.	Ровные ряды клеток. Парафизы и спорангии чередуются
Число спор в спорангии	16	64

В конце XX века по результатам молекулярно-генетического анализа Peters (1998) установил, что *C. filum* и *C. tomentosa* не являются родственными и не образуют кладу: *C. filum* осталась в ветви «продвинутых» ламинариевых, *C. tomentosa* ответвляется гораздо раньше. Это позволило Peters поставить под сомнение принадлежность галосифона к семейству Chordaceae, но он затруднился отнести его к какому-либо другому семейству.

В дальнейшем японские учёные показали, что *H. tomentosus* далёк от Chordaceae. Его следует выделить в отдельное семейство Halosiphonaceae, характеризующееся простыми шнуровидными спорофитами с многоклеточными ассимиляционными нитями и однодомными оогамными гаметофитами (Kawai, Sasaki, 2000).

Другой яркий пример — семейство Phyllariaceae. *Saccorhiza polyschides* и *S. dermatodea* исходно были описаны как виды *Laminaria*. Отдельный род *Saccorhiza* был описан для *S. polyschides* (как *S. bulbosa*) в 1829 г. de la Pylaie, который отметил сходство между этим видом и описанной ранее *L. dermatodea*. Rostafinski (1877) выделяет из ламинариевых род *Phyllaria*, типовым видом для которого становится *Laminaria dermatodea*. Tilden (1935) объединяет филлярию и саккоризу в семейство Phyllariaceae, хотя это и не было принято большинством её коллег. Henry & South (1987), выделяя новый род *Phyllariopsis*, расформируют род *Phyllaria*, перемещают *S. dermatodea* в род *Saccorhiza* и возвращают туда *S. polyschides*. Они приходят к выводу, что Phyllariaceae довольно рано дивергировали от остальных ламинариевых в процессе эволюции, но всё же оставляют семейство внутри порядка Laminariales.

Дальнейшая работа японских учёных (Sasaki et al., 2001) по молекулярно-генетическому сравнению описанных выше водорослей показала их родство с порядком Tilopteridales.

С развитием молекулярно-генетического критерия в систематике водорослей произошли серьёзные изменения, вплоть до переноса отдельных видов или даже целых семейств в другие порядки. Ведётся работа по нахождению морфолого-анатомических и биохимических подтверждений полученным результатам, идёт пересмотр таксономического ранга различных признаков (Sasaki, Kawai, 2000; и др.). Поэтому до сих пор актуален вопрос о соотношении данных молекулярно-филогенетического анализа с другими систематическими критериями.

Особенности ранних стадий развития представителей порядков Laminariales и Tilopteridales могут служить таким критерием. Л. П. Перестенко (1972) указывает, что системы классификации водорослей построены на морфолого-анатомическом сравнении окончательно сформированных талломов и органов размножения. Она использовала различия ранних стадий развития для выделения классов в отделе Phaeophyta.

Принимая во внимание работу Л. П. Перестенко (1972) и современные молекулярные исследования, можно поставить вопрос о значимости сходств на эмбриональном и постэмбриональном этапах развития как систематического критерия при разделении порядков бурых водорослей.

## Список литературы

Перестенко Л. П. Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 7. С. 750–764.

Сайт П., Умтук А. Основы альгологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1990. — 597 с.

Henry E. C., South G. R. *Phyllariopsis* gen. nov. and a reappraisal of the Phyllariaceae Tilden 1935 (Laminariales, Phaeophyceae) // Phycologia. 1987. Vol. 26. № 1. P. 9–16.

Jaasund E. Marine algae from northern Norway II // Bot. Notiser. 1957. Vol. 5. Fasc. 1. P. 205–231.

Kawai H., Sasaki H. Molecular phylogeny of brown algal genera *Akkesiphycus* and *Halosiphon* (Laminariales), resulting in the circumscription of the new families Akkesiphycaceae and Halosiphonaceae // Phycologia. 2000. Vol. 39. P. 416–428.

Maier I. Culture studies of *Chorda tomentosa* (Phaeophyta, Laminariales) // Brit. Phycol. J. 1984. Vol 19. P. 95–106.

Peters A. Ribosomal DNA sequences support taxonomic separation of the two species of *Chorda*: reinstatement of *Halosiphon tomentosus* (Lyngbye) Jaasund (Phaeophyceae, Laminariales) // Europ. J. Phycol. 1998. Vol. 33. P. 65–71.

Rostafinski J. Rzut oka na rodzinę listownic (Laminariaceae) i pierwsze zadady naukowej ich klasyfikacyi // Rozpr. Spraw. Posiedzeh Wydz. Mat. — Przyr. Akad. Umiejct. 1877. Vol. 4. P. 200–233.

Sasaki H., Flores-Moya A., Henry E. C., Müller D. G., Kawai H. Molecular phylogeny of Phyllariaceae, Halosiphonaceae and Tilopteridales (Phaeophyceae) // Phycologia. 2001. Vol. 40. P. 123–134.

Sundene O. Reproduction and ecology of *Chorda tomentosa* // Nytt Mag. Bot. 1963. Vol. 10. P. 159–171.

Tilden J. E. The algae and their life relations. Minneapolis: Univ. Minnesota Press, 1935. — XII + 550 p.



# РОЛЬ ПЫЛЬЦЕВЫХ БИОИНДИКАТОРОВ ИЗ ОСАДКОВ МОРЯ ЛАПТЕВЫХ В РЕКОНСТРУКЦИИ ЭВОЛЮЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И КЛИМАТА ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ СИБИРСКОЙ АРКТИКИ

---

О. Д. Найдина

Послеледниковые отложения с биоклиматическими пыльцевыми индикаторами широко используются для реконструкций растительности и климата. Пыльца высших растений хорошо сохраняется как в континентальных, так и в морских отложениях и относительно легко экстрагируется из осадков. Поэтому пыльцевые спектры создают надёжную основу для качественных и количественных палеореконструкций климата и эволюции растительности.

Представленные материалы освещают роль некоторых пыльцевых биоиндикаторов, содержащихся в морских голоценовых радиоуглерод-датированных ( $AMS^{14}C$ ) осадках, в реконструкции растительности и климата прилегающей к морю Лаптевых суши центральной части Сибирской Арктики.

В целях установления источников поступления пыльцы на шельф моря Лаптевых и выявления особенностей формирования субрецентных пыльцевых спектров первоначально был проведён палинологический анализ препаратов из образцов, отобранных на границе вода — осадок. Затем палинологически были изучены разрезы голоценовых донных отложений, полученные в результате бурения дна моря Лаптевых во время российско-германских экспедиций. Исследование пыльцы проводили при увеличении  $\times 400$ . Для уточнения видовых определений пыльцы растений-индикаторов пыльцевые зёрна изучали в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) в Лаборатории электронной микроскопии биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова.

В субрецентных пыльцевых спектрах из современных осадков моря Лаптевых среди древесных и кустарниковых растений определена пыльца *Picea*, *Pinus*, *Larix*, *Betula*, *Salix*, *Alnus*, среди травянистых растений и кустарничков — пыльца *Ericaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Rosaceae*, *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae*.

Установлено довольно низкое содержание пыльцы локальных растений, таких как *Larix*, *Salix*, Ericaceae, Caryophyllaceae, Papaveraceae, Compositae, Rosaceae, Saxifragaceae, Polygonaceae, Polemoniaceae. Присутствие в современных осадках пыльцы таких региональных растений, как берёза и сосна, отражает региональные особенности развития растительности северо-востока Сибири. Обилие пыльцы хвойных растений в субрецентных спектрах можно рассматривать как индикатор изменения границы распространения древесной растительности при интерпретации палеоспектров.

Голоценовые донные осадки моря Лаптевых характеризуются разнообразным таксономическим составом пыльцы хвойных и берёз. Обнаружены дочетвертичные пыльцевые зёрна хвойных деревьев.

По-прежнему остаётся трудность видовых определений голоценовой пыльцы. Определение пыльцы сосны на уровне световой микроскопии возможно лишь до подрода, пыльца берёзы определяется до секции, что явно недостаточно для реконструкций эволюции растительности и климатических условий. По данным СЭМ-анализа установлено, что региональная пыльца хвойных принадлежит представителям *Pinus pumila* (Pall.) Regel и *P. sylvestris* L. СЭМ-исследование эскины изученных пыльцевых зёрен сосен подтвердило полиморфизм пыльцы хвойных. С помощью СЭМ подтверждено, что основная масса пыльцы берёз из проб скважин северо-восточной части моря Лаптевых принадлежит к пыльце кустарниковых форм берёз, типичных для тундровой зоны. Так как северная граница распространения берёзы совпадает с прохождением изотермы средней июльской температуры в Арктике, пыльцу берёзы можно считать индикатором летней температуры в голоцене на севере Сибири.

При изучении осадков голоцена выявлено два термических оптимума послеледниковья. Выявленные два максимума пыльцы сосны и кедрового стланика отражают постепенное потепление и увлажнение климата региона в результате неравномерного хода послеледниковой трансгрессии моря. Предполагается, что в наиболее тёплое время древесная растительность продвигалась к северу на 350 км. Возрастание приноса пыльцы древесных растений на шельф позже 9 тысяч лет назад совпадает с инвазией линии леса к северу во время повышения температуры воздуха и увлажнённости. В это время на суше тундровая растительность сменялась лесотундровой, развивалась максимальная стадия трансгрессии моря и проявлялась тенденция к потеплению.

Цель нашей публикации — обратить внимание на некоторые секционные и видовые диагностические признаки бальзамических и чёрных тополей, свидетельствующие о прежней гибридизации между ними или полезные при определении видов и их современных гибридов. Неумение различать и правильно определять соответствующие виды и гибриды привело к утверждению «мифа» о широком использовании в озеленении российских городов чистых видов тополей, в том числе и тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.). Другим «мифом», по нашему мнению, является представление о наличии в озеленении большого числа стабилизировавшихся гибридогенных видов, или нотовидов, которые законно носят свои бинарные названия.

Определение видов в роде *Populus* L. следует вести в два этапа, которые нельзя смешивать. На первом этапе нужно установить секционное положение данного вида или гибрида и только потом приступать к выяснению видовой принадлежности экземпляра. Это важно потому, что некоторые гибриды по форме листовой пластинки и другим бросающимся в глаза признакам имитируют те или иные «чистые» виды, которые даже не являются родительскими для данного гибрида. Кроме того, многие возвратные межсекционные гибриды очень похожи на соответствующие «чистые» виды, если не обращать внимания на ряд малозаметных признаков другой секции.

Произрастающие в России местные и культивируемые виды тополей естественно объединяются в 2 подрода. Типовой подрод *Populus* включает белые тополя (*Populus*) и осины (*Trepidae* Dode), которые иногда рассматривают в ранге секций. Второй подрод — *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky — включает секцию бальзамических тополей (*Tacamahaca* Spach) и секцию чёрных тополей (*Aigeiros* Duby) (Rehder, 1949; Цвелёв, 2001; Скворцов, 2010). Гибриды между представителями разных подродов в Московском регионе не наблюдались, но внутри обоих подродов имеются всевозможные внутрисекционные и межсекционные гибриды (Майоров и др., 2012). Далее мы сосредоточим внимание на подроде *Tacamahaca* — на чёрных и бальзамических тополях.

Наиболее удобные общие (секционные) признаки чёрных тополей — это отсутствие желобка на верхней стороне черешка, отчётливая сплюснутость черешка с боков и отсутствие опушения на нём. Кроме того, листовые пластинки нормально развитых листьев обычно не более чем в полтора раза длиннее своей ширины, отчётливо дельтовидны или ромбовидны (точнее — образуют четырёхугольник с двумя короткими и двумя длинными сторонами), имеют прямое или ширококлиновидное основание, по краю с просвечивающей каймой шириной 0,2 мм, снизу только чуть бледнее, чем сверху. Почки слабо смолистые.

Наиболее удобные общие признаки бальзамических тополей — это широкий желобок на верхней стороне черешка и округлость черешка в сечении (иногда черешок чуть сплюснут, но сверху и снизу, реже едва-едва сплюснут с боков). Кроме того, черешки иногда очень короткие и обычно бывают в той или иной степени опушены, реже — голые. Листовые пластинки обычно в 1,5–6 раз длиннее своей ширины, с плавными очертаниями (яйцевидные, ланцетные, грушевидные), обычно с округлым или клиновидным основанием. Край без просвечивающей каймы. Нижняя сторона листа значительно бледнее верхней (кроме *Populus simonii* Carrière с очень маленькими листьями и голыми черешками). Почки сильно смолистые.

Гибриды чёрных и бальзамических тополей характеризуются промежуточными признаками. Особенно хорошо они узнаются по узкому и иногда прерывающемуся желобку на верхней стороне многих или некоторых черешков. Характерна также сплюснутость черешков с боков (особенно в верхней половине черешка). Листовая пластинка по длине не более чем в 1,5–2,5 раза превышает ширину. Её форма разная, но не узколанцетная и не дельтовидная. Край с очень узкой (до 0,1 мм) просвечивающей каймой.

Обращаем внимание на количественный характер перечисленных признаков. Чёткое преобладание признаков одного из родителей, а также менделевское расщепление признаков у второго гибридного поколения, по нашим наблюдениям, для тополей не характерны. Это означает, что большинство диагностических признаков определяется полигенным механизмом, и это важно для уяснения статуса гибридов: «классические» гибриды или стабилизировавшиеся гибридогенные виды. Мы считаем большинство тополей нашего озеленения именно гибридами. Иллюзия стабилизации признаков возникает из-за

полигенного механизма наследования, когда усреднённый облик городского тополя определяется исходной «концентрацией» генов родительских видов. В Москве, например, усреднённый городской тополь (промежуточный между *P. ×sibirica* G. V. Krylov и *P. ×nevensis* P. Bogdan.) имеет желёзки в основании листовой пластинки примерно у трети листьев, так как здесь иногда высаживался тополь дельтовидный (*P. deltoides* Bartram ex Marshall) с такими желёзками на всех листьях, а в сборах тополей из Тулы, которые в 2014 г. передала нам на определение Л. В. Хорун, листьев с желёзками было гораздо меньше, то есть усреднённый городской тополь в Туле ближе к *P. ×sibirica*. Кроме того, тополя городского озеленения сильно варьируют по многим признакам в пределах единого гибридного комплекса. Поэтому бинарные названия, которые мы приписываем образцу, иногда условны: мы указываем, к какому «идеальному» гибриду ближе данный образец. Если бы имелись стабилизировавшиеся и частично изолированные гибридогенные виды, то картина была бы более простой. Мы же имеем дело с очень большим набором характерных обликов, которые каждый раз заново возникают при том или ином составе и соотношении родительских видов. Наиболее частым из этих обликов и присвоены бинарные названия. Характерность этих обликов усиливается из-за размножения тополей в питомниках черенкованием и корневыми отпрысками.

Не исключено, что термин «гибридогенный вид» более применим к некоторым «чистым» природным видам тополей, если они образовались или видоизменились в результате давно произошедшей гибридизации, а позднее оказались географически защищены от непрерывной дестабилизирующей гибридизации. Простым и в то же время убедительным доказательством такой прежней гибридизации является разница в форме листовой пластинки у американских и российских бальзамических тополей. Американские бальзамические тополя (*P. balsamifera*, *P. trichocarpa* Torr. et Gray) часто имеют усечённое или слегка сердцевидное основание листовой пластинки, в чём мы убедились, изучив гербарные сборы А. К. Скворцова из Северной Америки (МНА). Но примерно такое же основание листа имеют несколько близких видов или подвидов американских чёрных тополей, широко известных как тополь дельтовидный. Что же касается наших сибирских бальзамических тополей (*P. suaveolens* Fisch., *P. laurifolia* Ledeb.), ареалы которых частично или почти перекрываются с ареалом тополя

чёрного (*P. nigra* L.), то для них такие основания не характерны, как и для тополя чёрного. Интересно, что особенно сходны своими клиновидными основаниями тополя лавролистный и чёрный, ареалы которых значительно перекрываются.

Отсюда можно сделать предположительный вывод, что распад общего секционного предка бальзамических тополей на виды и формирование облика новых видов могли происходить не только по мере приспособления к местным климатическим и прочим условиям, но также под влиянием потока генов от разных видов чёрных тополей. Это подтверждает идею сетчатой эволюции рода *Populus* (Eckenwalder, 1996), и возможность сетчатой эволюции нужно учитывать при интерпретации результатов молекулярных исследований.

## Список литературы

Майоров С. Р., Бочкин В. Д., Насимович Ю. А., Щербаков А. В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. — 412+120 (цв.) с.

Скворцов А. К. Систематический конспект рода *Populus* в восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюл. Гл. бот. сада РАН. 2010. Вып. 196. С. 62–73.

Цвелёв Н. Н. О тополях Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 2. С. 70–78.

Eckenwalder J. E., Stettler R. F., Bradshaw H. D., Heilman P. E., Hinckley T. M. Systematics and evolution of *Populus* // *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Ottawa: NRC Research Press, 1996. P. 7–32.

Rehder A. *Manual of cultivated trees and shrubs*. New York: The Macmillan Company, 1949. — 996 p.

# ЭВОЛЮЦИЯ, МОРФОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ МАРАТТИЕВЫХ ПАПОРОТНИКОВ ИЗ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПРИУРАЛЬЯ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ГЕОИСТОРИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ

---

С. В. Наугольных

К началу 80-х годов прошлого века из перми Приуралья, вместе с прилегающими к нему районами Русской платформы относящегося палеофитогеографически к Западной Ангариде, было описано в общей сложности около пятидесяти видов папоротников. Значительная часть этих видов была представлена стерильными листьями, однако некоторые виды были установлены по остаткам с сохранившимися спороношениями, что позволило выяснить их систематическое положение.

К настоящему времени на материале из нижнепермских отложений Приуралья наиболее полно охарактеризован вид мараттиевых папоротников *Convexocarpus distichus* (Naugolnykh) Naugolnykh (рис.).

Для этого вида характерны радиально-симметричные синангии, расположенные близко друг к другу двумя параллельными рядами вдоль средней жилки фертильного пёрышка. Диаметр синангиев варьирует от 1,3 до 1,8 мм. Каждый синангий состоит из 8–10 спорангиев, сросшихся своими основаниями. Апикальные части спорангиев оттянутые, приострѐнные. Они остаются свободными. Обычно синангии заметно асимметричны за счёт прирастания одной из сторон к листовой пластинке фертильного пёрышка. Наиболее хорошо развитые фертильные пёрышки несут 6–7 пар синангиев. Синангии прикреплены к базальной части боковых жилок, как правило, на расстоянии 0,3–0,4 мм от средней жилки фертильного пёрышка. Каждый синангий состоит из восьми, реже — девяти или десяти спорангиев, срастающихся своими краями почти на всю длину, за исключением своей приверхушечной части. В центральной части синангия располагалась плацента (рецептакулюм), к которой прикреплялись спорангии. Спорангии удлинѐнные, с закруглѐнными основаниями и приострѐнной или оттянутой верхушкой. Длина спорангиев — 0,7 мм при максимальной ширине 0,2 мм. Стенка спорангиев многослойная, состоявшая из четырёх-пяти слоѐв клеток. Поскольку синангии обычно сохраняются «лежащими

на боку», наблюдатель, как правило, видит только четыре спорангия, принадлежавших обращённой к наблюдателю стороне синангия. Длина синангия равна 0,7 мм при максимальной ширине 0,6 мм.

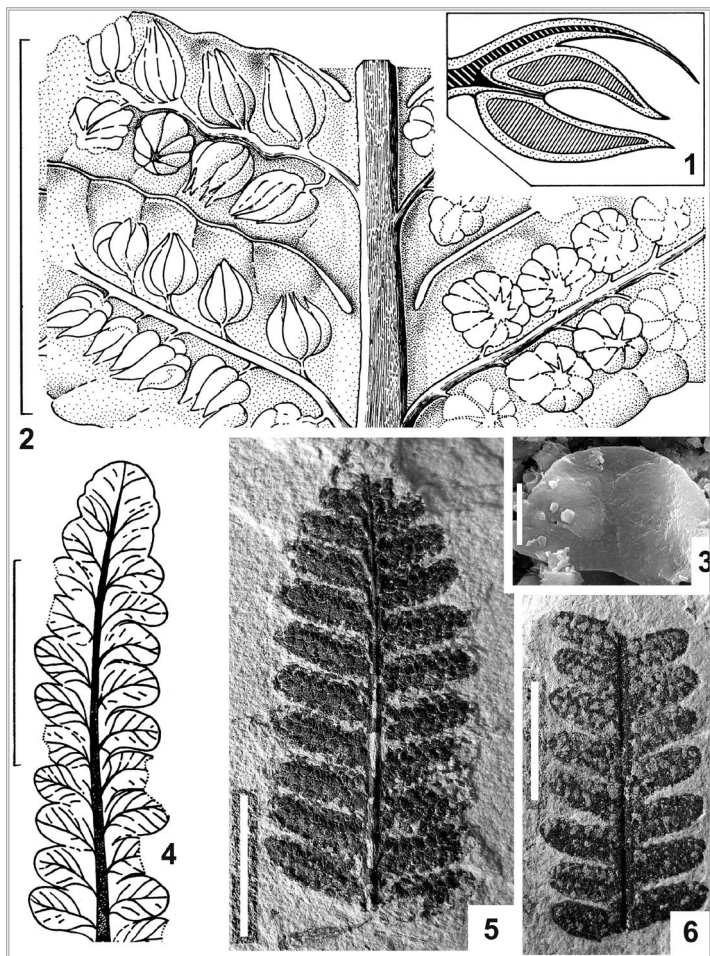


Рис.. *Convexocarpus distichus* (Naugolnykh) Naugolnykh.

1 — строение синангия (продольное сечение, вне масштаба);

2 — фертильное перо; 3 — спора, сохранившаяся *in situ*;

4 — стерильное перо; 5 — терминальная часть фертильного пера

последнего порядка; 6 — средняя часть фертильного пера последнего порядка. Длина масштабной линейки — 1 см (2, 4–6); 10 мкм (3).

Нижняя пермь, кунгурский ярус Приуралья  
(точные привязки см. в: Naugolnykh, 2013)



Из спорангиев *Convexocarpus distichus* были выделены споры, сохранившиеся *in situ*. Споры округлых очертаний, с отчётливым трилетным тетрадным рубцом. Диаметр спор — 40–50 мкм. Лучи рубца не доходят до края (экватора) споры на 1/3 радиуса споры. Споры слабо окаймлённые, слегка сплюснутые в своей приэкваториальной части. Поверхность спородермы шагреневая, с мелкими бороздками и бугорками около 0,01 мкм в диаметре, иногда с отдельными бородавками (*verrucae*). Очень сходные споры характерны для мараттиевых папоротников рода *Acithea* Schimper (Zodrow et al., 2006). В дисперсном состоянии споры этого типа относятся к роду *Verrucosisporites* Ibrahim (в том случае, если у них верушки хорошо развиты и покрывают большую часть поверхности) или к роду *Punctatisporites* Ibrahim. Споры обоих типов встречаются в инситуном положении в спорангиях мараттиевых папоротников (Balme, 1995).

Формальный вид *Pecopteris uralica* Zalessky, установленный, по всей вероятности, по стерильному перу последнего порядка, принадлежащему *Convexocarpus distichus*, обладает, как это было отмечено уже при первоописании этого вида М. Д. Залесским (Zalessky, 1939), большим сходством с видом *Pecopteris unita* Brongniart из верхнего карбона и нижней перми Евразии. Существует сходство этого вида и с другими пекоптеридами из верхнего палеозоя Евразии. Так, например, *P. uralica* очень напоминает ювенильные перья вида *P. hispanica* Wagner из ступени Испания, но отличается простыми латеральными жилками, которые у *P. hispanica* в средней и базальной части перьев последнего порядка однократно бифуркируют.

Уменьшение количественного участия мараттиевых и одновременное появление некоторых групп, традиционно считающихся типично мезозойскими (*Osmundaceae*) в пермских отложениях Приуралья было вызвано как филогенетическими и эволюционно-морфогенетическими процессами, так и региональными климатическими изменениями, обусловленными геодинамическими процессами (прежде всего, поднятием Палеоурала и завершением последних фаз герцинского орогенеза), а также общей глобальной тенденцией к аридизации климата, имевшей место во второй половине перми и в начале триаса.

В современной растительности северного полушария мараттиевые не произрастают в районах севернее 30 градусов с. ш., а в южном полушарии они также приурочены к районам с очень тёплым и влажным климатом и безморозными зимами (Новая Зеландия, Австралия).

Можно предположить, что и в геологическом прошлом мараттиевым были свойственны такие же эколого-климатические предпочтения, что позволяет использовать эту группу папоротников в качестве таксонов-маркеров для палеоклиматических реконструкций. Учитывая, что Палеоурал в пермском периоде имел субширотное расположение, а также то, что в пермских флорах Сибири мараттиевые неизвестны, можно предположить, что именно по Уральским горам проходила северная граница тропической (вместе с субтропической) и бореальной природных зон в пермском периоде.

Многочисленные мараттиевые известны из верхнекаменноугольных и пермских отложений Катазии. Местонахождения с остатками катазиатских и еврамерийских мараттиевых, нередко представляющих одни и те же или очень близкие роды, образуют широкую полосу палеосубширотного простирания, соответствующую расположению экваториального и двух тропических поясов позднего палеозоя.

## Список литературы

*Balme B. E.* Fossil *in situ* spores and pollen grains: an annotated catalogue // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. Vol. 87. P. 81–323.

*Naugolnykh S. V.* Permian ferns of Western Angaraland // Paleontol. J. 2013. Vol. 47. № 12. P. 1379–1462.

*Zalessky M. D.* Végétaux du Permien du Bardien de l'Oural // Problems of Paleontology. 1939. Vol. 5. P. 329–374.

*Zodrow E. L., Simunek Z., Cleal C. J., Bek J., Psenicka J.* Taxonomic revision of the Palaeozoic marattialeean fern *Acitheca* Schimper // Rev. Palaeobot. Palynol. 2006. Vol. 138. P. 239–280.

# ГЕНОМНЫЙ СОСТАВ И ГИБРИДИЗАЦИЯ В РОДЕ *POA* L. S.L.: ДАННЫЕ МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

---

Н. Н. Носов, Е. О. Пунина,  
Э. М. Мачс, А. В. Родионов

Семейство Злаки (Poaceae) — хороший модельный объект для изучения процессов гибридизации.

Эффективным способом исследования межродовой гибридизации оказались методы сравнительного анализа последовательностей ядерного генома и генома хлоропластов. Как известно, в большинстве случаев хлоропластные геномы наследуются по материнской линии, в то время как ITS-последовательности получены гибридом от обоих родителей. Наши предыдущие исследования обнаружили ряд случаев сетчатой эволюции в роде *Poa* s.l. и трибе Poeae (Родионов и др., 2010). При сравнении последовательностей ядерного и хлоропластного генома европейских мятликов были выявлены гаплотипы, примерно соответствующие группам секций (Soreng et al., 2010). В нашем докладе мы представляем «геномную систему» рода *Poa* s.l. и некоторых родственных таксонов. Подобное указание состава гаплотипов, маркирующих геномный набор аллополиплоидных видов, может служить одним из шагов к созданию филогенетической системы гибридогенных таксонов.

В молекулярно-филогенетическом анализе использовались последовательности ITS1–5.8S рПНК — ITS2 ядерного генома, *trnT-trnL* и *trnL-trnF* хлоропластного генома. Филогенетические деревья построены по методу Байеса с помощью программы Mr. Bayes 3.1 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001), при 1000000–2000000 репликациях, с сохранением каждого десятого древа. Гаплотипы видов *Poa* и некоторых родственных родов приведены по Soreng et al. (2010), названия даны по хлоропластным геномам.

Довольно большую группу таксонов, в более ранних системах относимых к мятликам или считавшихся переходными к *Poa* s.str., теперь относят к базальным Poinae. Так, туда входят виды *Poa* подрода *Andinae*, теперь относящиеся к роду *Nicoraepoa*, отличающиеся от *Poa* s.str.,

в частности, наличием остей. Род *Arctopoa*, ранее объединявшийся с *Poa* s.str. (Пробатова, 1970), но отличающийся рядом морфологических признаков, видимо, является гибридным — по материнской линии он родственен примитивным мятликам секции *Sylvestres* (пластидный геном Y), а по отцовской — группе, в которую входят *Arctagrostis*, *Arctophila*, *Dupontia* и др., удалённые от *Poa* s.str. Ядерный геном *Arctopoa* мы называем геномом T. На пластидном филогенетическом древе различий между видами *Poa* s.l. секции *Sylvestres*, *Arctopoa* и базальными *Poinae* меньше, они входят в одну большую общую кладу с *Poa* s.str., поэтому мы предлагаем назвать их пластидные геномы разными подтипами генома Y. Возможно, *Arctopoa* близки и к предковым таксонам *Poa* s.str. На древе, построенном по результатам анализа хлоропластных последовательностей, выделяется отдельная кладка, включающая подтрибу *Puccinelliinae*, куда входят виды рода *Puccinellia* и группа родов бывшего *Colpodium* s.l. Следуя Soreng et al. (2010), мы также считаем геномы этой клады вариантами Y. Морфологические отличия представителей этой подтрибы от *Poinae* довольно слабые. По хлоропластным генам виды *Catabrosa* расходятся на две клады: южноамериканский горный вид *Catabrosa werdermannii* (геном Ycat) родственен видам *Phippsia* и *Puccinellia*, а сибирская раса *Catabrosa aquatica* (возможно, отдельный вид), группируется с видами *Paracolpodium* (геном Ypar). По ядерным генам ITS1–5.8S рРНК — ITS2 *Catabrosa* и *Puccinellia* отходят в разные клады, причём виды *Catabrosa* монофилетичны, поэтому мы называем их ядерный геном Scat. Возможно, что такое расхождение по ядерным и хлоропластным генам отражает случаи межродовой гибридизации, геном высокогорного *Paracolpodium* может присутствовать в геномном наборе горных *Catabrosa*.

В *Poa* s.str. выявлено 10 основных вариантов геномов. На древе, построенном по ITS-последовательностям (рис. 1), и на древе, построенном по хлоропластным генам *trnT-trnL* и *trnL-trnF* (рис. 2), выделяется кладка «базальных *Poa*», обладающих некоторыми примитивными морфологическими чертами (крупная кладка I).

Секция *Ochlopoa* формирует длинную ветвь в составе клады базальных мятликов (геном O). Анализ ядерных и хлоропластных последовательностей подтверждает предположение о гибридном происхождении *P. annua* ( $2n = 28$ ) (Tutin, 1957), причём по материнской линии этот вид ближе к *P. infirma*, а по ITS — к *P. supina*. Совсем иную

геномную природу имеет ряд однолетних восточноазиатских мятликов, ранее относимых к секции *Ochlopoa*. Видимо, эта секция гибридогенна. ITS *P. acroleuca* и *P. sikkimensis* родственны геномам северо-пацифических мятликов (геном Hрасific, не родственный базальным *Poa*), а ITS *P. hisauchii* и *P. burmanica* группируются с видами *Stenopoa* (геном S, вне группы базальных *Poa*). Хлоропластный геном у *P. burmanica* и *P. sikkimensis* близок к таковому представителей секции *Homalopoa* — *P. hybrida* и *P. chaixii* (H-геном).

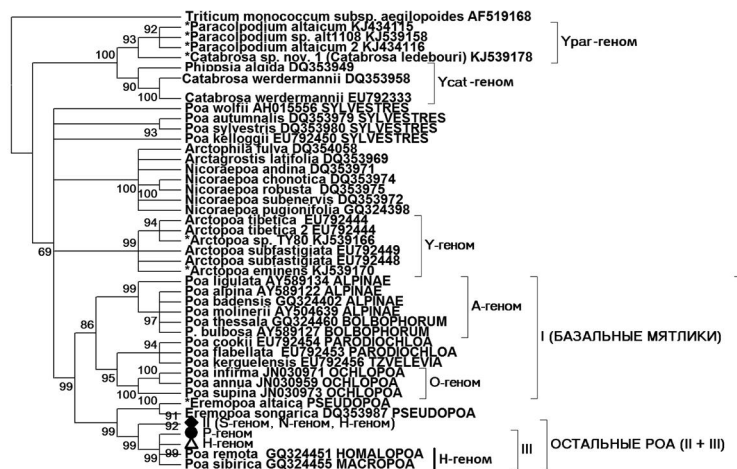


Рис. 1. Филогенетическое дерево, построенное по результатам анализа участка ITS1 — ген 5.8S рРНК — ITS2 методом Байеса

К базальным мятликам относятся типовые виды секций *Alpinae* (*P. alpina*) и *Bolbophorum* (*P. bulbosa*) вместе с рядом родственных видов (A-геном). Но не все виды этих секций несут тот же самый геном. Кавказско-переднеазиатский диплоид *P. densa* по материнской линии родственен видам секции *Macropoa* (H-геном). Он мог приобрести утолщение внизу стебля независимо от других видов или быть палеоплоидом. Переднеазиатский *P. sinaica*, морфологически близкий к *P. bulbosa*, по хлоропластным генам близок к некоторым видам секций *Oreinos* и *Secundae* и *P. media* из секции *Alpinae* (все — геном N). Возможно, это результат межсекционной гибридизации.

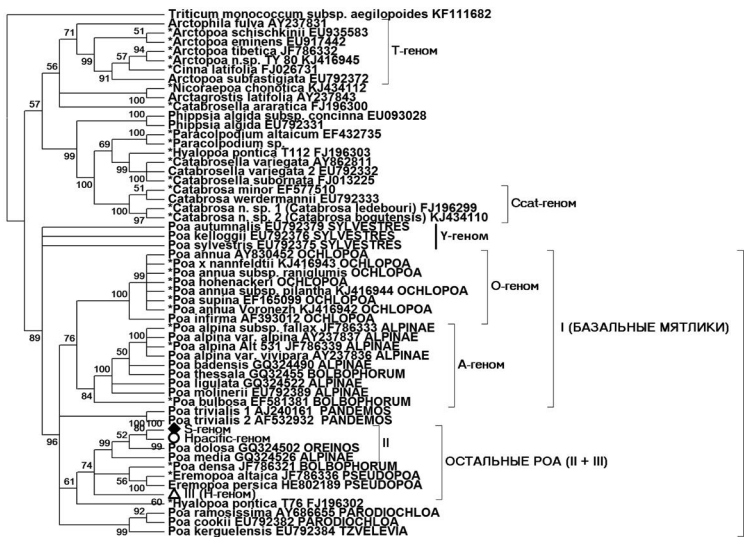


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное по результатам анализа участка *trnL-trnF* методом Байеса

Основная группа мятликов разделяется на две очень крупные клады (клада II и III), одна из которых условно соответствует группе секций *Stenopoa*, *Tichopoa* и родственных видов (S-геном), вторая — секции *Poa* и группе диплоидных родственников — её возможных предков. Почти вся первая клада — полиплоидная, а значит, гибридогенная. К S-геномам этой клады относятся также хлоропластные геномы *P. veresczaginii* (sect. *Nivicolae*) и видов секции *Abbreviatae*. Хлоропластным геномам S-типа видов этих секций более отдалённо родственен пластидный V-геном *P. trivialis* (sect. *Pandemos*). Кладе видов с S-геномом по ITS-последовательностям родственна большая группа северотихоокеанских мятликов, у них геном Hрасific. Виды секции *Malacanthae* произрастают в арктических широтах или на побережье Тихого океана, а виды секции *Poastena*, возможно, происходят от гибридизации видов секции *Stenopoa* и секции *Poa*. Следов секции *Stenopoa* в геномном наборе у этой секции мы не видим. По хлоропластным сиквенсам эта клада не выделяется, виды *Malacanthae* и *Poastena* не отличаются от секции *Poa*.

Диплоидные родственники типовой секции (клада III) по ITS родственны консенсусной последовательности ITS для всех *Poa* s.str.

и не формируют отдельной клады, поэтому ядерные геномы видов всей клады III мы называем вариантами H-генома. Хлоропластные сиквенсы видов секции *Homalopoa*, напротив, хорошо отличаются от таковых у видов секции *Poa*; для последней выделен отдельный хлоропластный геном P. По ITS секция *Poa* разделяется на две чёткие группы — группа *P. alpigena* и группа *P. pratensis* вместе с его лесными дериватами. Сравнение ITS показывает, что виду *P. alpigena* родственны два вида секции *Malacanthae* — *P. arctica* var. *vivipara* и *P. sublanata* (побережье Баренцева моря) (геном H<sub>alpigena</sub>), хотя другие виды секции *Malacanthae* несут в ядре ITS геном H<sub>acific</sub>.

Таким образом, наши данные показывают гибридогенность большинства таксонов подтрибы Poinae. Мы также обнаружили, что большинство полиплоидных мятликов произошли от межсекционных гибридизаций, включая и те, чьё систематическое положение не было чётко установлено по морфологическим данным. Это прояснило филогенетическую картину евразийских *Poa* в пределах России и сопредельных территорий.

Работа финансировалась грантами РФФИ 12–04–01470, 14–04–01416 и Программой «Динамика генофондов».

## Список литературы

Пробатова Н. С. Мятлики Советского Дальнего Востока. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Владивосток, 1970. — 27 с.

Родионов А. В., Носов Н. Н., Ким Е. С., Мачс Э. М., Пунина Е. О., Пробатова Н. С. Происхождение полиплоидных геномов мятликов (*Poa* L.) и феномен потока генов между Северной Пацификой и суб-антарктическими островами // Генетика. 2010. Т. 46. № 12. С. 1–11.

Huelsenbeck J. P., Ronquist F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny // Bioinformatics. 2001. Vol. 17. P. 754–755.

Soreng R. J., Bull R. D., Gillespie L. J. Phylogeny and reticulation in *Poa* based on plastid *trnF* and nrITS sequences with attention to diploids // O. Seberg, G. Petersen, A. S. Barford, J. I. Davis. (Eds.). Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons.. Aarhus: Aarhus University Press, 2010. P. 619–643.

Tutin T. G. A contribution to the experimental taxonomy of *Poa annua* L. // Watsonia. 1957. Vol. 4. P. 1–10.

# ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ И ЛИХЕНОЛОГИЯ: ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ МЕЖДИСЦИПЛИНАРНОГО СИНТЕЗА

---

*А. А. Нотов*

Эволюционная морфология высших растений является общепризнанным источником таксономической и филогенетической информации. Дальнейшее развитие этой теоретической дисциплины может способствовать достижению качественно нового уровня в исследованиях, посвящённых филогении и эволюции растений. Существенное значение приобретает взаимодействие эволюционной морфологии с активно формирующейся в настоящее время эволюционной биологией развития. Актуально также выявление других возможных направлений междисциплинарного синтеза знаний.

Теоретическая морфология высших растений стала уже вполне сформированной научной дисциплиной. Общая и эволюционная морфология низших организмов только начинает выделяться из разнопланового массива материалов по альгологии и микологии (Змитрович, 2010). Для выявления наиболее общих закономерностей структурной эволюции растений может быть полезно сопоставление основных модусов преобразования структурно-функциональной организации высших растений и водорослей. Не менее интересны в этом отношении лишайники, включающие в состав своих талломов в отличие от нелихенизированных грибов водоросли. Наличие автотрофного организма в качестве структурного компонента обусловило актуальность решения в ходе эволюции задач, связанных с увеличением эффективности функционирования слоевища и его элементов как фотосинтезирующих структур. Лихенологи неоднократно обращали внимание на сходство анатомического строения слоевища лишайника и листа растения, на аналогию цифелл и устьиц, ризин и корней, подобие вариантов ветвления (Nienburg, 1926; Sanders, 2001). Такое сходство стали рассматривать как результат эволюции, направленной на интеграцию микобионта с фотобионтом, а сами лишайники — как объект, который будет способствовать взаимодействию микологии и морфологии растений (Sanders, 2001, 2006). Глубина независимых сходств



оказывается ещё более полной, если сопоставить основные модусы структурной эволюции лишайников и высших растений.

Так же как и у растений, оптимизация в использовании ресурсов окружающего пространства у лишайников достигалась посредством реализации способности к ветвлению. Во многих группах лишайников она была сопряжена с переходом к ортотропному росту, который способствовал уменьшению площади поверхности, контактирующей с субстратом (Еленкин, 1907; Котлов, 1995). Однако благодаря симбиотическим отношениям с микобионтом у лишайников эта поверхность выполняет лишь функцию прикрепления слоевища. Ветвление способствовало увеличению показателей, характеризующих отношение площади фотосинтезирующей поверхности к общему объёму таллома. Именно они определяют интенсивность фотосинтеза и объём пластических веществ на единицу массы фотобионта (Еленкин, 1907; Котлов, 1995).

Дальнейшая прогрессивная эволюция лишайников с цилиндрическими осями и формирующихся кустистых форм была связана с дифференциацией плоских фотосинтезирующих структур (Notov, 2014). Выявляется некоторое сходство с процессом возникновения листьев у высших растений. При этом, как и в случае высших растений, у которых листья могли возникать энационным или теломным путём (Мейер, 1958; Тимонин, 2007), образование специализированных латеральных структур лишайников происходило разными способами. В качестве аналогов энациев можно рассматривать филлокладии, встречающиеся в семействах Cladoniaceae и Stereocaulaceae. Образование других латеральных структур было связано с дифференциацией и специализацией осевых элементов, что определяет сходство этого модуса с теломным способом формирования листьев у высших растений. К числу таких латеральных структур лишайников можно отнести, например, филлокладиоидные веточки видов рода *Stereocaulon* Hoffm., короткие боковые оси, выросты, фибриллы у видов *Usnea* Dill. ex Adans.

Наружные гифы псевдоподициев некоторых видов рода *Stereocaulon* формируют войлочный покров (см. Notov, 2014). Он максимально развит в условиях повышенной солнечной инсоляции и подобен обильному опушению из трихом у высших растений-ксерофитов. Такая связь иллюстрирует универсальность общих тенденций экологической эволюции.

В качестве магистральной линии эволюции жизненных форм семенных растений нередко рассматривают переход от древесных форм к травянистым. Описаны разные модусы таких преобразований (Хохряков, 1981). У лишайников также можно выделить кардинальный путь эволюционной трансформации биоморф. Он связан с формированием кустистых форм в разных таксонах и биоморфологических группах (см. Notov, 2014). Образование кустистых лишайников было сопряжено с реализацией тенденции к ортотропному росту и с усилением интенсивности ветвления (Еленкин, 1907; Котлов, 1995; Notov, 2014). Сильно разветвлённые кустистые слоевища и подеции формировались в разных таксонах независимо. Значительный параллелизм в эволюции жизненных форм (Котлов, 1995; Tehler, Irestedt, 2007; Notov, 2014) позволяет предположить, что они образовались на разной структурной основе.

Формирование кустистой формы могло осуществляться на базе листоватой и накипной биоморф. Например, в семействе Parmeliaceae образование радиально-кустистых форм могло происходить на основе листоватых и уплощённо-кустистых биоморф (*Cetraria* Ach.). В некоторых случаях радиально-кустистые слоевища могли появляться в результате скручивания в трубку листовидных осей и срастания их краёв (*Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kamefelt et Thell). Образование уплощённо-кустистых и близких к ним листоватых форм происходило на базе листоватых или субфолиатных форм Parmeliaceae. Например, в родах *Hypogymnia* (Nyl.) Nyl., *Pseudevernia* Zopf, *Xanthoparmelia* (Vain.) Hale есть виды с сильноразветвлённым уплощённо-кустовидным слоевищем (*Hypogymnia imshaugii* Krog, *H. duplicata* (Ach.) Rass., *Pseudevernia cladonia* (Tuck.) Hale et Culb., *Xanthoparmelia chlorochroa* (Tuck.) Hale). Похожие на уплощённо-кустистые листоватые формы можно обнаружить в семействах Lobariaceae, Teloschistaceae. Сильноразветвлённые листоватые формы, напоминающие уплощённо-кустистые, образуются у *Lobaria fendleri* (Tuck. ex Mont.) Lindau. В некоторых случаях на базе листоватых форм формировались карликово-кустистые формы с радиальными и уплощённо-радиальными осями (*Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr., *Teloschistes exilis* (Michaux) Vainio).

Начальные стадии формирования карликово-кустистых и неявнокустистых форм на базе накипной биоморфы, по-видимому, связаны с образованием ортотропных элементов слоевища. Вначале они были

слабо обособленные и очень короткие. Такие бородавчатые, дисковидные или воронковидные структуры есть у некоторых видов рода *Aspicilia* A. Massal. Многие представители этого рода имеют накипное или субфолиатное слоевище. Чётко выраженные вертикальные элементы формируются у *A. transbaicalica* Oхner. У *A. hispida* Mereschk. образуются близкие к карликово-кустистым формы. Сходная тенденция проявилась в других систематических группах (*Endocarpon pulvinatum* Th. Fr.).

Формирование кустистых форм могло осуществляться на базе слоевищ с плотными цилиндрическими, полыми трубчатыми, пластинчатыми, сцифовидными, сетчатыми осями. В некоторых группах морфогенез кустовидной формы был сопряжён с формированием полостей и отверстий. В группах с преобладанием кустистых биоморф возможны переходы от форм с радиальными осями к формам с уплощёнными и плоскими осями. В семействе Ramalinaceae, где преобладают радиально-кустистые формы, много видов с плоскими плотными осями (*Ramalina fraxinea* (L.) Ach. и др.). На основе пластинчатых осей смогли сформироваться сетчатые оси (*Ramalina menziesii* Taylor). В семействах Stereocaulaceae и Cladoniaceae кустистые формы возникали в результате дифференциации слоевища на вертикальную и горизонтальную системы. При внешнем сходстве подеции в этих группах имеют разную морфологическую природу.

На примере Roccellaceae было убедительно показано, что кустистые формы параллельно и неоднократно возникали в разных группах семейства, что согласуется с данными последних филогенетических исследований (Tehler, Irestedt, 2007). По-видимому, параллелизм в структурной эволюции получил широкое распространение в семействах Parmeliaceae, Cladoniaceae, Teloschistaceae (см. Notov, 2014).

Всё это свидетельствует об актуальности продолжения сравнительных функциональных и эволюционно-морфологических исследований в лихенологии и ботанике (Sanders 2001, 2006). Они позволят оценить глубину параллелизмов в структурной эволюции этих групп, полнее раскрыть функциональный и морфогенетический аспекты эволюционных трансформаций. Именно такое понимание определит перспективы использования материалов по эволюционной морфологии в исследованиях по таксономии и филогении, будет способствовать решению проблемы соотнесения молекулярных и морфологических данных.

## Список литературы

*Еленкин А. А.* Орто- и плагиотропный рост с биомеханической точки зрения у лишайников и некоторых других низших споровых // Бот. журн. 1907. Т. 35. № 3 (2). С. 19–61.

*Змитрович И. В.* Эпиморфология и тектоморфология высших грибов. СПб.: Folia Cryptogamica, 2010. — 272 с.

*Котлов Ю. В.* О моделировании эволюции основных жизненных форм лишайников // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 26–30.

*Мейер К. И.* Морфогения высших растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1958. — 255 с.

*Тимонин А. К.* Ботаника. Т. 3: Высшие растения. М.: Издат. центр «Академия», 2007. — 352 с.

*Хохряков А. П.* Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. — 168 с.

*Nienburg W.* Anatomie der Flechten // Linsbauer K. (Hrsg.). Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. 6. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1926. S. 50–78.

*Notov A. A.* Fruticose lichens: structural diversity, taxonomic characteristics and evolution // Wulfenia. 2014. Vol. 21. P. 21–32.

*Sanders W. B.* Lichens: the interface between mycology and plant morphology // BioScience. 2001. Vol. 51. № 12. P. 1025–1035.

*Sanders W. B.* Feeling for the superorganism: expression of plant form in the lichen thallus // Bot. J. Linnean Soc. 2006. Vol. 150. № 1. P. 89–99.

*Tehler A., Irestedt M.* Parallel evolution of lichen growth forms in the family Roccellaceae (Arthoniales, Ascomycota) // Cladistics. 2007. Vol. 23. № 5. P. 432–454.

# СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ АЗИАТСКИХ ВИДОВ РОДА *Schefflera* S.L.: ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНЫХ ПРИЗНАКОВ

---

М. С. Нуралиев, К. М. Вальехо-Роман,  
Т. Х. Самигуллин, А. А. Оскольский

Азиатские виды рода *Schefflera* представляют собой монофилетическую группу, хорошо очерченную морфологически и географически и включающую более 300 видов, т.е. около четверти представителей всего семейства Araliaceae (Plunkett et al., 2005; Frodin et al., 2010). Азиатская группа (называемая также Asian *Schefflera* clade) является одной из нескольких групп в пределах рода *Schefflera* в его традиционном понимании, находящихся друг с другом лишь в отдалённом родстве, что нарушает естественность этого рода. В настоящее время уточняются филогенетические взаимоотношения между видами в каждой группе и готовятся таксономические ревизии этих групп. Поскольку укрупнение рода *Schefflera* до монофилетического состояния привело бы к включению в него подавляющего большинства видов семейства Araliaceae, предпочтительным является разбиение рода на более мелкие, в соответствии с группами родства. В некоторых случаях в эти группы, помимо видов *Schefflera*, попадают представители других родов в их традиционном понимании. Соответственно для представителей всех групп рода *Schefflera*, кроме самой малочисленной, содержащей типовой вид рода, предстоит выбрать другие родовые названия. Так, все виды меланезийской группы были недавно отнесены к роду *Plerandra* (Plunkett, Lowry, 2012; Lowry et al., 2013), что явилось первым шагом в формальном разбиении рода *Schefflera* s.l.

С вопросом об отнесении азиатских видов *Schefflera* s.l. к тому или иному роду (или родам) тесно связана проблема внутренней классификации этой обширной группы. Прежде чем определять ранг этой группы и входящих в неё более мелких групп и устанавливать формальные таксоны, следует реконструировать филогенетические связи внутри группы и вычленить признаки, которые можно будет использовать при объединении видов в надвидовые категории.

Мы проводим сопоставление молекулярно-филогенетических данных с разбиением видов на группы по ряду морфологических признаков. Используемая нами молекулярно-филогенетическая реконструкция имеет в основе недавно опубликованное нами дерево (Nuraliev et al., 2014), построенное с использованием маркера ITS ядерной рибосомной ДНК, значительно дополненное новыми образцами. Большинство морфологических признаков рассмотрено нами на оригинальном материале, также с этой целью изучены коллекции HN, HNU, K, LE и др. Сопоставление молекулярных и морфологических данных проведено методом наложения морфологических признаков на молекулярно-филогенетическое дерево.

На полученном дереве азиатская группа *Schefflera* распадается на две субклады. Каждая из субклад подразделяется на более мелкие монофилетические группы без образования град из отдельных видов, что создаёт предпосылку для создания детальной классификации видов.

Мы рассмотрели изменчивость и распределение между видами восьми морфологических признаков. У каждого из признаков внутривидовая изменчивость внутри рассматриваемой группы отсутствует.

(1) Строение сердцевины стебля: цельная / пластинчатая (= септированная). Все виды одной из субклад (субклада 1) обладают пластинчатой сердцевиной, все виды второй (субклада 2) — цельной.

(2) Тип сложного листа: пальчато-сложный / дважды пальчато-сложный / пучковато-сложный. Большинство видов обладают пальчато-сложным листом. Пучковато-сложный лист (Грушвицкий, Скворцова, 1970) имеется только у некоторых видов субклады 1, не образующих монофилетическую группу. Дважды пальчато-сложный имеется только у *S. heterophylla*, расположенной в субкладе 2.

(3) Положение соцветий: терминальное / псевдолатеральное. Большинство видов обладают терминальными соцветиями. Псевдолатеральные соцветия имеются только у нескольких видов субклады 2, три из которых (*S. hemiepiphytica*, *S. subintegra*, *Tupidanthus calyptratus* = *S. pueckleri*) образуют монофилетическую группу, называемую нами Tupidanthus-клада.

(4) Тип синфлоресценции: метёлка / двойная кисть (из элементарных соцветий) (Нуралиев, 2013). Все виды субклады 1 обладают метёлкой. В пределах субклады 2 большая монофилетическая группа целиком характеризуется двойной кистью, кроме того, двойная кисть

имеется ещё у одного вида этой субклады. Также в субкладе 2 для двух групп родства характерна метёлка.

(5) Тип элементарного соцветия: зонтик (включая головку) / кисть. Все виды субклады 2 обладают зонтиком. В субкладе 1 встречаются оба типа элементарных соцветий, причём виды с зонтиками и с кистями перемешаны друг с другом.

(6) Мерность цветка: 5–6 (олигомерные цветки) / 7 и более (полимерные цветки) (Nuraliev et al., 2010, 2011, 2014). Большинство видов обладают олигомерными цветками. Полимерные цветки характерны только для ряда видов субклады 2, включая *Tupidanthus*-кладу.

(7) Стилодии (свободные или объединённые в столбик): наличие / отсутствие. Стилодии имеются у всех видов субклады 1, а также у ряда видов субклады 2, не образующих монофилетическую группу.

(8) Защитная функция чашечки на ранних стадиях развития (опережение чашечкой венчика по темпам развития и её опущение): наличие / отсутствие. Защитная функция чашечки имеется у всех видов субклады 1, а также у ряда видов субклады 2, не образующих монофилетическую группу.

Признак (1) позволяет разбить азиатскую группу *Schefflera* на две подгруппы, соответствующие субкладам в молекулярно-филогенетическом анализе. Также этому способствуют все остальные рассмотренные признаки, поскольку среди них нет такого, который был бы переменным в каждой из субклад (кроме признака 2, где этому противоречит лишь один из видов). Это позволяет предварительно считать молекулярно-филогенетическое дерево не противоречащим морфологическим данным и использовать его как правдоподобную реконструкцию филогении.

Признаки (7) и (8) скоррелированы друг с другом. Так как по ним имеются гомоплазии, причины корреляции между этими признаками заслуживают дальнейшего изучения, в том числе на предмет их возможной функциональной связи. Во всех остальных парах признаков строгая корреляция отсутствует (хотя имеются многочисленные совпадения по морфологическим признакам для конкретных монофилетических групп).

Таким образом, на основании всех полученных данных нам представляется обоснованным формальное выделение таксонов, соответствующих субкладам 1 и 2, а также дальнейшее разбиение (как минимум субклады 2) на таксоны более низкого ранга. В особенности это

касается Turpidanthus-клады, характеризующейся целым набором си-напоморфий (Nuraliev et al., 2014), лишь часть из которых приведена здесь. Предложенные нами признаки позволяют составить морфологическую характеристику для каждой из этих групп.

Работа поддержана РФФИ, проект № 15-04-05836.

## Список литературы

Грушевицкий И. В., Скворцова Н. Т. О новом типе сложного листа. Пучковато-сложный лист видов р. *Schefflera* Forst. et Forst. f. (Araliaceae) // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 4. С. 525–536.

Нуралиев М. С. Структурное разнообразие соцветий видов рода *Schefflera* (Araliaceae) северного Вьетнама // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 3. С. 321–336.

Frodin D., Lowry P. P. II, Plunkett G. M. *Schefflera* (Araliaceae): taxonomic history, overview and progress // Plant Div. Evol. 2010. Vol. 128. P. 561–595.

Lowry P. P. II, Plunkett G. M., Frodin D. G. Revision of *Plerandra* (Araliaceae). I. A synopsis of the genus with an expanded circumscription and a new infrageneric classification // Brittonia 2013. Vol. 65. P. 42–61.

Nuraliev M. S., Degtjareva G. V., Sokoloff D. D., Oskolski A. A., Samigullin T. H., Valiejo-Roman C. M. Flower morphology and relationships of *Schefflera subintegra* (Araliaceae, Apiales): an evolutionary step towards extreme floral polymery // Bot. J. Linn. Soc. 2014. Vol. 175. № 4. P. 553–597.

Nuraliev M. S., Oskolski A. A., Sokoloff D. D., Remizowa M. V. Flowers of Araliaceae: structural diversity, developmental and evolutionary aspects // Plant Div. Evol. 2010. Vol. 128. № 1–2. P. 247–268.

Nuraliev M. S., Sokoloff D. D., Oskolski A. A. Floral anatomy of Asian *Schefflera* (Araliaceae, Apiales): Comparing variation of flower groundplan and vascular patterns // Int. J. Plant Sci. 2011. Vol. 172. № 6. P. 735–762.

Plunkett G. M., Lowry P. P. II Phylogeny and diversification in the Melanesian *Schefflera* Clade (Araliaceae) based on evidence from nuclear rDNA spacers // Syst. Bot. 2012. Vol. 37. № 1. P. 279–291.

Plunkett G. M., Lowry P. P. II, Frodin D. G., Wen J. Phylogeny and geography of *Schefflera*: pervasive polyphyly in the largest genus of Araliaceae // Ann. Missouri Bot. Gard. 2005. Vol. 92. P. 202–224.



# ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ *POA PALUSTRIS* L. (POACEAE) НА ТЕРРИТОРИИ СИБИРИ

---

М. В. Олонова, Н. С. Мезина, В. Д. Шипоша

*Poa palustris* L. — один из наиболее широко распространённых мятликов средней полосы, играющий заметную роль в сложении луговых фитоценозов и являющийся ценным кормовым растением. Наряду с другим мезоморфным видом секции, *P. nemoralis*, этот вид, по предположению Н. Н. Цвелёва (1974), является одним из наиболее древних видов мятликов секции *Stenopoa* Dum. Тем не менее, несмотря на свою древность, *P. palustris*, как и *P. nemoralis*, отличается очень высоким полиморфизмом, одной из причин которого является переход к апомиксису. Несмотря на некоторое сходство с *P. nemoralis*, *P. palustris* отличается голой осью колоска и длинным, у нормально развитых растений обычно превышающим 2 мм, язычком. Н. Н. Цвелёв (1974) отмечает, что смещение границ ареалов *P. palustris* и *P. nemoralis*, имевшее место в плейстоцене, обусловило широкие возможности для гибридизации между ними. Вследствие этого на территории северо-востока Европы и Сибири огромное число популяций *P. nemoralis*, имеет явно гибридогенный характер (Цвелёв, 2009). Популяционно-морфологические исследования сибирских материалов подтверждают эти предположения. Вместе с тем, популяционно-морфологические исследования показали, что плейстоценовое смещение границ отразилось не только на *P. nemoralis*, который в Сибири был во многом поглощён бореальным *P. palustris*. Похоже, что во время плейстоценовых смещений ареалов *P. palustris* и сам претерпел существенные изменения. Хотя среди мезоморфных мятликов секции *Stenopoa* образцы с довольно длинным язычком и голой осью колоска встречаются много чаще, чем с другими комбинациями состояний этих признаков, исследование этой группы на популяционном уровне показало, что найти на территории Сибири «чистую» популяцию *P. palustris* оказалось весьма нелёгким делом. При этом большинство популяций *P. palustris* в той или иной мере включает особи, которые морфологически должны быть с уверенностью отнесены к *P. nemoralis*, а также сочетающие признаки обоих видов. Огромное число

мезоморфных мятликов секции невозможно с уверенностью отнести к какому-то виду, поскольку они сочетают в разных комбинациях признаки *P. palustris* и *P. nemoralis* — короткий язычок и голую ось колоска или длинный язычок и опушённую ось колоска.

Полиморфизм *P. palustris* проявляется не только на морфологическом уровне: вид существует в виде нескольких кариологических рас (Пробатова, 2007). Всё это позволяет предполагать и высокий генетический полиморфизм *P. palustris*, генофонд которого, похоже, также обогатился за счёт *P. nemoralis*. В свете всего изложенного исследование генетического разнообразия сибирских популяций *P. palustris* представляет немалый интерес.

В настоящее время генетический полиморфизм успешно выявляется с помощью молекулярно-генетических методов. Род мятлик относительно неплохо изучен в молекулярно-генетическом отношении. Тем не менее, многочисленные работы Soreng и Gillespie (2005, 2007, 2009), А. В. Родионова и Н. Н. Носова (2007, 2009) посвящены филогении рода в целом, а детальное исследование Stoneberg Holt et al. (2004, 2005) касается главным образом *P. pratensis* L. Специального молекулярно-генетического исследования секции *Stenopoa* не проводилось.

Для выявления генетического разнообразия *P. palustris* была исследована нуклеотидная последовательность участка ETS, расположенного между 26S и 18S ядерной рибосомной ДНК. Участок был секвенирован у представителей 9 популяций *P. palustris* из разных районов Сибири и одной — из Скандинавии.

Молекулярно-генетические исследования проводили в Лаборатории генетического и структурного анализа растений Томского государственного университета. ДНК выделяли из листьев, высушенных в силикагеле или взятых из гербарных материалов, по стандартной методике Doyle & Doyle (Фризен, 2007) с небольшими модификациями.

Для амплификации в качестве прямого праймера был использован RETS4\_F (TGGCTACGCGAGCGCATGAG), подобранный Gillespie с коллегами для исследования мятликов (Gillespie et al., 2009), а обратного — 18S-R (AGACAAGCATATGACTACTGGCAGG), один из стандартных праймеров. Праймеры были синтезированы фирмой СибЭнзим (г. Новосибирск).

Амплификацию проводили по стандартной методике (Фризен, 2007). Оценку размеров фрагментов ДНК осуществляли относительно 100 bp + 1,5 kb ДНК-маркера (СибЭнзим). Полученные изображения

обрабатывали в программе Adobe®Photoshop® CS2. Продукты амплификации очищали с использованием набора GeneJet™ PCR Purification Kit (Ferments, EU).

Секвенирование проводили на 3130 Genetic Analyzer с использованием BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, США). Редактирование нуклеотидных последовательностей проводили с помощью программы Sequencing Analysis 5.2 (Applied Biosystems, США). Анализ и выравнивание последовательностей осуществляли с помощью программ SeqMan™ II и MegAlign™ (DNASTAR Inc.).

Сравнение нуклеотидных последовательностей показало высокую степень сходства районов ETS у всех исследованных образцов *P. palustris*, но некоторые различия всё же удалось установить. Наиболее существенные отличия были выявлены у представителя популяции № 4 из Горного Алтая. Там было обнаружено 7 замен — 4 транзиции (в позициях 111, 113, 316, 355, 356) и 2 трансверсии (в позициях 535 и 536). Четыре транзиции (в позициях 316, 355, 356 и 537) отличали образец из популяции № 6 из Кемеровской области. Образец из популяции № 1 (Кузнецкий Алатау) отличался от остальных по двум позициям — транзиции в 316 и трансверсии в 537. У образцов, взятых из популяций № № 9 и 10 (соответственно Якутия и Красноярский край), были обнаружены делеции в позиции 574. С другой стороны, наибольшая изменчивость наблюдалась в 88 позиции — у образцов из популяций № № 1, 3, 5 в ней отмечалась W (аденин или тимин), из популяции № 5 — аденин и у остальных — делеции. Высокая изменчивость отличала также позицию 537 — у шести образцов была отмечена делеция и у одного — инверсия.

Таким образом, исследование выявило некоторые различия среди популяций *P. palustris*, но столь слабые генетические различия при весьма существенных морфологических вызывают определённые сомнения в выборе метода. Сравнения последовательностей, полученных для *P. palustris*, с данными из GenBank Национального центра биотехнологической информации США (online) показали не только высокую степень сходства *P. palustris* между собой и с *P. nemoralis* и другими близкими видами секции, но также и сходство этих видов с *P. glauca* Vahl (sect. *Stenopoa*), *P. lettermanii* Vasey (sect. *Abbreviatae* Nannf. ex Tzvel.) (Олонова, Храброва, 2011). Таким образом, выявленные слабые генетические различия между разными популяциями *P. palustris* могут скорее указывать на слабую вариабильность

исследованного участка ДНК. Вероятно, этот участок оказался слишком консервативным для исследования внутривидовой изменчивости, поэтому для этой цели должны быть испробованы другие методы. Наиболее перспективным в этом отношении представляется метод ISSR, позволяющий выявить различия даже на популяционном уровне (Фризен, 2007).

Исследования были поддержаны грантами № 220 dated April 09, 2010, under Agreement № 14. В 25.31.0001, с Министерством образования и науки Российской Федерации от 24 июня 2013 (BIO-GEO-CLIM) и грантом РФФИ (№ 13–04 01715 А).

## Список литературы

Носов Н. Н., Родионов А. В. Молекулярно-филогенетическое изучение взаимоотношений между представителями рода *Poa* (Poaceae) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 12. С. 1919–1936.

Олонова М. В., Храброва Н. В. Исследование генетического сходства *Poa palustris* L. и *P. nemoralis* L. (Poaceae) на базе нуклеотидных последовательностей района ETS 18S — 26S ядерной рибосомной ДНК // Вест. Томского гос. ун-та. 2010. Т. 4 № 16. С. 55–65.

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. Т. 55. С. 9–103.

Родионов А. В., Ким Е. С., Пунина Е. О., Мачс Э. М., Тюна Н. Б., Носов Н. Н. Эволюция хромосомных чисел в трибах Aveneae и Pooeae по данным сравнительного исследования внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных генов 45S рРНК // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 1. С. 57–71.

Родионов А. В., Носов Н. Н., Ким Е. С., Мачс Э. М., Пунина Е. О., Пробатова Н. С. Происхождение полиплоидных геномов мятликов (*Poa* L.) и феномен потока генов между Северной Пацификой и субантарктическими островами // Генетика. 2010. Т. 46. № 12. С. 1598–1608.

Фризен Н. Молекулярные методы, используемые в систематике растений. Барнаул: АзБука, 2007. — 64 с.

Цвелёв Н. Н. О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР // Новости систематики высших растений. 1974. Т. 11. С. 24–41.

Цвелёв Н. Н. О видах секции *Stenopoa* Dumort. рода мятлик (*Poa* L., Poaceae) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2009. Т. 41. С.18–53.

GenBank. Режим доступа: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>

Gillespie L. J., Archambault A., Soreng R. J. Phylogeny of *Poa* (Poaceae) based on *trnT-trnF* sequence data: major clades and basal relationships // Aliso. 2007. Vol. 23. P. 420–434.

Gillespie L. J., Soreng R. J. A phylogenetic analysis of the Bluegrass genus *Poa* based on cpDNA restriction site data // Syst. Bot. 2005. Vol. 30. № 1. P. 84–105.

Gillespie L. J., Soreng R. J., Jacobs S. W. L. Phylogenetic relationship of Australian *Poa* (Poaceae: Poinae), including molecular evidence for two new genera, *Saxipoa* and *Sylvipoa* // Austr. Syst. Bot. 2009. Vol. 22. P. 413–436.

Stoneberg Holt S. D., Horová L., Bureš P. Indel patterns of the plastid DNA *trnL-trnF* region within the genus *Poa* (Poaceae) // J. Plant Res. 2004. № 117. P. 393–407.

Stoneberg Holt S., Horová L., Bureš P., Janeček J., Černoch V. The *trnL-F* plastid DNA characters of three *Poa pratensis* (Kentucky bluegrass) varieties // Plant, Soil Envir. 2005. № 51. P. 94–99.

# ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ *PINUS KREMPFII* ПО ДАННЫМ МИКРОМОРФОЛОГИИ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ

---

А. Г. Платонова

Эндемик гор Южного Вьетнама — сосна Кремпфа (*P. krempfii* Lecomte) — обладает рядом особенностей в строении вегетативной сферы, на основании которых её выделяют в принимаемый многими исследователями монотипный род *Ducampopinus*. Некоторые ботаники предлагают рассматривать *P. krempfii* в рамках подрода *Ducampopinus*, выделяемого наряду с подродами *Pinus* (*Diploxylon*) и *Strobus* (*Haploxyton*). Другие исследователи на основании морфолого-анатомических признаков склоняются к включению этой сосны в подрод *Strobus*, с чем согласуются и результаты молекулярно-генетических исследований.

Florin (1931) утверждал, что подроды *Diploxylon* и *Haploxyton* можно различить по эпидермально-кутикулярным признакам, но из приведённых им описаний следует, что однозначно разграничить эти два подрода по какому-то из признаков эпидермы нельзя. Не приводя описания кутикулы *P. krempfii*, он пришёл к выводу, что, невзирая на необычное расположение устьиц, по признакам эпидермы, видимым в световой микроскоп, её следует относить к подроду *Haploxyton*. Введение в практику эпидермально-кутикулярного анализа сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) позволило изучать скульптурные признаки кутикулы, слабо заметные или вовсе неразличимые в световой микроскоп. При этом в обиход исследователей кутикулы хвойных прочно вошло искажённое понимание предложенного Buchholz & Gray (1948) термина «кольцо Флорина», вместо которого следует использовать термин «папиллозное кольцо» (Платонова, Филин, 2013б).

Изучившие с помощью СЭМ наружную поверхность эпидермы 51 вида *Pinus* Yoshie & Sakai (1985) выделили шесть типов «колец Флорина» (А–F). Авторы отмечают наличие промежуточного варианта между типами В и С, а из данной ими характеристики типов А и В следует, что и между ними нет резкой границы. Типы D, E и F

они различают не по признакам самих папиллозных колец, а по особенностям рельефа остальной поверхности эпидермы, и эти различия также не всегда чёткие. Авторы пришли к выводу, что почти все изученные виды характеризуются каким-то одним типом «колец Флорина» и что по типу колец можно чётко различать подроды *Pinus* (типы А – D) и *Strobus* (типы E и F).

Ickert-Bond (2000) изучила микроморфологию кутикулы ювенильных (под которыми она подразумевает листья брахибластов молодых деревьев, см.: Платонова, Филин 2013а) и взрослых листьев не вошедшей в исследование Yoshie & Sakai *P. krempfii*. Погружённые в основании и резко поднимающиеся над поверхностью округлые «кольца Флорина» с широкими кутикулярными мостиками между соседними в ряду кольцами она отнесла к типу D. Этот тип «колец Флорина» был отмечен Yoshie & Sakai только у двух сосен из подрода *Pinus*, но, согласно Ickert-Bond, кольца с подобной морфологией характерны и для двух сосен из подсекции *Gerardiana* подрода *Strobus*, с которой она и сближает *P. krempfii*.

Неоднозначность классификации Yoshie & Sakai, противоречия между их данными и результатами более поздних работ по микроморфологии кутикулы сосен (например, Whang et al., 2001), отсутствие детального описания эпидермы и её изменчивости для хвойнок многих сосен, неточности в описании морфологии листьев *P. krempfii* и отсутствие данных по изменчивости эпидермально-кутикулярных признаков её листьев в работе Ickert-Bond говорят о необходимости продолжения изучения микроморфологии листьев сосен, в том числе и сосны Кремпа, для уточнения филогенетической значимости этих признаков. Нами изучена микроморфология эпидермы всех типов фотосинтезирующих листьев *P. krempfii*: сидящих на брахибласте по два зелёных вторичных листьев, а также расположенных по спирали на осях ауксисбластов зелёных первичных (формирующихся в первые несколько лет на оси проростка ювенильных и изредка образующихся вместо чешуевидных листьев на побегах молодых деревьев промежуточных) листьев и семядолей.

Для световых вторичных листьев характерны хорошо развитые папиллозные кольца с высоким бортиком; в очертании с поверхности они очень разнообразны, но чаще всего эллиптические или округлые. На поверхности кольца иногда видны бороздки, соответствующие границам между клетками. Граница между кольцом и остальной

поверхностью эпидермы резкая. Наружные периклинальные стенки основных клеток выпуклые, так что на поверхности эпидермы образуются гребни и впадины. Побочные клетки, кроме папилл, входящих в состав кольца, обладают также сильно развитыми дополнительными папиллами, которые чаще формируются на боковых побочных клетках, и редко — между двумя папиллозными кольцами на общей полярной побочной клетке. В последнем случае между соседними кольцами образуется поперечный валик, который Yoshie & Sakai назвали кутикулярным мостиком. Иногда наружная стенка полярной побочной клетки становится сильно выпуклой и, сливаясь с папиллами боковых побочных клеток, также даёт начало поперечному валику. По классификации Yoshie & Sakai, хорошо развитые папиллозные кольца средних размеров свойственны типам D, E и F «колец Флорина», но отнести кольца световых листьев строго к одному из них нельзя. По наличию поперечных валиков они близки к типу D, хорошо развитые гребни и впадины над основными клетками эпидермы сближают их с типом E, а разнообразие очертаний колец соответствует нечётко описанному японскими исследователями типу F.

Папиллозные кольца теневых вторичных листьев чаще всего эллиптические, с хорошо развитым валиком, на котором иногда заметны бороздки. Граница между кольцом и поверхностью полярных побочных клеток часто нерезкая. Отчётливые гребни и впадины над основными клетками отсутствуют, но хорошо заметна волнистость их антиклинальных стенок. Дополнительные папиллы на побочных клетках развиты слабее, чем у световых листьев, поперечные валики встречаются довольно часто. Как и в случае со световыми листьями, «кольца Флорина» не удалось отнести к одному типу. С типом D, по классификации Yoshie & Sakai, их сближают поперечные валики, но сами кольца эллиптические, что характерно для типа E, которому, в свою очередь, свойственны хорошо развитые гребни и впадины над основными клетками эпидермы, не выраженные у теневых листьев, что сближает кольца этих листьев с типом F.

Папиллозные кольца первичных (ювенильных и промежуточных) листьев в очертании эллиптические или округлые, с отчётливым бортиком, в основании нерезко отграниченным от остальной поверхности эпидермы. Основные клетки эпидермы слабо выпуклые или плоские. Дополнительные папиллы на боковых побочных клетках слабо



развиты или отсутствуют. Наружная стенка полярной побочной клетки выпуклая, и эта клетка вместе с папиллозным кольцом возвышается над остальной поверхностью эпидермы.

Несущая устьица адаксиальная поверхность семяздоли подобна двускатной крыше. Папиллозные кольца чаще всего узкоэллиптические, бортик кольца от практически невыраженного до хорошо развитого, плавно переходящего в остальную поверхность побочных клеток. Дополнительные папиллы отсутствуют. Поверхность основных клеток эпидермы с пологими гребнями и впадинами. Иногда встречаются кольца, у которых обращённая к «коньку крыши» часть валика практически не выражена, а противоположная часть развита сильно.

Таким образом, полученные нами результаты во многом расходятся с данными Ickert-Bond. Относя «кольца Флорина» *P. krempfii* к типу D, она опиралась, прежде всего, на наличие кутикулярных мостиков. Поперечные валики у вторичных листьев сосны Кремпфа, образованные дополнительными папиллами и выпуклыми наружными стенками полярных побочных клеток, не гомологичны исключительно папиллозным валикам сосен из подрода *Pinus* с D типом «колец Флорина», у которых дополнительные папиллы на боковых побочных клетках практически не развиты. Но хорошо развитые дополнительные папиллы присущи, по меньшей мере, *P. armandii* Franch. (Yoshie, Sakai, 1985) и *P. culminicola* Andresen et Beaman (Whang et al., 2001), относимым к разным секциям подрода *Strobus*. Дополнительные папиллы на побочных клетках и выпуклые наружные стенки полярных клеток целесообразно рассматривать как отдельные признаки, которым следует уделять больше внимания при описании микрорельефа эпидермы сосен. Хорошо развитый рельеф поверхности листьев, природа поперечных валиков и степень развития дополнительных папилл позволяют сближать сосну Кремпфа с подродом *Strobus*. Но чтобы судить о близости *P. krempfii* к определённой секции или подсекции, литературных данных недостаточно и требуется детальное изучение микроморфологии листьев этих сосен. Учитывая то, что в основе классификации дисперсных ископаемых листьев, как правило, лежат топографические признаки, велика вероятность, что найденные в ископаемом состоянии разные типы листьев *P. krempfii* без изучения скульптурных признаков кутикулы и анатомии листа будут отнесены к разным таксонам надвидового уровня из-за больших различий между ними.

## Список литературы

Платонова А. Г., Филин В. П. Морфология зелёных листьев брахибластов сосны Кремпфа — *Pinus krempfii* Lecomte (Pinaceae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2013а. Т. 118. № 2. С. 57–65.

Платонова А. Г., Филин В. П. Что такое «кольцо Флорина»? Не пора ли обратиться к первоисточнику? // *Lethaea rossica*. Рос. палеобот. ж. 2013б. Т. 8. С. 9–16.

Buchholz J. T., Gray N. E. A taxonomic revision of *Podocarpus*. I. The sections of the genus and their subdivision with special reference to leaf anatomy // *J. Arnold Arbor*. 1948. Vol. 29. № 1. P. 48–63.

Florin R. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. Erster Teil: Morphologie und Epidermisstruktur der Assimilationsorgane bei den rezenten Koniferen // *Kungl. Sv. Vet. Acad. Handlingar*. 1931. Bd. 10. № 1. S. 1–588.

Ickert-Bond S. M. Cuticle micromorphology of *Pinus krempfii* Lecomte (Pinaceae) and additional species from Southeast Asia // *Int. J. Plant Sci*. 2000. Vol. 161. № 2. P. 301–317.

Whang S. S., Pak J. — H., Hill R. S., Kim K. Cuticle micromorphology of leaves of *Pinus* (Pinaceae) from Mexico and Central America // *Bot. J. Linn. Soc*. 2001. Vol. 135. P. 349–373.

Yoshie F., Sakai A. Types of Florin rings, distribution of epicuticular wax, and their relationships in genus *Pinus* // *Can. J. Bot*. 1985. Vol. 63. № 12. P. 2150–2158.

Система корней как высокоспециализированная подземная часть наличествует почти у всех покрытосеменных растений. Одна из характерных особенностей корней — эндогенное ветвление. Предполагают, что именно возникновение в ходе эволюции эндогенного ветвления наряду с появлением корневого чехлика, прикрывшего апикальную меристему растущего корня, сделало возможным переход корней к активному подземному росту.

Латеральными (боковыми) корнями принято называть только те, что формируются на корнях, имеющих первичное анатомическое строение, включающее радиальный проводящий пучок, окружённый перикцилом. Инициальная клетка латерального корня обособляется в перикцикле напротив тяжа первичной ксилемы или флоэмы; для каждого вида место инициации латерального корня относительно проводящих тканей пучка постоянно.

Изучение инициации латеральных корней показало, что у двудольных растений примордии закладываются строго напротив тяжей протоксилемы, тогда как у однодольных чаще всего — напротив флоэмы (см., напр., обзор Lloret, Casero, 2002). До настоящего времени среди двудольных не было обнаружено растений, у которых латеральные корни закладывались бы возле флоэмы, тогда как в корнях однодольных место ветвления детерминировано не так строго. Например, у видов *Allium* боковые корни закладываются возле полюсов ксилемы, а у *Zea mays* положение примордиев боковых корней относительно проводящих тканей до сих пор точно не определено. Согласно одним исследованиям, инициальные клетки боковых корней кукурузы обособляются напротив полюсов флоэмы (Casero et al., 1995). Однако, согласно другим источникам, инициация примордиев происходит возле полюсов ксилемы, но вследствие неравномерного распределения делящихся и растущих клеток при развитии примордия центр его смещается и оказывается между двумя соседними полюсами ксилемы, напротив полюса флоэмы (Bell, McCully, 1970). Есть основания

предполагать, что особенности начальных этапов морфогенеза боковых корней у разных растений связаны с особенностями анатомического строения материнского корня.

У покрытосеменных растений первичное анатомическое строение корней в пределах отдела единообразно, но, тем не менее, в корнях представителей классов однодольных и двудольных есть заметные различия. У двудольных растений радиальный проводящий пучок, как правило, узкий, с олигоархной ксилемой (от 2 до 4 тяжей, редко 5), занимающей середину корня. Число тяжей прото- и метаксилемы совпадает. У однодольных растений радиальные проводящие пучки чаще широкие, с полиархной ксилемой, число тяжей которой нестабильно; тяжей протоксилемы больше, чем тяжей метаксилемы. Середина проводящего пучка часто занята паренхимой. Соответственно, у двудольных растений тяжи протоксилемы далеко отстоят друг от друга, и расположенные между ними тяжи флоэмы достаточно широкие. У однодольных многочисленные тяжи протоксилемы, расположенные на периферии проводящего пучка, располагаются близко друг к другу, тяжи флоэмы узкие, тесно примыкающие к протоксилеме.

Характерной особенностью анатомии корней однодольных растений является отсутствие в них вторичного утолщения. Показано, что оно стало следствием не только утраты однодольными камбия в процессе эволюции, но и следствием особенностей дифференцировки тканей радиального проводящего пучка в корне (Тимонин, 1995). Принципиальная невозможность длительного роста в толщину у однодольных привела к утрате одной из функций перицикла — инициации латеральных меристем. Поэтому в корнях однодольных перицикл может частично исчезать, иногда его замещают элементы первичных ксилемы или флоэмы.

Корни кукурузы *Zea mays* имеют проводящий пучок с полиархной ксилемой, в котором многочисленные (6–10) тяжи протоксилемы и протофлоэмы расположены близко друг к другу. Однослойный перицикл неоднородный, клетки, расположенные возле тяжей ксилемы, более мелкие, с толстыми одревесневшими оболочками. Во многих случаях, но не всегда, перицикл прерывается периферическими элементами протоксилемы. Клетки перицикла, локализованные возле тяжей флоэмы, крупные, с тонкими слабо одревесневшими оболочками. Исходя из такого строения перицикла, логично было бы ожидать, что инициалами латеральных корней станут именно клетки,

расположенные возле тяжей флоэмы. Действительно, в некоторых случаях наиболее крупные клетки перицикла, расположенные непосредственно возле тяжа протофлоэмы, приобретают признаки меристематических клеток, делятся и образуют бугорок будущего примордия бокового корня. Но в отдельных случаях к делению переходят клетки, примыкающие к элементам протоксилемы; тогда бугорок примордия расположен напротив ксилемного полюса. Оба эти варианта встречаются относительно редко. В большинстве случаев инициалами бокового корня *Zea mays* становятся клетки перицикла, расположенные между полюсами протоксилемы и протофлоэмы. Так как тяжи этих проводящих тканей сближены, между ними расположено 3–5 клеток перицикла, из которых, вероятно, любая может стать инициалью бокового корня. В этом случае геометрический центр примордия расположен между тяжами ксилемы и флоэмы. Делящиеся инициальные клетки примордия стимулируют деления в соседних клетках перицикла и эндодермы, а позднее и стелярной паренхимы, так что меристематический бугорок примордия располагается между двумя полюсами протоксилемы. Так как боковой корень имеет такое же анатомическое строение, как и материнский, при описанном выше их взаимном расположении тяжи ксилемы бокового корня удобно и выгодно присоединять не к одному, а к двум тяжам ксилемы материнского корня, что и осуществляется у *Zea mays*. Такое же сочленение проводящих систем материнского и бокового корней было обнаружено нами ещё у некоторых однодольных растений (*Agrostis stolonifera*, *Glyceria maxima*, *Scirpus sylvaticus* и др).

У двудольных растений подобный способ присоединения ксилемы бокового корня к ксилеме главного корня структурно неосуществим из-за образования вторичных проводящих тканей, оттесняющих первичную флоэму к периферии корня. Прохождение бокового корня через ткани материнского корня, имеющего вторичное утолщение, возможно только в случае его присоединения к тяжу первичной ксилемы с выходом на поверхность главного корня через первичный паренхимный луч. Поэтому в корнях двудольных растений инициация латеральных корней возможна только возле протоксилемы, тяж которой выгодно иметь более широким. Возможно, это одна из причин преобладания олигоархной ксилемы в корнях двудольных. Этими причинами также легко объяснить инициацию боковых корней возле протоксилемы у видов *Allium*: их корни имеют проводящий пучок с олигоархной

ксилемой, с крупнопросветным элементом метаксилемы в центре, более характерный для двудольных, чем для однодольных.

Среди водных растений встречаются немногочисленные представители двудольных с корнями, имеющими радиальный проводящий пучок с полиархной ксилемой и паренхимой в середине, как у корней однодольных. Так, в проводящем пучке корня *Nuphar lutea* число тяжей ксилемы может достигать 20, в центре находится широкая паренхима. У близкородственного вида *Nymphaea candida* число тяжей проводящих тканей невелико, но нестабильно, а наличие паренхимы в середине проводящего пучка позволяет предполагать, что такой пучок возник вследствие редукции тяжей ксилемы и флоэмы в типичном полиархном пучке. Интересно, что в корнях водных двудольных, как правило, отсутствует вторичное утолщение, что также сближает их с корнями однодольных. Однако морфогенез латеральных корней у этих видов проходит всегда так же, как в корнях наземных двудольных. Инициальные клетки обособляются в перицикле возле тяжей протоксилемы, и ксилема развивающегося латерального корня присоединяется только к одному тяжу протоксилемы материнского корня. У *Nuphar lutea* тяжи проводящих тканей расположены так тесно, что для подобного взаимного расположения боковой корень должен быть очень тонким. Действительно, боковой корень тоньше материнского в 3–5 раз, а его проводящий пучок часто редуцирован до диархного.

Можно предположить, что такой способ развития корневой системы у представителей сем. Nymphaeaceae объясняется их положением в системе покрытосеменных растений. Эти представители низших двудольных имеют в своём строении черты как однодольных, так и двудольных. Однако похожий способ соединения проводящих тканей главного и бокового корней встречается у водных представителей сем. Menyanthaceae, которое относят к группе высших двудольных. У *Menyanthes trifoliata* радиальный проводящий пучок имеет полиархную ксилему (6–9 тяжей) и паренхиму в центре. Тем не менее, инициальные клетки латеральных корней обособляются строго возле полюса протоксилемы. Ксилема латеральных корней присоединяется только к одному тяжу ксилемы материнского корня. Толщина материнского и латерального корней *Menyanthes trifoliata*, как и в боковых корнях *Nuphar lutea*, различается в 2–3 раза, проводящий пучок бокового корня узкий, ксилема редуцирована до диархной. Сходная

картина ветвления наблюдается у *Nymphoides peltata*, ещё одного представителя сем. Menyanthaceae.

Очевидно, эволюция эндогенного ветвления и характер последующего становления анатомической структуры корневых систем в целом зависели от ранее приобретённых признаков анатомического строения корня, различных у разных классов. Ключевым признаком оказалось наличие или отсутствие вторичного утолщения. Принципиальная невозможность даже аномальных форм вторичного утолщения в корнях однодольных привела к появлению нестрогой детерминации инициальных клеток латеральных корней в перицикле. В корнях с большим числом тяжей первичной ксилемы оказалось структурно возможным присоединение ксилемы латерального корня к двум тяжам ксилемы материнского корня. В корнях же двудольных наличие вторичного утолщения сделало невозможным инициацию боковых корней в отдалении от тяжа протоксилемы, а также присоединение ксилемы латерального корня более чем к одному тяжу ксилемы материнского корня. Потеря вторичного утолщения у водных двудольных допускает появление у них полиархных проводящих пучков с паренхимой в середине, подобных пучкам однодольных, но отсутствие морфогенетического запрета развития вторичного утолщения делает невозможной инициацию боковых корней возле полюсов протофлоэмы.

## Список литературы

Тимонин А. К. Почему до сих пор не описан процесс вторичного утолщения в корнях однодольных? К вопросу о роли структурных запретов в эволюции // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 12–20.

Bell J. K., McCully M. E. A histological study of lateral root initiation and development in *Zea mays* // Protoplasma. 1970. Vol. 70. P. 179–205.

Casero P. J., Casimiro I., Lloret P. G. Lateral root initiation by asymmetrical transverse division of pericycle cells in four plant species — *Raphanus sativus*, *Helianthus annuus*, *Zea mays*, *Daucus carota* // Protoplasma. 1995. Vol. 188. № 1–2. P. 49–58.

Lloret P., Casero P. Lateral root initiation // Waisel Y., Eshel A., Kafkafi U. (Eds.). Plant roots: the hidden half. New York: Marcel Dekker, 2002. P. 198–242.

«Базальные мотыльковые» — («Basal papilionoids» (Pennington et al., 2001), «Early-branching papilionoids» (Cardoso et al., 2012), «First branching papilionoids» (LPWG, 2013) — неформальная группа, которая объединяет ряд таксонов, по многим признакам занимающих промежуточное положение между подсемействами мотыльковых и цезальпиниевых. В настоящее время в данную группу включают все роды, традиционно относившиеся к трибам Swartzieae DC. (s.l.) и Dipterygeae Polhill, а также ряд родов из триб Sophoreae Spreng. ex DC. (s.l.) и Dalbergieae Bronn ex DC. (p.p.), характеризующихся немотыльковым цветком. Всего к базальным мотыльковым относят около 60 родов и порядка 600 видов. В настоящей работе рассматриваются все представители группы за исключением трибы Dalbergieae, т.к. её полная критическая обработка была проведена Lavin et al. (2001) и впоследствии дополнена рядом данных как классической, так и молекулярной систематики (Hughes et al., 2004; Lewis et al., 2005; Cardoso et al., 2012, 2013).

Традиционно «базальность» изучаемых таксонов связывали с особенностями цветка, отличающегося по строению от классического мотылькового типа: лепестки венчика не полностью дифференцированы (т. наз. «неясно мотыльковый» венчик), либо венчик имеет радиальную симметрию, в некоторых случаях лепестки отсутствуют либо лепесток один, тычинки чаще всего свободные.

Относительно недавние морфологические и молекулярно-генетические исследования показали, что трибы Sophoreae и Swartzieae не являются монофилетичными и, следовательно, их состав и таксономический статус должны быть пересмотрены (Herendeen, 1995; Doyle et al., 2000, 2001; Ireland et al., 2000). Результаты Pennington et al. (2001) и Cardoso et al. (2012) также указали на полифилетичность этих «примитивных» триб. Несмотря на то, что в результате исследований был выделен ряд клад с высокой поддержкой, авторы не рассматривают их в качестве таксономических единиц. При этом следует отметить, что таксономические ревизии целого ряда базальных родов устарели или не проводились, и некоторые из них по-прежнему занимают



неопределённое положение в системе (*Petaladenium*, *Sakoanala*, *Neoharmsia*, *Platycelyphium*, *Ammothamnus*, *Salweenia*, *Pericopsis*, *Uleanthus* и др.).

Таким образом, в современной систематике мотыльковых имеются значительные расхождения в понимании состава и статуса неформальных групп, клад и триб, выделяемых различными авторами. Очевидно, что новая система базальных бобовых должна стать результатом интеграции морфологических и молекулярных данных, обработанных кладиристическими методами. Она требует включения в анализ большего объёма данных, в частности — молекулярных данных для таксонов, не вошедших в предыдущие исследования, а также проведения таксономических ревизий целого ряда родов.

Целью данного исследования является построение филогенетической системы базальных мотыльковых (Fabaceae, Papilionoideae), на основании морфологических и молекулярных данных. В соответствии с поставленной целью были определены следующие задачи:

1. Изучение морфологии вегетативных и генеративных органов базальных мотыльковых для выявления таксономически значимых признаков.
2. Таксономическая ревизия наименее изученных базальных родов мотыльковых, уточнение их объёма и структуры.
3. Секвенирование нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* хлоропластного генома для ранее не исследованных видов.
4. Анализ нуклеотидных последовательностей и построение кладограммы на основании молекулярных данных.
5. Обобщение результатов сравнительно-морфологического и молекулярно-генетического анализа «базальных бобовых», уточнение объёма, ранга и номенклатуры таксонов, входящих в данную группу.

При выполнении работы использовался классический морфолого-географический метод, основанный на изучении гербарных образцов, а также метод молекулярно-филогенетического анализа. Исследование проводилось на базе ведущих ботанических учреждений мира. В ходе морфолого-географического исследования было изучено около 3500 гербарных листов. Результаты положены в основу ключей-определителей для видов, родов и триб базальных бобовых, карт ареалов таксонов, а также использованы при составлении матрицы морфологических признаков для построения кладограмм. Также исследование гербарных коллекций позволило описать и наметить к описанию ряд

новых для науки видов. Гербарные образцы для выделения ДНК были отобраны в Royal Botanic Gardens, Kew.

Для молекулярно-генетического исследования был избран интрон *trnL* (UAA) хлоропластной ДНК. Выравнивание последовательностей проводилось с помощью программы ClustalW, входящей в пакет программ MEGA 5, и корректировалось вручную. Анализ матрицы данных проводился с помощью методов связывания ближайших соседей, максимальной парсимонии и метода Байеса. При построении кладограмм использовали пакеты программ TNT и WinClade. Полученные деревья тестировались бутстрэп-методом с 1000 репликаций.

Были секвенированы нуклеотидные последовательности *trnL* интрона хлоропластного генома для 20 ранее не исследованных видов мотыльковых. Они были размещены в базе данных GenBank и использованы для построения филогенетического дерева наряду с уже имеющимися в базах данных.

На полученном филогенетическом древе можно выделить 10 основных клад. Их состав и топология оказались неизменными при использовании различных методов построения кладограмм. Полученные клады охарактеризованы с привлечением матрицы данных морфологических признаков. Таким образом, для большинства монофилетических групп были определены морфологические синапоморфии.

Представители трибы *Angylocalyseae* Yakovl. распределились между 2 кладами. Такое разделение подтверждается данными о составе алкалоидов. На основании полученных результатов мы предлагаем рассматривать в составе *Angylocalyseae* подтрибу *Angylocalycinae* (Yakovl.) Povydysh, включающую роды *Angylocalyx* и *Xanthocercis*, и подтрибу *Castanosperminae* Povydysh (*Alexa*, *Castanospermum* и *Uleanthus*).

Монофилетическую группу образовали все изученные представители рода *Ormosia*, а также *Panurea* и *Spirotropis*. К данной кладе явно тяготеют роды *Haplormosia* и *Pericopsis*, молекулярные данные для которых пока отсутствуют. В таком объёме мы предлагаем присвоить ей ранг трибы (*Ormosieae*), основными синапоморфиями для которой являются деревянистые вскрывающиеся плоды и наличие хинолизидиновых алкалоидов (главным образом группы ормозанина). Одним из интересных результатов стало заключение о немонафилетичности рода *Clathrotropis*. Так, в состав *Ormosieae* входит лишь *C. nitida*, тогда как остальные изученные виды рода образуют группу,

сестринскую кладе, в состав которой входят роды *Bowdichia*, *Leptolobium*, *Diploptropis* и др.

В состав следующей клады вошли все представители трибы Dipterygeae, а также *Monopteryx inpaе* — единственный вид рода, для которого получены молекулярные данные. Ранее его относили к трибе Diploptropideae, сближая с родами *Clathrotropis*, *Dussia*, *Diploptropis* и др. Синапоморфией данной клады является строение чашечки: она двугубая, верхняя губа образована двумя долями, нижняя — сильно редуцирована. Монофилия трибы в новом её составе была подтверждена также при изучении особенностей строения плодов.

Состав одной из наиболее спорных клад, монофилетичность которой, однако, была выявлена ранее при анализе последовательностей *matK*, подтверждён нами и при анализе интрона *trnL*. Несмотря на небольшой уровень бут-стреп поддержки, было предложено (LFWG, 2013) рассматривать данную группу в качестве трибы Amburaneae, выделяя ряд «немолекулярных» синапоморфий, в том числе близкие химические компоненты, а также наличие железок в эпидермисе листьев у ряда родов. По морфологии цветка триба крайне неоднородна: представители *Dussia* Krug et Urb. ex Taub. и *Myrospermum* Jacq. имеют мотыльковые цветки, венчик *Myroxylon* L. f. является «неясно мотыльковым» — имеет чётко дифференцированный флаг, тогда как остальные лепестки почти одинаковы и сильно редуцированы. Представители *Cordyla* Lour. и *Mildbraedi dendron* имеют «шварционидные» цветки с большим числом тычинок и лишённые лепестков. Венчик *Amburana* Schwacke et Taub. образован одним лепестком. *Myrocarpus* Allemão — единственный представитель клады, имеющий радиально-симметричный цветок. По нашему мнению, столь разнородную морфологическую группу не следует рассматривать в ранге трибы. По итогам анализа морфологических признаков представителей данной группы планируется отнести к другим таксонам. Возможно, включение в анализ других молекулярных маркеров, а также молекулярно-генетическое исследование большего числа видов *Dussia* и *Cordyla* позволит прояснить состав и положение этой морфологически эклектической группы.

В докладе планируется также обсудить состав и статус ряда других выделяемых нами групп базальных мотыльковых (трибы Leptolobieae Benth., Swartzieae s.str., Lecointeeae M. Goncharov et Yakovlev, Camoensieae (Yakovl.) Yakovl.).

Таким образом, характеристики цветка в целом не играют решающей роли при реконструкции филогенетических взаимоотношений мотыльковых. Проведённая таксономическая ревизия 45 родов базальных мотыльковых позволила пересмотреть их состав, описать и наметить к описанию ряд новых для науки видов, а также установить систематическое положение ряда родов, для которых отсутствуют молекулярные данные (*Haplormosia*, *Uleanthus*, *Petaladenium* и др.). Монофилетические группы, полученные методом кладистического анализа с использованием молекулярных данных, не всегда «заслуживают» статуса триб, число и состав которых должны быть скорректированы с привлечением данных сравнительной морфологии и хемосистематики.

# СТРУКТУРА МНОГООБРАЗИЯ ПРИЗНАКОВ ФОРМЫ ЖИВЫХ ТЕЛ И ТЕОРИИ РОДСТВА И ДИВЕРГЕНТНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

---

*А. Е. Пожидаев*

Вводится три понятия: живое тело (дискретное в силу своей смертности); многообразие признаков живых тел (естественная изменчивость); структура многообразия признака (способ упорядоченности).

Изучается многообразие признаков формы (планов строения) живых тел на примере расположения апертур пыльцевых зёрен (гаметофитов) цветковых, а также строения околоцветника, соцветия, плода, листа и других структур спорофитов.

Обнаружено, что среди пыльцевых зёрен (живых тел) с типичным выражением признака изредка встречаются разнообразные отклоняющиеся, обычно менее симметричные формы. Оказалось, что изображённые в определённой стандартной проекции, все типичные и отклоняющиеся формы (вся существующая изменчивость) могут быть изображены в виде единого и непрерывного морфологического ряда. Структура этой непрерывной последовательности высоко упорядочена. Ряд имеет собственную симметрию и периодичность (гомологические и гетерологические ряды). Обнаружена широкая транзитивность этих закономерностей (по Мейену): одинаковые ряды форм пыльцевых зёрен (подчиняющиеся одной и той же закономерности) были обнаружены в далёких таксонах, в группах разного таксономического ранга, а также для негомологичных морфологических структур (слоёв пыльцевой оболочки). Описаны примеры наблюдаемого закономерного сходства формы негомологичных структур пыльцевых зёрен из родственных таксонов цветковых и голосеменных растений.

Анализируются четыре свойства структуры описанного многообразия: непрерывность, закономерность, транзитивность и наблюдаемость.

## **1. Непрерывность**

Наблюдаемая непрерывность морфологического многообразия означает, что по признакам формы оно может быть разделено только

на дискретные живые тела, и ни на какие группы живых тел (неважно, выделенные по родству или по сходству) без остатка не делится. Непрерывное многообразие не может быть классифицировано (разделено на неперекрывающиеся классы) никаким способом — при любом способе остаются промежуточные варианты живых тел, существование которых не может игнорироваться ни на каком биологически осмысленном основании.

Несмотря на эволюционное содержание современных теорий, биологический вид логически (формально, по способу описания) определяется как сущность (определение сущности через ближайший род и видовое отличие в классической метафизике). Однако онтологически (содержательно) этого не утверждается: вид не рассматривается как сущность ни одной эволюционной школой; эволюционизму не известно определение вида, оно известно только метафизике и креационизму; видовая принадлежность определяется генетически, т.е. только измерительно, инструментально.

Хотя текущая онтология (картина мира рациональной науки) лишена мира общих идей, старый логический инструментарий работает исправно и без старой метафизики. И вместо надлунного, трансцендентного мира общих идей создаёт столь же реальную и столь же вымышленную картину филогенетической эволюции, не наблюдаемую ни непосредственно, ни в её следствиях (в структуре многообразия).

Применение типологического способа описания (классификации) приводит к тому, что по формальным причинам (свойства способа описания) биологическое многообразие с неизвестной структурой, без какого-либо предварительного изучения и биологически содержательного обоснования, описывается как исходно дискретное разнообразие, состоящее из неперекрывающихся классов, упорядочиваемых иерархически (родо-видовая организация).

**Родство как причинность.** Для причинного объяснения целостности живого с дискретно-иерархической упорядоченностью используется идея родства. Если дискретно-иерархическая структура возникает как следствие свойств применяемого способа описания (классифицирование), то у нас нет необходимости объяснять её возникновение причинно. Наблюдаемая непрерывная структура морфологического многообразия живых тел сама по себе является обоснованием целостности формы живого. Идея родства, иерархическая классификация, дивергентные деревья (с помощью которых результаты

филогенетической эволюции представляются графически) нужны нам, только если многообразие признаётся и рассматривается исходно дискретным. Для непрерывного многообразия они просто неприменимы.

Если мы можем обойтись без идеи родства, то нам нет необходимости предполагать, что исходным для многообразия является состояние единообразия и что высокоупорядоченное состояние должно возникать вследствие действия случайных причин (ненаправленного мутирования и случайного изменения условий среды обитания).

Если родство не отражает наблюдаемого сходства (исторической и актуальной морфологической изменчивости), то оно не отражает ничего из тех явлений, для обоснования которых было сделано предположение о дивергентном характере биологической эволюции.

**Форма как причинность.** Непрерывность наблюдаемого многообразия (непрерывность его формы) даёт возможность говорить о целостности живого как о наблюдаемой (и даже фотографируемой).

Так понятая целостность требует не теоретического обоснования с помощью идеи родства (класса, типа, плана или какой-либо другой идеи), а наблюдения и корректного описания.

Гомологический и гетерологический параллелизмы могут быть описаны причинно как закономерная изменчивость, проявление транзитивных закономерностей непрерывного многообразия форм (геометрии).

Так понятая форма сама по себе может рассматриваться как причинность, как причина явленности нам мира в текущем состоянии, как основа всеобщей связи явлений (в виде наблюдаемого, закономерного, непрерывного и транзитивного многообразия форм живых тел).

## 2. Закономерность

Закономерное многообразие не может быть результатом действия случайных причин (ненаправленного мутагенеза и случайно меняющихся условий существования).

Независимо от степени «неправильности», редкие асимметричные отклоняющиеся формы не менее закономерны, чем наиболее симметричные типичные формы, и выражают одну и ту же непрерывную упорядоченность.

Описанное непрерывное многообразие — это полная последовательность, потому что исчерпывает все логические возможности (изомерия и зеркальная симметрия форм).

Наблюдаемое многообразие совершенно, у нас нет оснований полагать, что исходное состояние, из которого оно возникло, было единымобразным и менее закономерным.

**Иллюзии описания.** Возможность направленного чтения, возникающая в морфологическом ряду — такая же иллюзия (следствие свойств способа описания), как и дискретно-иерархическая структура многообразия при типологическом описании (классифицировании).

Непрерывный морфологический ряд живых тел — это не последовательность. В нём нет выделенного направления. Это не результат какого-либо действия или преобразования, не траектория движения, не фазы процесса какого-либо изменения или порождения, не генезис, и в нём нет генетической связи, нет зарождения и развития, первичного и вторичного, предка и потомка (в духе эволюционного трансформизма).

Наблюдаемое многообразие форм живых тел — это непрерывная геометрическая форма (континуум) без начала и конца (выделенного направления), которая имеет собственную симметрию и периодичность. В этой форме движения не больше, чем в треугольнике.

Представление Гёте о метаморфозе свободно от моделирования многообразия как направленного ряда, последовательности форм. По Гёте, ни одна форма не может являться причиной для другой формы (в его морфологии не существует отношений предок — потомок, примитивное — продвинутое).

Гёте писал не о непрерывности многообразия, а о «текучести формы», тогда как многообразие целиком рассматривал метафизически: метаморфоз как некий «метафизический многогранник», каждая грань которого есть воплощение одной из возможных (закономерных) форм (непрерывного многообразия) в реальном мире (т.е. доступное не чувственному восприятию, а лишь умозрению — творческой фантазии).

### 3. Транзитивность

Транзитивность многообразия проявляется как возникновение среди потомков в одном поколении (как гаплоидных гаметофитов, так и диплоидных спорофитов) живых тел, по форме (плану строения) резко отличающихся от того, который может наследоваться от родителей (ненаследственное сходство, параллелизм, аналогия). Различные формы могут сочетаться в одном живом теле (дистальная и проксимальная полусферы пыльцевого зерна, левая и правая половины билатерального живого тела).



Описанное закономерное сходство формы живых тел (метаморфоз по Гёте, рефрен по Мейену) перекрывает границы, определяемые родством таксонов и гомологией морфологических структур (гомологический и гетерологический параллелизмы).

#### **4. Наблюдаемость**

Теория должна предсказывать наблюдаемые следствия. Сходство живых тел (структура многообразия) наблюдаемо; порядок родства таксонов (видов, результатов классификации) не наблюдаемо в принципе. Сам филогенез, как естественный процесс (в силу его длительности), впрямую также ненаблюдаем. Любая конкретная филогения может быть построена только как гипотеза (порядок родства таксонов — результатов классификации), которая никогда не может быть окончательно проверена (подтверждена, верифицирована) и может быть только нашим предположением.

Наблюдаемая реальность не соответствует типологическому универсуму — не состоит из единичных вещей, нет общих идей. Многообразие живых тел — это не общая идея. Живое тело — это не вещь.

#### **Заключение**

Изменив способ описания, рассматривая непрерывное многообразие живых тел геометрически, как форму живого, не будучи привязанными (в силу формальных свойств теории) к пониманию формы как идеи, сущности, класса, типа, таксона, приходим к представлению о живом как о целостности.

У живых тел существует биологическая способность (механизм изменчивости) резкой перестройки плана строения живого тела за одно поколение (в духе массовой перековки по Бергу). Описанные свойства многообразия ведут к механизмам возникновения параллелизмов и нефилогенетической модели эволюции.

Тополь наряду с ивами составляют небольшую монофилетическую группу в семействе *Salicaceae* (Chase et al., 2002). В роде *Populus* насчитывают от 22 до 85 видов, не считая многочисленных гибридов (Hamzeh, Dayanandan, 2004). Палинологически изучена едва десятая часть видов. Пыльца всех изученных тополей довольно однообразна и бедна морфологическими признаками. Пыльцевые зёрна сфероидальные, 30–40 мкм диаметром, безапелтурные, с тонкой экзиной (Rowley, Erdtman, 1967). Этим тополя разительно отличаются от ив, пыльца которых, трёхбороздная с сетчатой поверхностью, представляет собой типичный образец пыльцы двудольных цветковых. Цветут тополя ранней весной, до распускания листьев, являясь типичными ветроопыляемыми растениями. Несмотря на высокую пыльцевую продукцию, в наземных спорово-пыльцевых спектрах различного генезиса находки пыльцевых зёрен тополя — редкость. Пыльца ив, активно посещаемых насекомыми, всегда присутствует в пыльцевых пробах. Слабая устойчивость пыльцевых зёрен тополей к разрушительному воздействию среды, вероятно, связана с особенностями ультраструктуры спородермы.

Стандартными методами световой (СМ), сканирующей (СЭМ) и трансмиссионной (ТЭМ) электронной микроскопии были изучены пыльцевые зёрна трёх видов тополя на двухклеточной стадии: *Populus alba* L., *P. ×sibirica* G. Knylov, *P. tremula* L. Развитие цветочных почек у тополя проходит за 2 сезона, с замиранием на зиму. Микроспорогенез протекает обычно за 2 недели до цветения (пыления) (Boes, Strauss, 1994). Пыльники из растянувшихся серёжек были собраны Н. В. Чубатовой и автором с нижних ветвей растений 24 и 26 марта 2014 года на территории г. Москвы.

Пыльцевые зёрна изученных видов тополя сфероидальные, лишь немного различаются по размерам (табл.). Бóльшая изменчивость размеров пыльцевых зёрен *P. ×sibirica*, вероятно, связана с гибридным происхождением бальзамических тополей, используемых в озеленении города. Экзина изученных видов тонкая, шероховатая,

на светооптическом уровне неразличима. Поверхность спородермы пыльцевых зёрен тополей, зафиксированных глутаровым альдегидом, высушенных в критической точке и изученных при помощи СЭМ, морщинисто-мелкобугорчатая (рис., 1–3).

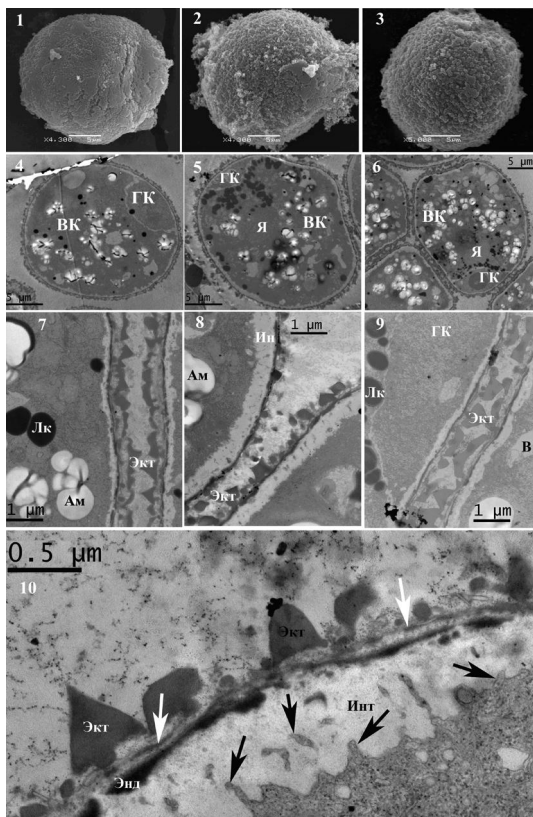


Рис. Ультраскульптура и ультраструктура спородермы тополя.

1–3 — СЭМ, мелкобугорчато-морщинистая скульптура, 4–10 — ТЭМ.

1, 4, 7 — *P. alba*; 2, 5, 8 — *P. ×sibirica*; 3, 6, 10 — *P. tremula*;

4–6 — полный срез пыльцевого зерна; 7–9 — участки спородермы двух соседних пыльцевых зёрен; 10 — участок спородермы с тонким подстилающим слоем (белые стрелки), выростами плазмалеммы (чёрные стрелки). Масштабный отрезок 1–6–5 мкм, 7–9–1 мкм, 10–0,5 мкм.

ВК — вегетативная клетка, ГК — генеративная клетка, Я — ядро, Лк — липидная капля, Ам — амилопласт, В — вакуоль, Ин — интина, Экт — эктэксина, Энд — эндэксина

**Морфометрические признаки пыльцевых зёрен трёх видов  
рода *Populus* (ТЭМ)**

Вид	Диаметр п.з., мкм	Толщина эктэкины, мкм	Толщина эндэкины, мкм	Толщина интины, мкм
<i>P. alba</i>	21,6 (20,3–22,9)	0,56 (0,43–0,67)	0,07 (0,05–0,12)	0,2 (0,08–0,48)
<i>P. ×sibirica</i>	24,7 (22,0–30,2)	0,49 (0,33–0,65)	0,06 (0,04–0,08)	0,37 (0,26–0,48)
<i>P. tremula</i>	21,7 (19,4–24,4)	0,57 (0,5–0,64)	0,07 (0,05–0,08)	0,34 (0,17–0,48)

Бугорки конической или сглаженно конической формы тесно расположены по всей поверхности пыльцевого зерна. Основания их часто сливаются в кроткие морщинки. Промежутки между морщинками и бугорками узкие и глубокие, присыпаны мелкими гранулами и пронизаны маленькими перфорациями. Элементы скульптуры часто перекрыты органическим материалом из полости пыльника. По размерам скульптурных элементов изученные виды можно выстроить в ряд по размерам: самые мелкие бугорки у *P. alba*, крупнее они у *P. ×sibirica* и самые крупные — у *P. tremula*.

Пыльцевые зёрна, изученные при помощи ТЭМ (рис., 4–10), у всех трёх видов имели вегетативную клетку с крупным ядром с ядрышком, занимающим центральное положение, вокруг располагаются крахмальные зёрна, липидные капли и небольшие вакуоли. Генеративная клетка, бóльшую часть которой занимает ядро с ядрышком, прижата к спородерме. Двухклеточная стадия развития мужского гаметофита трёх видов тополя наблюдалась 24–26 марта, через 10 дней наблюдалось заметное количество пыльцы тополей (20–52 пыльцевых зерна в м<sup>3</sup>) в воздухе по результатам аэропалинологического мониторинга г. Москвы (данные О. Волковой, Е. Северовой). Спородерма всех изученных видов состоит из экзины и интины. Интина у разных видов имеет разную толщину, самая тонкая у *P. alba*, толще у *P. tremula* и наиболее толстая у *P. ×sibirica*. У всех видов плазмалемма, подстилающая интину, имеет волнистый профиль. Её протуберанцы глубоко вдаются в интину, и на косых срезах видны как трубочки в интине с электронно-плотным содержимым. Со стороны генеративной клетки интина имеет несколько меньшую толщину и более ровный профиль. Со стороны вегетативной клетки интина немного толще и подстилается сильно волнистой плазмалеммой. Такую разницу в толщине интины можно

интерпретировать как маркер места выхода пыльцевой трубки. Однако это предположение требует дополнительного изучения ультраструктуры интины в развитии и при прорастании пыльцевой трубки.

Экзина у всех изученных видов одинаково устроена по всему периметру пыльцевого зерна и состоит из экт- и эндэкины. Эндэкина электронно наиболее тёмная, состоит из одного-двух слоёв довольно толстых прерывистых ламелл. Эктэкина состоит из прерывистого, неоднородного по толщине покрова, коротких редких столбиков и очень тонкого, непрерывного подстилающего слоя. Подстилающий слой разделён тонкой, но заметной белой линией на эктэкину и первую ламеллу эндэкины. Покров — самый толстый слой спородермы — состоит из отдельно расположенных треугольных или угловатых элементов, реже из удлинённых элементов, опирающихся на очень широко расставленные, короткие столбики. У *P. alba* и *P. tremula* покров имеет очень сходное строение, различаясь лишь в небольшой степени размерами треугольных элементов. Скульптурные элементы *P. alba* меньше и стройнее, а у *P. tremula* они более массивные и широкие. Эктэкина *P. ×sibirica* очень тонкая и прерывистая за счёт крупных и частых перфораций покрова. Правильные столбики и треугольные элементы покрова у *P. ×sibirica* очень редки, и эктэкина в целом выглядит состоящей из отдельных элементов неправильной формы.

Пыльцевые зёрна ближайшего к тополлю рода *Salix* трёхбороздные, сетчатые, меньше по размерам, чем у тополей. Однако ультраструктура спородермы во внеапертурных участках у обоих родов очень похожа (PalDat). Толщина интины у ив (0,11–0,64 мкм) укладывается в пределы варьирования толщины интины у тополей. В апертуре интина очень постепенно утолщается до 0,44–0,74 мкм. Эндэкина у ив может достигать немного большей толщины (0,11–0,22 мкм), чем у тополей. Она выглядит непрерывным гомогенным слоем, то более, то менее электронно-плотным, чем эктэкина. Эктэкина у ив разнообразнее по толщине (0,22–1,42 мкм) за счёт разной степени выраженности скульптуры. Однако подстилающий слой у ив по толщине не уступает эндэкине, т.е. толще, чем у тополей. Элементы покрова у некоторых видов ив (*S. purpurea*) не имеют треугольной на срезах формы, но большинство исследованных видов ив имеют острые гребни на стенках ячей (Петрук, 2009), что на срезах очень напоминает элементы покрова тополя. На полных срезах пыльцевого зерна апертуры ив легко

маркируются по отсутствию эктэкины, а утолщение интины и эндэкины не бросается в глаза.

В результате под световым и сканирующим электронным микроскопами пыльцевые зёрна тополей и ив сильно различаются, а на срезах при трансмиссионной электронной микроскопии лучше видны сходные черты их строения.

## Список литературы

Петрук А. А. Морфология пыльцевых зёрен представителей подрода *Chamaetia* рода *Salix* (Salicaceae) по данным электронной микроскопии // Растительный мир Азии. 2009. № 1 (3). С. 53–59.

Boes T., Strauss S.H. Floral phenology and morphology of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Salicaceae) // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. № 5. P. 562–567.

Chase M. W., Zmarzty S., Lledó D. M., Wurdack K. J., Swensen S. M., Fay M. F. When in doubt, put it in Flacourtiaceae: a molecular phylogenetic analysis based on plastid *rbcL* DNA sequences // Kew Bull. 2002. Vol. 57. № 1. P. 141–181.

Hamzeh M., Dayanandan S. Phylogeny of *Populus* (Salicaceae) based on nucleotide sequences of chloroplast *trnT-trnF* region and nuclear rDNA // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91. № 9. P. 1398–1408.

PalDat — Palynological Database <http://www.paldat.org/>

Rowley J., Erdtman G. Sporoderm in *Populus* and *Salix* // Grana palynologia. 1967. Vol. 7. № 2–3. P. 517–567.

# ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РОССИЙСКИХ ВИДОВ РОДА *SPIRAEA* L. (ROSACEAE JUSS.) ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ И МОЛЕКУЛЯРНЫМ ДАННЫМ

---

Т. А. Полякова, А. В. Шатохина

Виды рода *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.) произрастают в умеренных зонах Северного полушария, род насчитывает более 100 таксонов в мировой флоре и около 25 таксонов на территории России. Наблюдаемая внутривидовая изменчивость морфологических признаков в роде *Spiraea*, способность близкородственных таксонов к образованию спонтанных гибридов в местах симпатрии в результате отсутствия барьеров для скрещивания обуславливают возникающие неоднозначности и частые ошибки в идентификации таксонов *Spiraea*. Для диагностики видов рода *Spiraea* нами отобраны такие качественные признаки, используемые в систематике рода, как тип соцветия, форма листовой пластинки, характер зубчатости края листа, степень и характер опушения абаксиальной стороны листа, наличие и степень опушения осей соцветия и цветоножек. На основе морфологических и молекулярных данных нами проведён филогенетический анализ 12 широко распространённых и некоторых спорных видов рода *Spiraea*, собранных нами в природных популяциях Восточной Сибири и Дальнего Востока России.

В качестве филогенетического маркера выбран регион ITS, включая спейсеры ITS1 и ITS2 и ген 5.8S ядерной рибосомальной ДНК. Использовали праймеры ITS6 и ITS9, разработанные для восточноазиатских видов трибы Spiraeae (Potter et al., 2007), протестированные нами (Polyakova, 2014). Сиквенсы были выравнены в программе ClustalW2. Эволюционные построения выполнены с использованием метода невзвешенного попарного арифметического среднего, UPGMA (Sneath, Sokal, 1973), реализованного в пакете программ MEGA 6 (Tamura et al., 2013). Показано оптимальное дерево с суммой длины ветвей, равной 0,5148. Эволюционные расстояния были вычислены с использованием метода максимального правдоподобия (Tamura et al., 2004) и в единицах числа основных замен на сайт.

В анализе было охвачено 18 нуклеотидных последовательностей. Для анализа также были привлечены нуклеотидные последовательности близкородственных североамериканских и японо-китайских видов из международной базы генетических данных (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore>). В качестве внешней группы был взят образец *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. из подсемейства Spiraeoideae Agardh. Все позиции, содержащие пробелы и недостающие данные, были устранены.

После выравнивания длина анализируемого фрагмента ITS насчитывала 1006 позиций, из них 443 позиции были консервативными, 380 — вариабельными, но не информативными, и 119 позиций явились парсимоний-информативными. В конечном наборе данных в филогенетический анализ были включены 573 позиции. Сравнительное изучение фрагментов у изученных видов показало наличие генных точечных мутаций — транзиций и трансверсий. Предварительные данные показали, что в целом молекулярные и морфологические данные согласуются между собой. Виды распределились на филогенетическом дереве согласно секционной принадлежности с некоторыми нарушениями. Почти все близкородственные таксоны ожидаемо оказались в сестринских кладах. Так, виды секции *Chamaedryon* Ser. — *S. chamaedryfolia* L., *S. elegans* Pojark., *S. flexuosa* Fisch. ex Cambess. — попали в одну кладу, причём восточносибирский лесной вид *S. elegans* оказался ближе к сибирской лесной *S. chamaedryfolia*, чем виды *S. chamaedryfolia* и *S. flexuosa*, что подтверждается и по морфологическим данным (Полякова, 2007). Родственные виды секции *Spiraea* — *S. salicifolia* L. и *S. humilis* Pojark. — также попали в одну кладу. Близкие виды *S. betulifolia* Pall. и *S. beauverdiana* Schneid., принадлежащие к секции *Calospira* C. Koch., находятся на соседних позициях, хотя и в разных кладах. Особняком от лесных и луговых видов отстоит степной вид *S. aquilegifolia* Pall.

В настоящее исследование вошли виды, составляющие лишь половину российских видов рода. Планируется усилить исследование путём не только включения в анализ новых видов *Spiraea*, но и расширить спектр молекулярно-генетических маркеров, успешно применяемых для североамериканских (Potter et al., 2002) и корейских (Huh, 2012) видов семейства Rosaceae. Привлечение в анализ нескольких ядерных и хлоропластных локусов позволит провести необходимую таксономическую ревизию, получить полную филогенетическую



реконструкцию рода на российской части ареала, восстановить биогеографическую историю рода *Spiraea*.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов».

## Список литературы

Полякова Т. А. Внутривидовая изменчивость видов рода *Spiraea* L. (Rosaceae) секции *Chamaedryon* Ser. в Сибири и на Дальнем Востоке России // Растения в муссонном климате. IV: Материалы четвёртой научной конференции «Растения в муссонном климате». (Владивосток, 10–13 октября 2006 г.) / Ред. С. Б. Гончарова. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. С. 234–238.

Huh M. K. Phylogenetic relationships in the genus *Spiraea* (Rosaceae) inferred from the chloroplast DNA region, *trnL-trnF* // Amer. J. Plant Sci. 2012. Vol. 3. P. 559–566.

Polyakova T. A. Nuclear ribosomal DNA ITS region variability in the genus *Spiraea* from Asian Russia // Molecular Phylogenetics: Contributions to the 4<sup>th</sup> Moscow International Conference «Molecular Phylogenetics» (Moscow, Russia, September 23–26, 2014). Moscow: TORUS PRESS, 2014. P. 58.

Potter D., Gao F., Esteban Bortiri P., Oh S.-H., Baggett S. Phylogenetic relationships in Rosaceae inferred from chloroplast *matK* and *trnL-trnF* nucleotide sequence data // Plant Syst. Evol. 2002. Vol. 231. P. 77–89.

Potter D., Still S. M., Grebenc T., Ballian D., Božič G., Franjia J., Kraigher H. Phylogenetic relationships in tribe Spiraeae (Rosaceae) inferred from nucleotide sequence data // Plant Syst. Evol. 2007. Vol. 266. P. 105–118.

Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical Taxonomy: The principles and practice of numerical classification. San Francisco: Freeman and Co., 1973. — 573 p.

Tamura K., Nei M., Kumar S. Prospects for inferring very large phylogenies by using the neighbor-joining method // Proc. Nat. Acad. Sci. (USA). 2004. Vol. 101. P. 11030–11035.

Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Mol. Biol. Evol. 2013. Vol. 30. P. 2725–2729.

# В ПОИСКАХ ПУТЕЙ РАЗРЕШЕНИЯ ПРОТИВОРЕЧИЙ МЕЖДУ МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИМИ И МОРФОЛОГИЧЕСКИМИ ДАННЫМИ В ФИЛОГАНИИ ПОРЯДКА CELASTRALES

---

И. А. Савинов

Современная концепция филогении порядка Celastrales основана преимущественно на сравнительно-молекулярных данных (например, APG III, 2009); при этом выявляемые исследователями морфологические признаки поддаются интерпретации с трудом. Так, полученные ранее автором сравнительно-карпологические данные по структуре плодов и семян большой выборки таксонов, составляющих порядок Celastrales (бересклетоцветные), совпадают с молекулярной трактовкой в основном на уровне отдельных родов (*Euonymus*, *Wilczekia*, *Maytenus*, *Gymnosporia*, роды трибы Cassineae), реже триб и подсемейств (Lophopetaleae, Salacioideae, Hippocrateoideae), хотя и хорошо продемонстрировали полиморфизм бересклетоцветных и их полифилетическое происхождение при традиционном понимании. Сложнее морфологически очертить границы таксонов рангом подсемейств и семейств. Возникла необходимость осуществить поиск новых признаков, которые теснее связаны с созданными генетическими моделями развития цветков и соцветий и, таким образом, лучше коррелируют с молекулярными маркерами. Так внимание было обращено на разные стадии морфогенеза соцветий и цветков модельных представителей таксона (представляющих разные эволюционные линии) и тесно связанные с этим детали морфогенеза плодов.

Цель настоящего исследования — выявление признаков, которые в дальнейшем могут быть использованы для установления родственных связей между таксонами порядка Celastrales. Для достижения этой цели было проведено изучение отдельных этапов морфогенеза соцветий, цветков и плодов ряда представителей порядка.

**1. Признаки морфогенеза соцветий.** Особое внимание обращено на особенности заложения и динамику развития соцветий у ряда представителей (*Euonymus*, *Celastrus*, *Tripterygium*, *Salacia*, *Sarawakodendron*, *Brexia*), отличающихся разнообразием цветonoсных побегов. Наиболее

важными можно считать следующие признаки: 1) наличие/отсутствие терминального цветка, 2) порядок распускания цветков (акропетальный/базипетальный), 3) форма брактеей/брактеолей, 4) степень ветвления осей соцветия, 5) положение цветоносных осей на побеге текущего года (интеркалярное/терминальное). Распускание цветков у всех изученных видов базипетальное. Акропетальное распускание цветков наблюдается у представителей подсемейства Stackhousioideae. У видов рода *Parnassia* не удалось обнаружить следов редукции соцветий. В ходе исследования были выявлены морфологические маркеры, полностью совпадающие с молекулярными признаками и говорящие о близком родстве следующих таксонов: 1) *Celastrus* и *Tripterygium* (Mu et al., 2012; Simmons et al., 2012). Следует сказать, что эти роды интересны в плане изучения механизмов генетической регуляции развития соцветий, поскольку здесь известны многоцветковые и малоцветковые варианты тирсов, открытых либо закрытых; 2) *Salacia* и другие роды подсемейства Salacioideae, являющегося сестринской группой к подсемейству Sarawakodendroideae I. Savinov et Melikian (Coughenour et al., 2011); 3) роды *Salacia* и *Brexia* (Савинов, 2013).

**2. Признаки морфогенеза цветков.** У *Parnassia* иногда выражена слабая зигоморфия цветка. На ранней стадии развития цветка появляются бугорки многочисленных стаминодиев, позже (уже после заложения остальных частей цветка) объединяющихся в единый меристематический участок за счёт роста общего основания. Эти стаминодии — результат позднего конгенитального срастания. У *Brexia* отмечена асимметрия цветка за счёт искривлённых лепестков. Нектарники формируются как дополнительные выросты в основании двух соседних тычинок на поздних стадиях формирования цветка (в молодом бутоне), представляют собой аппендикулярную часть андрогцея и **не имеют стаминодиальную природу**. Среди видов Celastraceae слабая зигоморфия цветка известна лишь у африканского рода *Apodostigma* R. Wilczek, формирующаяся за счёт разницы в расположении в пространстве 5 лепестков: 4 из них дуговидно изогнуты относительно пятого, который вытянутый. Нектарный диск формируется как **морфологически сложная структура** в ходе позднего конгенитального срастания оснований заложившихся тычинок, лепестков и чашелистиков (иногда и основания гинецея). Представители подсемейства Stackhousioideae (за исключением рода *Macgregoria*) резко отличаются наличием трубки венчика в цветке (формируется

в результате *несовершенного постгенитального срастания* лепестков), демонстрирующим, таким образом, явление зигоморфии.

**3. Некоторые признаки морфогенеза плодов.** Для целого ряда представителей семейства Celastraceae s.l., принадлежащих к разным филогенетическим линиям, характерно формирование крыловидных выростов плодов. Развитие этих образований начинается рано, ещё на стадии завязи цветка, однако их природа может быть различной. Они могут быть производными элементов околоцветника, выростами спинной стороны плодолистиков (от средней жилки, либо от краёв срастания соседних плодолистиков), либо производными целого гнезда завязи. Основываясь на природе возникновения выростов, плоды у представителей семейства можно отнести к 4 типам (Савинов и др., 2014). Они характеризуют соответственно подсемейство Tripterygioideae Loes. (тип IA — анемохорные) и подрод *Kalonymus* G. Beck рода *Euonymus* + род *Pterocelastrus* (тип IB — неанемохорные); монотипный и крайне специализированный род *Monimopetalum* Rehder (тип II); представителей подсемейства Hippocrateoideae (A. Juss.) Lindl. (тип III); подсемейство Stackhousiaceae (тип IV, исключая род *Macgregoria* F. Muell.). Следует особо сказать про *Monimopetalum chinense* — эндемичный вид листопадных лиан из Центрального Китая, у которого псевдомономерный плод-коробочка снабжён 4 крыловидными лепестками и крыловидной каймой из чашечки. Анатомическая структура его перикарпия (малослойность) и спермодермы демонстрирует черты, не имеющие аналогов среди других представителей трибы Euonymaceae; его изолированное положение хорошо подтверждается молекулярными данными. В целом выявленные типы крылатых плодов хорошо коррелируют с данными молекулярной филогенетики, а именно соответствуют хорошо поддержаннымкладам.

**4. О псевдомономерном гинецее в таксоне.** Следует остановиться подробнее на ещё одном аспекте морфогенеза гинецея и плода в семействе Celastraceae — тенденции к олигомеризации и формированию псевдомономерных гинецея и плода. Гинецей у бересклетовых всегда ценокарпный, по терминологии А. Л. Тахтаджяна — синкарпный, по терминологии Лейнфельнера — синасцидиатный (бывают симпликатные завязи, как у *Perrottetia*; подробнее: Matthews, Endress, 2005), 2–5-мерный, гораздо реже — псевдомономерный. Заметно различается и число семязачатков в каждом гнезде завязи: обычно 2 (редко 1), но бывает до 18, причём в ряде случаев они сидят в два ряда

(*Xylonymus*, *Lophopetalum*, *Kokoona*, *Sarawakodendron*, *Brassiantha*). Большой размах варьирования числа семязачатков демонстрируют разные виды рода *Euonymus*: от 2 до 12. На базе пентамерного гинецея может вторично возникать многогнёздная завязь, как у *Siphonodon*. В качестве хорошей иллюстрации тренда к олигомеризации нужно обратиться к представителям подсемейств Tripterygioideae и Cassinoideae, где формируются обычно псевдомономерные односеменные (редко — двусеменные) плоды-пиренарии (в первом случае — крылатые) при олигомерном, 2–3-членном гинецее (и недоразвитии гнёзд). У *Tripterygium regelii* (= *Tr. wilfordii*, Tripterygioideae) при неполнотью 3-гнёздной завязи (Ma et al., 1999) развивается почти псевдомономерный крылатый односеменной пиренарий (на поперечном срезе плода видно единственное гнездо и 3 неполных перегородки), а направление роста крыльев определяется по топографии проводящих пучков. Единственное семя радиально смещено относительно оси плода, то есть расположено не полностью симметрично. У *Pleurostyliia opposita* (Cassinoideae) из двух плодolistиков фертильным оказывается только один, на базе которого формируется псевдомономерный плод-пиренарий. Таким образом, здесь мы имеем дело с истинным псевдомономерным гинецеом.

Отдельные упомянутые выше тренды имеют место в разных филогенетических линиях Celastrales и, очевидно, могут быть обусловлены различными экологическими и морфогенетическими причинами.

## Список литературы

Савинов И. А. Некоторые особенности морфогенеза соцветий в роде *Brexia* (Celastraceae) // Mod. Phytomorphol. 2013. Vol. 3. P. 161–165.

Савинов И. А., Трусов Н. А., Соломонова Е. В., Ноздрина Т. Д. Плоды с крыловидными выростами у представителей семейства Celastraceae R. Br. // Карпология и репродуктивная биология высших растений. Матер. II Всерос. научн. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти А. П. Меликяна. М., 2014. С. 129–132.

Angiosperm Phylogeny Group (APG). 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.

Coughenour J. M., Simmons M. P., Lombardi J. A., Yakobson K., Archer R. H. Phylogeny of Celastraceae subfamily Hippocrateoideae inferred from morphological characters and nuclear and plastid loci // *Molec. Phyl. Evol.* 2011. Vol. 59. P. 320–330.

Ma J.-S., Brach A. R., Liu Q.-R. A revision of the genus *Tripterygium* (Celastraceae) // *Edinb. J. Bot.* 1999. Vol. 56. № 1. P. 33–46.

Matthews M. L., Endress P. K. Comparative floral structure and systematics in Celastrales (Celastraceae, Parnassiaceae, Lepidobotryaceae) // *Bot. J. Linn. Soc.* 2005. Vol. 149. P. 129–194.

Mu X.-Y., Zhao L.-C., Zhang Z.-X. Phylogeny of *Celastrus* L. (Celastraceae) inferred from two nuclear and three plastid markers // *J. Plant Res.* 2012. Vol. 125. P. 619–630.

Simmons M. P., McKenna M. J., Bacon C. D., Yakobson K., Cappa J. J., Archer R. H., Ford A. J. Phylogeny of Celastraceae tribe Euonymae inferred from morphological characters and nuclear and plastid genes // *Mol. Phyl. Evol.* 2012. Vol. 61. № 1. P. 9–20.

Специфика трав сезонного климата выражается в дифференциации их структурных элементов — ортотропных и анизотропных<sup>1</sup> монокарпических побегов (в смысле И. Г. Серебрякова, 1952) на структурно-функциональные (Troll, 1964; Борисова, Попова, 1990) зоны: нижняя торможения (НЗТ), возобновления (ЗВ), средняя зона торможения (СЗТ), обогащения (ЗО), главное соцветие (ГС). Они — специализированные участки побегов с собственными функциями, которые отражены в соответствующих названиях. Эти участки выделились в ходе эволюции в результате изменения частей (междоузлия, листа и почки) или целостных однотипных структурных элементов — элементарных модулей (Савиных, 2000, 2008; и др.). Почки в разных зонах монокарпических побегов (МК) различны по строению (открытые в надземной части и закрытые у ряда видов в зоне возобновления), функциям и периоду покоя (спящие в НЗТ, регулярного возобновления в ЗВ, обогащения — в СЗТ, ЗО и ГС), ёмкости (числу зачатков) и типу зачатков (вегетативные, генеративные, вегетативно-генеративные). В индивидуальном развитии МК, особенно у длиннокорневищных и столонообразующих геофитов, имеет место промежуточная почка (термин: Комарова, 1989). Она расположена на верхушке геофильного побега, формирующегося накануне года развития надземной части МК. У столонообразующих геофитов на верхушках геофильных удлинённых побегов к началу периода покоя формируются специализированные структуры вегетативного размножения и закрепления особей в пространстве: клубни (*Trientalis europaea*, *Solanum tuberosum*), луковицы (виды рода *Allium*). По происхождению и структуре считаем возможным оценить их как онтогенетические метаморфозы (в смысле Т. И. Серебряковой, 1984) промежуточной почки. Поэтому полный онтогенез таких трав включает фазы (по И. Г. Серебрякову, 1959 с дополнениями Т. И. Серебряковой, 1971): почка, промежуточная, вегетативного ассимилирующего побега, бутонизации, цветения

---

<sup>1</sup> Именно этой группе трав посвящено данное сообщение.

и плодоношения, вторичной деятельности. В промежуточной фазе может быть сформирован геофильный побег (будущий столон или резид гипогеогенного корневища) с промежуточной почкой. В связи с формированием специализированных структур для закрепления и размножения растений фазу геофильного участка целесообразно разбить на две подфазы с детальным описанием всех структур, составляющих побег в этот период его развития. В любом случае структурная зональность МК у мезофитов закономерна, постоянна, типы формирующихся структур в каждой зоне неизменны. Это в значительной степени обеспечивает автономность МК, обладающих собственными участками для расселения, закрепления в пространстве, почвенного и воздушного питания, семенной репродукции. Независимость от сформированных ранее структур при отсутствии внутренней регуляции внутри модульного организма значительно повышает возможности растений при освоении ими различных сред. Вне сомнения, структурно-функциональная зональность сформировалась как адаптация растений к условиям наземной жизни.

Вышесказанное свойственно главным образом наземным травмам мезофитам. МК у трав, существующих в условиях переменного увлажнения (прибрежные участки водотоков, низинные и заболоченные луга в поймах рек), своеобразны по строению и развитию. Мы изучили побегообразование у наиболее типичных растений этих биотопов из класса Двудольные: жерушник земноводный — *Rorippa amphibia*, калужница болотная — *Caltha palustris*, таволга вязолистная — *Filipendula ulmaria*, чистец болотный — *Stachys palustris*, норичник шишковатый — *Scrophularia nodosa*, мята полевая — *Mentha arvensis*, тысячелистник хрящеватый — *Achillea cartilaginea*, камыш лесной — *Scirpus sylvaticus*, вербейник обыкновенный — *Lysimachia vulgaris*. Особые условия среды: достаточная влажность и освещённость — не ограничивают развитие побегов у этих растений. Более того, развитие побегов у них отличается формированием особых структур. Во многом это связано с изменением типа и поведения почек.

В наземной сфере характерны следующие преобразования:

1. Формирование дополнительных диаспор в виде укореняющихся розеточных побегов из почек обогащения СЗТ при полегании МК и морфологической дезинтеграции в результате отмирания отдельных междоузлий. Факультативно это можно наблюдать у *Caltha palustris*.



Диаспорой в данном случае является неизменённый побег в фазе вегетативного ассимилирующего. В результате этот участок побега выполняет дополнительно к ассимиляционной функции роль расселения и самовоспроизведения растения в целом.

2. Образование специализированных структур — онтогенетических метаморфозов побега — клубней из почек также СЗТ у жерушника (Шабалкина, 2013; Шабалкина, Савиных, 2012), возникающих при утолщении сердцевины стебля розеточного участка побега. Такое поведение почек СЗТ облигатно для этого растения.

Из почек, расположенных под поверхностью субстрата и в травяной подстилке, формируются иные специализированные структуры:

1. Геофильные одноосные побеги с длинными междоузлиями (геофильные участки будущих МК) с промежуточной вегетативной почкой из частично или полностью сформированного вегетативного участка до соцветия с мелкими зачатками листьев (*Lysimachia vulgaris*).

2. Система геофильных побегов нескольких порядков ветвления с небольшой ёмкостью промежуточной почки (*Mentha arvensis*). У таких растений также сокращается период покоя почек, но уже в зоне, которая соответствует НЗТ мезофитов. В результате появляется особый тип формирования побеговых систем, подобный итеративному ветвлению. В отличие от последнего, в данном случае надземные участки побегов формируются после периода покоя.

3. У полурозеточных трав (*Filipendula ulmaria*) к осени на основе вегетативного розеточного побега или промежуточной почки формируется структура с утолщённой укороченной осью побега, подобной диаспоре *Rorippa amphibia* с двумя-тремя зачатками листьев и конусом нарастания. У озимых и дициклических МК она полностью аналогична диаспоре жерушника; у моноциклических — первые зачатки листьев реализуются в чешуи, и формируется закрытая почка регулярно возобновления с медуллярным утолщением оси.

4. У длиннопобегового *Scrophularia nodosa* геофильный участок МК представлен осью, подобной таковой у *Filipendula ulmaria*. При этом утолщены не только оси исходного МК, но и боковых почек, что и определило название этого растения. Зачатки листьев при этом не развиваются.

5. Сочетание вышеназванных структур: столоны с удлинёнными метамерами для расселения особи, метамеры с утолщёнными осями на верхушке, почка с малой ёмкостью, интенсивное ветвление за счёт

развёртывания почек геофильных участков в НЗТ — характерно для *Stachys palustris*.

6. Итеративное ветвление — преждевременное развитие почек ЗВ, в результате которого формируются в один год побеговые системы нескольких порядков ветвления, обеспечивающие расселение и закрепление особи в условиях прибрежий. Это явление свойственно многим травам с удлинёнными и полурозеточными побегами, том числе — *Scirpus sylvaticus*.

Очевидно, что эти адаптации у трав с ортотропными и анизотропными побегами при освоении территорий с условиями переменного увлажнения определялись следующими модусами морфологической эволюции:

1. Гетерохронии в виде сокращения периода покоя почек возобновления и почек обогащения в СЗТ и НЗТ, обеспечившие итеративное ветвление, образование специализированных диаспор вегетативного размножения, расширение функций СЗТ, в целом — пластичность растений (Савиных, 2013).

2. Базальные и медиальные девиации на начальных этапах развития побегов, связанные с медуллярными утолщениями и обеспечившие соответствующие онтогенетические и филогенетические метаморфозы побега.

Все эти адаптации в значительной степени обусловлены в онтогенезе и, вероятно, в филогенезе изменениями почек и их производных, особенно временем периода покоя. Они снижают запреты в развитии побегов, расширяют возможности формирования побеговых систем, обеспечивают автономность МК настолько, что становится возможной ранняя морфологическая дезинтеграция растений и существование их в условиях переменного увлажнения, особенно по берегам водотоков и водоёмов в виде особой биоморфы — поликарпик однолетник вегетативного происхождения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13–04–01057).

## Список литературы

Борисова И. В., Попова Г. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 420–426.

Комарова Т. А. Внутривидовое и видовое развитие побега как единый процесс. Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1989. — 16 с.

Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств. Автореф. дисс... д-ра биол. наук. М., 2000. — 32 с.

Савиных Н. П. Пластичность модулей цветковых растений как адаптация к условиям среды // Научн. основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна. Т. 3: Тр. XIII съезда Рус. бот. о-ва и конф., 16–22 сент. 2013 г. Тольятти, 2013. С. 83–84.

Савиных Н. П., Мальцева Т. А. Модуль у растений как структура и категория // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 227–234.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. — 392 с.

Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Учен. зап. МГПИ им. Потёмкина. 1959. Т. 100. Вып. 5. С. 3–37.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. — 360 с.

Серебрякова Т. И. Почка как этап развития побега // Тез. докл. VII делегатского съезда ВБО. Л., 1983. С. 232–233.

Серебрякова Т. И. Метаморфоз растений: онтогенетический и эволюционный аспекты // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 5. С. 94–102.

Шабалкина С. В. Биоморфология некоторых видов рода *Rorippa* Scopoli (сем. Cruciferae). Автореф. дис... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2013. — 22 с.

Шабалкина С. В., Савиных Н. П. Биоморфология *Rorippa amphibia* (Brassicaceae) // Растит. ресурсы. 2012. Т. 48. Вып. 3. С. 315–325.

Troll W. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1964. Bd. 1. 615 S.

# ПРИМЕНЕНИЕ МУЛЬТИЛОКУСНЫХ ЯДЕРНЫХ МАРКЕРОВ (AFLP) В ИССЛЕДОВАНИИ МОЛЕКУЛЯРНОЙ СИСТЕМАТИКИ И ЭВОЛЮЦИОННОЙ ИСТОРИИ ПИХТ (РОД *ABIES* MILL., PINACEAE)

---

С. А. Семерикова, В. Л. Семериков

Филогенетическое дерево гена не тождественно дереву видов в силу стохастической природы генеалогий отдельных генов. Поэтому, хотя цитоплазматические маркеры (пластидная и митохондриальная ДНК) традиционно являются главным источником информации в филогенетических, филогеографических и популяционных исследованиях растений, давно укрепилось понимание того, что только мультилокусные данные (включая ядерные) позволяют получать статистически обоснованные оценки топологии дерева видов и различных демографических параметров (Brito, Edwards, 2009; Estimating species..., 2010).

Использование выборки несцепленных маркеров для реконструкции дерева видов и их исторической демографии, включая события дивергенции, вторичных гибридных контактов, а также анализа динамики численности популяций, рассматривается в качестве наиболее целесообразного подхода к исследованию биогеографии тех или иных таксономических групп. Проведённое нами ранее исследование биогеографии пихт, основных лесообразователей бореальной и умеренной флор Северного полушария, с помощью генетических маркеров митохондриальной и хлоропластной ДНК (Семерикова, Семериков, 2014а, б), выявило существенные противоречия в реконструируемых филогениях, что обусловлено как разным характером наследования этих геномов, так и тем, что реконструируемые филогении являлись филогениями отдельных, полностью или частично сцепленных участков ДНК.

Продолжая филогенетическое исследование рода *Abies*, мы использовали AFLP (amplified fragments length polymorphism — полиморфизм длин амплифицированных фрагментов) — высоко изменчивые ядерные доминантные маркеры (Vos et al., 1995). Одно из преимуществ AFLP — возможность одновременного анализа большого числа

несцепленных локусов, относительно равномерно распределённых по геному. Метод с успехом применялся для реконструкции филогении видов *Larix* — другого представителя сем. Pinaceae (Semerikov et al., 2003).

Для исследования филогении *Abies* по маркерам AFLP был использован тот же материал, что и для реконструкции филогении по хпДНК и мтДНК (39 таксонов *Abies*, представляющих основные линии эволюции рода). В качестве внешней группы в анализе AFLP был взят калифорнийский эндемик *A. bracteata* (D. Don) A. Poit., для которого ранее подтвердилось базальное положение в хлоропластной и митохондриальной филогениях *Abies*. Было подобрано шесть пар селективных праймеров (*EcoRI*-ACG / *MseI*-CCTG; *EcoRI*-AGC / *MseI*-CCGC; *EcoRI*-ACT / *MseI*-CCGC; *EcoRI*-ACG / *MseI*-CCGC; *EcoRI*-AGC / *MseI*-CCTG; *EcoRI*-ACT / *MseI*-CCTG), давшие чёткий профиль амплификации. После электрофореза на автоматическом секвенаторе первичные данные обрабатывали с помощью программы GeneMapper® Version 4.0 (Applied Biosystems). Учитывали только фрагменты размером между 50 и 500 парами нуклеотидов, присутствие/отсутствие которых имеет однозначную интерпретацию. Комбинации селективных праймеров по числу учтённых фрагментов различались между собой (от 44 до 133 локусов в комбинации). В целом 87 образцов 39 таксонов были генотипированы по 497 полиморфным AFLP локусам. При построении филогенетического дерева использовали метод «объединения соседних» (neighbor joining, NJ), реализованного в программе TREECON.

Топологии деревьев, основанных на маркерах AFLP (NJ) и хпДНК (байесовское дерево BI и дерево максимальной экономии MP), оказались сходными. Основным отличием являлось разделение в анализе AFLP группы азиатских видов на две большие клады: северо-восточную и юго-восточную. Данное разделение не было показано на хпДНК дереве, где азиатские виды пихт образовывали одну большую кладу с низким разрешением между субкладами. Субклады AFLP в большей степени соответствуют географическому распространению видов, в некоторых случаях хорошо согласуясь с данными изменчивости мтДНК у *Abies* и поддерживая гипотезу ретикулярной эволюции рода (Семерикова, Семериков, 2014б).

Как хпДНК дерево, так и AFLP с высокой поддержкой выявляют основные группы пихт (*A. bracteata*, западно-североамериканская,

средиземноморская, азиатская и «бореальная» североамериканская). Однако, в отличие от хлоропластного дерева, на дереве AFLP между ними нет поддержанной топологии, что может иметь две возможные причины — во-первых, быстрая дивергенция основных клад при числе использованных фрагментов AFLP, недостаточном для описания последовательности событий этой дивергенции, во-вторых — длительное сохранение генетических обменов между кладами после их дивергенции. Учитывая большое число использованных фрагментов AFLP, первая причина представляется не основной. Более важной, на наш взгляд, являются генетические обмены. Их наличие косвенно подтверждается фактами переноса митохондриальной ДНК одних групп пихт в представителей других групп (американских пихт в азиатские, бореальных американских в западно-американские и т.д.). Это означает необходимость использования для изучения истории пихт методов анализа мультилокусных данных, предполагающих возможность генетического потока между различными линиями видов.

Одной из целей исследования являлась проверка биогеографических гипотез, высказанных на основании полученного конфликта филогений хпДНК и мтДНК у видов *Abies*, связанного с историей видообразования и последовательностью событий переселения видов пихт с одного континента на другой — из Северной Америки в Азию. Согласно проведённым сравнительным молекулярно-филогенетическим исследованиям, события расселения между Северной Америкой и Азией через Берингийский мост могли быть неоднократными и происходить в обоих направлениях. Группа «бореальных» американских видов пихт занимает сестринскую позицию со средиземноморскими и азиатскими кладами как на хпДНК, так и на AFLP филогенетических деревьях. Согласно данным AFLP, клада «бореальных» американских видов оказывается ближе к северо-восточноазиатской кладе.

При сравнении молекулярно-генетических исследований с систематическими классификациями рода *Abies*, основанными на морфологических признаках (Liu, 1971; Farjon, Rushforth, 1989), большее совпадение традиционных классификаций наблюдается с ядерными мультилокусными данными AFLP. Однако отдельные серьёзные противоречия (как в составе секций, так и в разделении видов) требуют ревизии общепринятой системы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14–04–00848А.

## Список литературы

- Семерикова С. А., Семериков В. Л. Молекулярно-филогенетический анализ рода *Abies* (Pinaceae), основанный на данных нуклеотидных последовательностей хлоропластной ДНК // Генетика. 2014. Т. 50. № 1. С. 12–25.
- Семерикова С. А., Семериков В. Л. Изменчивость митохондриальной ДНК и ретикулярная эволюция рода *Abies* // Генетика. 2014. Т. 50. № 4. С. 420–432.
- Brito P., Edwards S. V. Multilocus phylogeography and phylogenetics using sequence-based markers // *Genetica*. 2009. Vol. 135. P. 439–455.
- Estimating species trees: Practical and theoretical aspects / Knowles L. L., Kubatko L. S. (Eds.). Hoboken: Wiley-Blackwell, 2010. — XII + 215 p.
- Farjon A., Rushforth K. D. A classification of *Abies* Miller (Pinaceae) // *Notes Royal Bot. Gard. Edinburg*. 1989. Vol. 46. P. 59–79.
- Liu T. S. A monograph of the genus *Abies*. Taipeh: National Taiwan Univ., 1971. — 608 p.
- Semerikov V. L., Zhang H., Sun M., Lascoux M. Conflicting phylogenies of *Larix* (Pinaceae) based on cytoplasmic and nuclear DNA // *Mol. Phyl. Evol.* 2003. Vol. 27. P. 173–184.
- Vos P., Hogers R., Bleeker M., Reijans M., Van de Lee T., Hornes M., Friters A., Pot J., Paleman J., Kuiper M., Zabeau M. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting // *Nucleic Acids Research*. 1995. Vol. 23. P. 4407–4414.

# О ВОЗМОЖНОСТИ ПРИВЛЕЧЕНИЯ К РЕШЕНИЮ ВОПРОСА ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ В РОДЕ *EUONYMUS* ДАННЫХ ЖК-СОСТАВА ТРИАЦИЛГЛИЦЕРИНОВ АРИЛЛУСОВ ЗРЕЛЫХ ПЛОДОВ

---

Р. А. Сидоров, Н. А. Трусов

Таксономический состав рода *Euonymus* L. до настоящего времени остаётся дискуссионным — исследователи относят к этому роду от 130 до 200 видов. Кроме того, нет единого мнения по делению рода на надвидовые таксоны. Многие исследователи, в том числе и современные (Леонова, 1974; Ма, 2001; Schulz, 2006; Савинов, Байков, 2007), вслед за G. Beck (1892), на основании различных морфологических признаков — четырёх- или пятичленности цветка, одноили двухгнездности пыльников, длины тычиночных нитей, ориентации семязачатка и зародыша в семени — признают деление рода на два подрода: *Euonymus* и *Kalonymus* G. Beck, разделяя при этом подроды на секции. В то же время Я. И. Проханов (1949) возводит эти подроды в ранг родов. Однако другие исследователи, также работая с морфологическими признаками, отказывались от выделения подродов, рассматривая внутри рода *Euonymus* L. только секции (Baillon, 1877; Loesener, 1942); при этом одним из основных признаков разграничения секций является морфологическое строение плодов. Новейшие молекулярно-филогенетические исследования (Li et al., 2014) показывают чёткую обособленность секций *Kalonymus* и *Echinococcus* Nakai. При этом в филогенетических системах, оперирующих подродами (Леонова, 1974; Савинов, Байков, 2007), секция *Echinococcus* включается в состав подрода *Euonymus* и считается примитивной. Выделение секций *Euonymus*, *Plicifolia* Nakai и *Melanocarya* (Turcz.) Nakai на основании результатов молекулярных исследований не поддерживается. Авторы предлагают объединить их в секцию *Euonymus* и ставят под сомнение важность признака морфологии плодов для выделения таксонов в роде. Таким образом, для построения филогении рода *Euonymus* необходимо использовать больше признаков. В этой связи для уточнения вопросов филогении привлечение результатов биохимических исследований может оказаться весьма



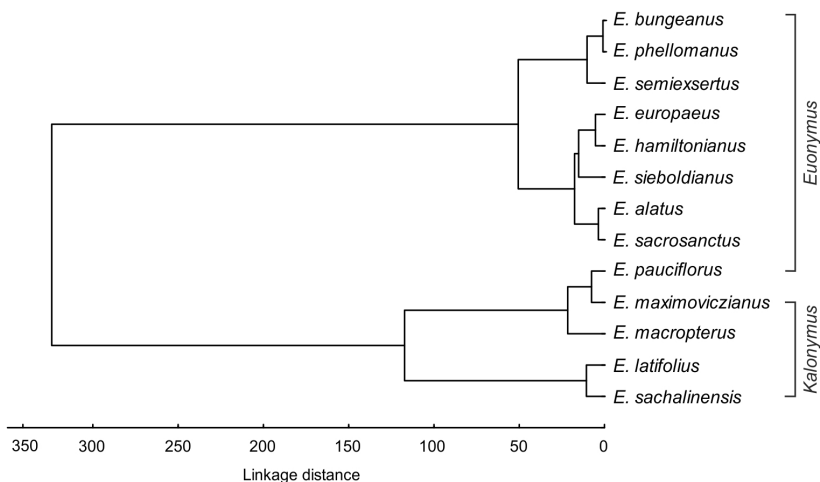
актуальным. Например, в микробиологии состав жирных кислот (ЖК) суммарных липидов широко используется при уточнении систематического положения того или иного вида, а также часто применяется для решения сходных вопросов при изучении высших растений (Mayworm, Salatino, 2002). Наконец, известно, что у некоторых масличных культур, например оливы, ЖК-состав триацилглицеринов (ТАГ) из зрелых плодов может являться достоверным маркером сорта культуры (Ruiz-Samblas et al., 2011).

У 13 видов *Euonymus*, собранных в дендрарии ГБС РАН в 2010–2012 гг., был изучен ЖК-состав ТАГ ариллусов зрелых плодов с помощью газожидкостной хроматографии-масс-спектрометрии с последующим многомерным статистическим анализом полученных данных (использовались алгоритмы иерархической кластеризации на основе метода Варда и метрики городских кварталов, а также кластеризация с помощью *k*-средних).

Было обнаружено, что виды из разных подродов рода *Euonymus* достоверно различаются между собой по ЖК-составу ТАГ ариллусов зрелых плодов: исследованные виды подрода *Euonymus* (за исключением *E. pauciflorus* Maxim.) характеризуются повышенным содержанием линолевой кислоты по сравнению с олеиновой, а у видов подрода *Kalonymus* между относительным содержанием этих ЖК в ТАГ наблюдается обратное соотношение (Sidorov et al., 2014).

На кладограмме (рис.), построенной на основе массовой доли *i*-й ЖК от суммы ЖК (всего в составе ТАГ ариллусов было обнаружено около 15 индивидуальных ЖК), видно, что *E. pauciflorus* находится в сестринской кладе с *E. maximowiczianus* (Prokh.) Vorosch.

Вероятно, такое местоположение *E. pauciflorus* обуславливается анатомическим строением ариллуса. У *E. pauciflorus*, как и у исследованных видов подрода *Kalonymus*, ариллус остаётся многослойным и в зрелых плодах, в то время как у изученных видов подрода *Euonymus* клетки внутренних паренхимных слоёв ариллуса разрушаются в процессе его развития (Трусов, ориг. данные). Принадлежность *E. pauciflorus* к подроду *Kalonymus* вряд ли представляется возможной, что доказывается многочисленными морфологическими особенностями, традиционно его относят к секции *Pseudovyenomus* Nakai, не признаваемой рядом авторов (напр., Schulz, 2006) и, в том числе, в упомянутых молекулярных исследованиях Li et al. (2014).



**Рис. Кладограмма объединения отдельных видов *Euonymus* в кластеры на основе ЖК-состава *sn*-2-положения ТАГ ариллусов их зрелых плодов (объединение методом Варда, метрика городских кварталов)**

Нахождение *E. alatus* (Thunb.) Siebold и *E. sacrosanctus* Koidz. в одной кладе указывает на их близкородственные отношения. В отечественной литературе они рассматриваются как отдельные виды (Леонова, 1974; Савинов, Байков, 2007), тогда как иностранные авторы рассматривают *E. sacrosanctus* как синоним *E. alatus* (Ma, 2001) или же его подвид (Blakelock, 1951).

Кроме того, было установлено, что семена описанных выше представителей рода *Euonymus* накапливают не обычные ТАГ, а их аналог — оптически активные *sn*-1,2-диацил-3-ацетилглицерины (*АцДАГ*) (Kleiman et al., 1967; Duprett et al., 2005). При этом доля обычных ТАГ в семенах составляла лишь 2–8% от суммы нейтральных ацилглицеринов (НАГ), к которым относятся и ТАГ, и *АцДАГ*, в то время как на долю *АцДАГ* приходилось до 98% НАГ семян. В ариллусах между этими классами НАГ наблюдалось обратное соотношение (Sidorov et al., 2014). Недавнее исследование ЖК-состава липидов семян и ариллусов *E. japonicus* Thunb. показало, что у этого вида как в семенах, так и в ариллусах накапливаются обе разновидности НАГ, причём доля *АцДАГ* от суммы НАГ ариллусов была примерно равной таковой в семенах и составляла 45–50% (Сидоров, ориг. данные). Ариллус

*E. japonicus* многослойный, в клетках паренхимы обнаружены как многочисленные мелкие, так и редкие крупные олеосомы (Трусов, 2012). Традиционно *E. japonicus* относится к секции *Ilicifolia* и считается близким к примитивным. В филогенетических системах, признающих у рода *Euonymus* L. подроды, секция *Ilicifolia* включается в состав подрода *Euonymus*. Вместе с тем, в одной из своих систем рода *Euonymus* L. Nakai (1941, цит. по: Blakelock, 1951) секцию *Ilicifolia* выделял в отдельную группу, объединяя все остальные секции в другую группу. Основанием для такого распределения секций послужило положение листовой пластинки в почке — признак впоследствии признанный неконстантным. В то же время И. А. Савинов и К. С. Байков (2007) рассматривают возможность выделения секции *Ilicifolia* в отдельный подрод.

Данные ЖК-состава НАГ ариллусов у изученных видов *Euonymus* в совокупности с данными по молекулярным исследованиям представителей рода позволяют поднять вопрос о целесообразности разделения рода *Euonymus* L. на подроды, и в особенности включения секций *Ilicifolia* и *Echinococcus* в состав подрода *Euonymus*. Наши исследования показывают близкое родство секций *Euonymus* и *Melanocarya* и обособленность от них секции *Kalonymus*. Также в результате наших исследований выявилась некая обособленность *E. pauciflorus*.

Таким образом, результаты изучения ЖК-состава ТАГ ариллусов *Euonymus* могут быть полезны при решении вопросов филогении рода. В то же время для получения сколько-нибудь достоверной и непротиворечивой системы необходимо получение аналогичных результатов для возможно большего числа видов.

## Список литературы

- Леонова Т. Г. Бересклеты СССР и сопредельных стран. Л.: Наука, 1974. — 132 с.
- Проханов Я. И. Семейство Celastraceae Lindl. // Флора СССР. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1949. Т. 14. С. 547–577.
- Савинов И. А., Байков К. С. Анализ филогенетических связей в роде *Euonymus* L. (Celastraceae R. Br.) с помощью метода SYNAP // Turczaninowia. 2007. Т. 10. № 3–4. С. 36–50.

Трусов Н. А. Анатомическое строение плода *Euonymus japonicus* (Celastraceae) // Ботанические чтения: материалы научно-практической конференции /отв. ред. Н. Н. Никитина. Ишим: Изд-во ИГПИ им. П. П. Ершова, 2012. С. 28–29.

Baillon H. E. Celastraceae // Histoire des Plantes. Paris: Librairie Hachette, 1877. Т. 6. P. 1–50.

Beck G. Flora von Nieder-Österreich. Wien: Gerold, 1892. Hf. 2. Abt. 1. 458 S.

Blakelock R. A. Synopsis of the genus *Euonymus* L. // Kew Bull. 1951. Vol. 2. P. 210–290.

Durrett T. P., McCloskey D. D., Tumaney A. W., Elzinga D. A., Ohlrogge J., Pollard M. A distinct DGAT with sn-3 acetyltransferase activity that synthesizes unusual, reduced-viscosity oils in *Euonymus* and transgenic seeds // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2010. Vol. 107. P. 9464–9469.

Kleiman R., Miller R. W., Earle F. R., Wolff I. A. (S)-1,2-Diacyl-3-acetins: optically active triglycerides from *Euonymus verrucosus* seed oil // Lipids. 1967. Vol. 2. P. 473–478.

Li Y.-N., Xie L., Li J.-Y., Zhang Z.-X. Phylogeny of *Euonymus* inferred from molecular and morphological data // J. Syst. Evol. 2014. Vol. 52. № 2. P. 149–160.

Loesener T. Celastraceae // Engler A., Prantl K. (Hrsg.). Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1942. Bd. 20b. S. 87–197.

Ma J. S. A revision of *Euonymus* (Celastraceae) // Thaiszia. 2001. Vol. 11. № 1/2. P. 1–264.

Mayworm M. A. S., Salatino A. Distribution of seed fatty acids and the taxonomy of Vochysiaceae // Biochem. Syst. Ecol. 2002. Vol. 30. № 10. P. 961–972.

Sambblas C., Cuadros-Rodriguez L., Rodriguez Garcia F. P., de la Mata-Espinoza P., Bosque-Sendra J. M. Multivariate analysis of HT/GC-(IT) MS chromatographic profiles of triacylglycerol for classification of olive oil varieties // Anal. Bioanal. Chem. 2011. Vol. 399. № 6. P. 2093–2103.

Schulz B. Studien zu den Früchten und Samen ausgewählter *Euonymus*-Arten // Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges. 2006. Bd. 91. S. 127–145.

Sidorov R. A., Zhukov A. V., Pchelkin V. P., Vereshchagin A. G., Tsydendambaev V. D. Content and fatty acid composition of neutral acylglycerols in *Euonymus* fruits // J. Amer. Oil Chem. Soc. 2014. Vol. 91. № 5. P. 805–814.

# МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ CENTROLEPIDACEAE (POALES)

---

Д. Д. Соколов, М. В. Ремизова,  
М. Д. Барретт, Дж. Д. Конран, П. Дж. Рудалл

Семейство Centrolepidaceae включает около 40 преимущественно австралийских видов, объединяемых в три рода (*Centrolepis*, *Aphelia* и *Gamardia*). Филогенетически семейство Centrolepidaceae очень близко к Restionaceae s.str. (Briggs et al., 2014), но отличается от него по ряду признаков, включая небольшой размер растений, жизненную форму однолетников или растений-подушек, хорошо развитые листовые пластинки и однодомность всех представителей. Несмотря на большое структурное разнообразие Centrolepidaceae, многие морфологические особенности представителей семейства остаются недостаточно изученными. Остаётся открытым вопрос о направлениях эволюционных преобразований морфологических признаков в семействе. Учитывая относительную филогенетическую близость к семейству злаки, включающему хорошо изученные генетически модельные виды, Centrolepidaceae может быть перспективной группой для работ в области эволюционной генетики развития.

Мы предприняли исследование структуры вегетативных и репродуктивных органов с использованием фиксированного материала у 20 видов, представляющих все три рода Centrolepidaceae (для большинства других видов семейства просмотрен гербарный материал и проанализированы литературные данные). Использованы методы световой и сканирующей электронной микроскопии. Для видов *Centrolepis* и *Aphelia* получены данные по морфогенезу цветков и соцветий. Полученные фактические данные использовали для кладистического анализа.

По нашим данным, каждый из трёх родов монофилетичен, а *Centrolepis* и *Aphelia* — сестринские группы. Это полностью соответствует молекулярно-филогенетическим данным. Наличие или отсутствие язычка на вегетативных листьях — таксономически значимый признак в семействе Centrolepidaceae. В отличие от злаков, язычок на листьях Centrolepidaceae маркирует переход к унифациальной части листа. У одних представителей Centrolepidaceae филлотаксис

меняется от спирального к двурядному при переходе к соцветию, а у других филлотаксис двурядный как в вегетативной сфере, так и в области соцветия. Исключение составляет недавно описанный вид *Centrolepis racemosa* (Sokoloff et al., 2009), у которого филлотаксис везде спиральный. У *Centrolepidaceae* никогда не встречается характерная для многих злаков смена двурядного филлотаксиса на спиральный, а у злаков не встречается отмеченная у части *Centrolepidaceae* смена спирального филлотаксиса на двурядный. Предполагаемые эволюционные преобразования филлотаксиса на главной оси соцветия также различаются у злаков и *Centrolepidaceae*. У большинства видов *Aphelia* и *Centrolepis* на главном побеге развивается несколько морфологически сильно различающихся типов филломонов, а цветки приурочены к пазушным дорзивентральным колоскам. *Centrolepis racemosa* характеризуется вторичной унификацией программ развития листа, утратой четкого разделения листа на влагалище и пластинку (утратой Oberblatt?) и утратой диморфизма побегов. Все необычные особенности *C. racemosa* могли возникнуть в ходе эволюции в результате единственной сальтации. Филогенетическое положение *C. racemosa* в пределах одной из клад *Centrolepis* (а не как сильно изолированного от всех других представителей семейства вида) доказывается данными по признакам строения цветка (в том числе особенно гинецея).

Работа Д. Д. Соколова и М. В. Ремизовой по изучению листьев и побеговых систем и кладистическому анализу *Centrolepidaceae* выполнена при поддержке РФФИ, проект 14–14–00250.

## Список литературы

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. № 1. P. 24–46.

Kellogg E. A., Camara P. E. A. S., Rudall P. J., Ladd P., Malcomber S. T., Whipple C. J., Doust A. N. Early inflorescence development in the grasses (Poaceae) // *Frontiers in Plant Sci.* 2013. Vol. 4. P. 250.

Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Rudall P. J. A new species of *Centrolepis* (Centrolepidaceae: Poales) from Northern Australia, with remarkable inflorescence architecture // *Бот. журн.* 2009. Т. 94. № 1. С. 92–100.

Большинство работ по изучению развития перистомов было сделано на видах, у которых он хорошо развит и имеет «типичное» для той или иной группы строение. Недавние молекулярно-филогенетические исследования подтвердили тесную связь строения перистома с основными группами порядков артродонтных мхов. В базальной граде, включающей Gigaspermales, Funariales, Encalyptales, Disceliales и Timmiales, перистом, если таковой имеется, принадлежит диплолепидному супротивному типу. Диплолепидный очерёдный тип характеризует наиболее эволюционно продвинутые группы бриевых и гипновых мхов, которые, с учетом современного более подробного понимания, включают порядки Bryales, Bartramiales, Rhizogoniales, Ptychomniales, Hookeriales и Hypnales (Goffinet et al., 2009). В этой же кладе в базальном положении находятся порядки Splachnales, Hedwigiales и Orthotrichales, перистомы которых сильно отличаются и в данной работе рассматриваться не будут. Гаплолепидный перистом представлен в порядках Dicranales s.l. (incl. Pottiales) и Grimmiales, образующих монофилетическую группу вместе с находящимися в базальном положении к ним недавно выделенными порядками Scouleriales и Bryoxiphales. Самое базальное положение в этой кладе, сестринское к упомянутым выше четырём порядкам, занимает *Catoscopium nigratum* (Wahrmund et al., 2010; Stech et al., 2012).

Последний вид традиционно относили либо к Bartramiaceae, либо к особому семейству Catoscopiaceae, которое ставили рядом с Bartramiaceae. Молекулярно-филогенетические данные определённо показали ошибочность такого решения, однако филогении, полученные на разных выборках и по разным молекулярным маркерам, противоречили друг другу, и Catoscopiaceae относили к разным порядкам, в частности Splachnales (Buck, Goffinet, 2000) или Bryales (Goffinet et al., 2009). М. С. Игнатов и Е. А. Игнатова (2003) выделили его в самостоятельный порядок, и правильность такого решения была подтверждена данными последующих молекулярно-филогенетических исследований.

Вместе с тем принадлежность перистома *Catoscopium* к одному из основных типов оставалась неясной, поскольку его сильная редукция не позволяла определить этот тип однозначно.

Изучение ранних стадий формирования перистома *C. nigratum* и разработанный нами метод полной трёхмерной реконструкции перистома позволил сделать следующие выводы.

Большинство делений во внутреннем перистомном слое соответствует гаплोलепидному типу: деление на стадии, характеризующейся формулой Эдвардса (Edwards, 1979) 2:1:1, при переходе к 4:2:2 является сильно неравным, что вскоре приводит к дополнительному делению большей клетки и, соответственно, образованию формулы 4:2:3. Вместе с тем, если клетки в результате такого неравного деления получаются не слишком сильно различающимися по размерам, то они обе делятся, приводя к 4:2:4 с супротивным расположением элементов перистома. Не слишком чёткую выдержанность неравных делений можно считать одним из факторов редукции перистома. Сравнение с другими видами, хорошо изученными на предмет развития их перистомов, показывает значительные параллели, позволяющие сделать вывод о том, что нарушение чёткости механизма поддержания неравных делений ведёт к редукции перистомов того или иного рода.

Вторым фактором нарушения правильного порядка делений являются дополнительные деления в перистомных слоях, так что вместо нормальной пропорции клеток 32:16:24 они образованы, например, 44:22:33, 40:20:30 и т.п. наборами клеток, причём общая пропорция числа клеток всегда близка 4:2:3.

В целом такое в известной степени переменное строение перистома *Catoscopium* хорошо соответствует положению вида в филогенетическом дереве в основании ветви, ведущей к гаплोलепидным мхам. В то же время, он находится на расстоянии всего одного узла филогенетического дерева от диплолепидных супротивных и диплолепидных очерёдных мхов, так что черты сходства с *Orthotrichaceae* и *Splachnaceae*, отмечавшиеся разными исследователями, также легко «выводятся» из «нестрого гаплोलепидной» конструкции перистома *Catoscopium*.



## Список литературы

*Игнатов М. С., Игнатова Е. А.* Флора мхов средней части европейской России. Т. 1. Sphagnaceae — Hedwigiaceae. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2003. — 608 с.

*Buck W. R., Goffinet B.* Morphology and classification of mosses // Bryophyte Biol. 2000. Vol. 3. P. 71–123.

*Edwards S. R.* Taxonomic implications of cell patterns in haplolepideous moss peristomes // Clarke G. C. S., Duckett J. G. (Eds.). Bryophyte systematics. London: Acad. Press, 1979. P. 317–346.

*Goffinet B., Buck W. R., Shaw A. J.* Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta // Goffinet B., Shaw A. J. (Eds.). Bryophyte biology, 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2009. P. 155–138.

*Stech M., McDaniel S. F., Hernández-Maqueda R., Ros R. M., Werner O., Muñoz J., Quandt D.* Phylogeny of haplolepideous mosses — challenges and perspectives // J. Bryol. 2012. Vol. 34. № 3. P. 173–186.

*Wahrmund U., Quandt D., Knoop V.* The phylogeny of mosses — addressing open issues with a new mitochondrial locus: Group I intron cob1420 // Mol. Phyl. Evol. 2010. Vol. 54. P. 417–426.

# МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЁРЕН СЕМЕЙСТВА CLEOMACEAE В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ ЕГО СИСТЕМАТИКИ И ЭВОЛЮЦИИ

---

В. Ф. Тарасевич, Е. В. Вознесенская, Н. К. Котеева

В составе семейства Cleomaceae в последнем варианте системы А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 2009) выделено два подсемейства: Dipterygioideae и Cleomoideae. Подсемейство Dipterygioideae является монотипным с единственным видом *Dipterygium glaucum*. Подсемейство Cleomoideae включает 3 трибы: Cleomeae, Podandrogynae и Oxystyleae. Наибольшей по объёму среди них является триба Cleomeae, состоящая из 9 родов.

Несмотря на многочисленные исследования, включая молекулярно-филогенетические, система семейства далека от ясности (Iltis, 1957, 1959; Sanchez-Acebo, 2005; Hall, 2008; Inda et al., 2008; Feodorova et al., 2010; Patchel et al., 2014), причём имеются значительные несоответствия между филогенией и морфологическими характеристиками, традиционно используемыми в систематике семейства (Hall, 2008). Особенно большое внимание уделяется самому большому по объёму роду *Cleome*. По последним данным, род *Cleome* насчитывает от 180 до 200 видов, произрастающих преимущественно в тропической и субтропической Африке, Америке, Азии и Австралии. Он представлен травянистыми растениями или кустарниками. Обзор литературных источников, посвящённых роду *Cleome*, свидетельствует о том, что таксономические границы его неясны. Морфологические и молекулярные данные полагают сестринскую связь между *Cleome* и *Polanisia*, а также включение *Podandrogynae* в род *Cleome* s.l.

Данные по строению пыльцевых зёрен часто используют в целях систематики. Ранее палинологически был исследован ряд видов *Cleome*, *Polanisia dodecandra*, *Podandrogynae macrophylla* и *Dipterygium glauca* (Ruiz Zapata, Xena de Enrech, 1997; Sanchez-Acebo, 2005; Perveen, Qaiser, 2001). Данные по палиноморфологии представляют большой интерес, поскольку дают возможность судить о происхождении, биогеографическом распространении и эволюционных взаимоотношениях внутри таксонов.

Настоящее исследование было предпринято с целью дать детальную палинологическую характеристику семейства Cleomaceae, изученного на большом фактическом материале, а также уточнить родственные связи внутри семейства. Большой интерес в связи с этим представляют филогенетические связи азиатских и американских видов *Cleome*, взаимоотношения между ними и с другими родами этого семейства.

Исследованием были охвачены все трибы из подсемейства Cleomoideae. Из трибы Cleomeae изучены роды: *Cleome* (43 вида), *Cleomella* (10 видов), *Polanisia* (3 вида), *Cristatella* (2 вида), *Isomeris* (1 вид), *Dactylaena* (1 вид), из трибы Oxystyleae: *Oxystylis* (1 вид) и *Wislizenia* (3 вида), из трибы Podandrogynae — *Podandrogyne* (1 вид). Из монотипного подсемейства Dipterygioideae изучен единственный вид *Dipterygium glaucum*. Пыльцевые зёрна всех видов исследовали методами световой и электронной сканирующей микроскопии, а части видов — методом трансмиссионной электронной микроскопии. Анализ пыльцевого материала представителей родов семейства Cleomaceae показывает, что в целом семейство мономорфное. Оно характеризуется единым типом строения пыльцевых зёрен — эллипсоидальных, с 3-бороздно-оровыми апертурами. Разнообразие скульптуры позволяет разделить изученные таксоны на 3 палиногруппы. К первой палиногруппе относятся представители рода *Cleome*, американских родов *Cleomella*, *Cristatella*, *Wislizenia*, *Oxystylis*, *Isomeris*, *Dactylaena* и афроамериканского рода *Polanisia*, у которых скульптура пыльцевых зёрен представлена двумя типами. I-й тип имеет морщинисто-перфорированную скульптуру, у видов II типа с перфорированно-сетчатой или дважды сетчатой скульптурой выделяются 3 подтипа: с немногочисленными перфорациями (1<sup>й</sup> подтип), с неотчётливо выраженными стенками ячей (2<sup>й</sup> подтип), с отчётливыми стенками ячей с многочисленными мелкими перфорациями внутри ячей (3<sup>й</sup> подтип).

Во вторую палиногруппу, которая характеризуется шипиковатой скульптурой, входят некоторые виды *Cleome*, *Dipterygium glaucum* и *Podandrogyne brachycarpa*. Третья палиногруппа является монотипной. Она включает *Cleome viridiflora*, который характеризуется бородавчатой или папиллятной скульптурой. Эта палиногруппа связана со второй палиногруппой и, возможно, является её производной.

Анализируя географическую приуроченность видов и сопоставляя её с морфологией пыльцевых зёрен, можно сделать некоторые выводы

относительно их филогенетических взаимоотношений и предположить, в каком направлении шла эволюция. Самыми примитивными являются виды *Cleome*, принадлежащие к 1 типу, имеющие морщинисто-перфорированную скульптуру. Местом произрастания этих видов являются районы Малой Азии, Африки и Индии, где, по-видимому, и возник род *Cleome*. Это исходный палинотип. Морщинисто-перфорированная скульптура трансформировалась в сетчатую с простой сеткой. К такому переходному виду принадлежит *C. africana*, у которого морщинистость слабо выражена, а скорее присутствует простая сетка. Тип 1 дал начало типу 2, со сложной сетчатой скульптурой. Однако у представителей, относящихся к этому типу (подтип 2), стенки ячеек ещё несовершенные: широкие, низкие, часто плохо прослеживаемые. Такую скульптуру имеют как американские, так и азиатские виды. Далее эволюционные преобразования в строении сетчатой скульптуры продолжались в основном у американских видов. По-видимому, это приурочено к тому времени, когда Северная Америка отделилась от Европы. В родовом отношении наблюдается расцвет семейства в Новом Свете. Появляются новые роды, близкие к *Cleome*, но с более совершенной морфологией. К ним относятся роды *Cleomella*, *Oxystylis*, *Cristatella*, *Wislizenia*, *Isomeris*. В этой линии развития наибольшим числом видов представлен род *Cleomella* с чёткими стенками ячеек и с многочисленными перфорациями.

Независимую линию развития представляет вторая палиногруппа, включающая виды с шипиковатой скульптурой, представители которой произрастают на обоих континентах. Виды эти возникли очень рано. Они произошли от предков с сетчатой скульптурой. Вряд ли они возникли независимо на разных континентах. Скорее всего они так же, как и в случае видов с сетчатыми скульптурами, произошли в Старом свете и широко распространились в историческом прошлом по единому Лавразийскому континенту до того, как он распался. По сравнению с видами с сетчатыми пыльцевыми зёрнами они немногочисленны. Кроме видов *Cleome*, к ним относятся *Dipterygium glaucum* (Африка) и *Podandrogyne brachycarpa* (Южная Америка).

На территории бывш. СССР в настоящее время произрастает 11 видов *Cleome*, при этом 6 из них эндемы (Бобров, 1939). Ареал одного из них, *C. ornithopodioides*, протягивается на Н. Дон, в Крым и Сев. Кавказ. В прошлом, в миоцене и олигоцене, как свидетельствуют находки плодов, определённые как *Cleome*, ареал рода простирался

на Н. Дон, Украину и к северу — в Западную Сибирь, а в плиоцене он сохранился в Поволжье (Самарская Лука) и на Н. Дону. Плоды другого рода, *Polanisia*, также были обнаружены в олигоценовых и миоценовых отложениях Западной Сибири и миоценовых — Восточной Сибири (р. Алдан) (Дорофеев, 1963).

Единственный вид с папиллятой экиной — *Cleome viridiflora* — является, по нашему мнению, высокоспециализированным. Об этом свидетельствует комплекс признаков: скульптура поверхности, где наблюдается сочетание папилл и очень мелких перфораций, а также редкие некрупные ячеи, осложнённые 1–2 перфорациями. Особенно обращает на себя внимание более сложно организованная, по сравнению с другими таксонами, ультраструктура тектума. На фоне папиллятой скульптуры такие «атавистические» детали как редкие некрупные ячеи и мелкие перфорации свидетельствуют о далёких связях с предками, обладавшими сетчатыми пыльцевыми зёрнами.

Американские роды *Cleomella*, *Oxystylis*, *Wislizenia*, *Cristatella* объединяет не только оригинальный тип строения сложной сетки, но и особенность ультратонкого строения экины, а именно характера эндэкины. Если у *Cleome* и *Polanisia* она тонкая, то у этой группы родов эндэкина толстая.

## Список литературы

Бобров Е. Г. Сем. LXIX. Каперсовые — Capparidaceae Lindl. // Флора СССР. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1939. Т. 8. С. 1–14.

Дорофеев П. И. Порядок Capparidales // Основы палеонтологии. Т. 15. Голосеменные, покрытосеменные. Москва: Изд. АН СССР, 1963. С. 505–506.

Feodorova T. A., Voznesenskaya E. V., Edwards G. E., Roalson E. N. Biogeographic patterns of diversification and the origins of  $C_4$  in *Cleome* (Cleomaceae) // Syst. Bot. 2005. Vol. 35. P. 811–826.

Hall J. C. Systematic of Capparaceae and Cleomaceae: an evaluation of the generic delimitations of *Capparis* and *Cleome* using plastid DNA sequence data // Botany. 2008. Vol. 86. P. 682–696.

Illis H. H. Studies in the Capparidaceae. III. Evolution and phylogeny of the western North American Cleomoideae // Ann. Missouri Bot. Gard. 1957. Vol. 44. P. 77–119.

*Iltis H. H.* Study in the Capparaceae. VI. *Cleome* sect. *Physostemon*: Taxonomy, geography and evolution // *Brittonia*. 1959. Vol. 10. P.33–58.

*Inda L. A., Torrecilla P., Catalan P., Ruiz Zapata T.* Phylogeny of *Cleome* and its close relatives *Podandrogynne* Ducke and *Polanisia* Raf. (Cleomoideae, Cleomaceae) based of analysis of nuclear ITS sequences and morphology // *Plant Syst. Evol.* 2008. Vol. 274. P. 111–126.

*Perveen A., Qaiser M.* Pollen flora of Pakistan — XXXI Capparidaceae // *Turkish J. Bot.* 2001. Vol. 3. P. 389–395.

*Ruiz Zapata T., Xena de Enrech N.* La morfología del polen de *Cleome L.* (Capparidaceae) en relacion con su taxonomia y syndromes de polinizacion // *Acta Bot. Venez.* Vol. 20. P. 67–80.

*Sanchez-Acebo L.* A phylogenetic study of the New World *Cleome* (Brassicaceae, Cleomoideae) // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2005. Vol. 92. P. 179–201.

*Takhtajan A. L.* Flowering plants. 2<sup>nd</sup> ed. NY.: Springer, 2009. XLV + 871 p.

Род *Quercus* L. включает около 400–500 видов, экологические предпочтения которых чрезвычайно разнообразны. Это обуславливает актуальность более детального определения пыльцевых зёрен дубов в дисперсном состоянии. Зачастую в спорово-пыльцевых спектрах определение пыльцевых зёрен вечнозелёных и листопадных видов дубов проводилось на основании их размера и формы. Эти признаки нельзя признать удачным ввиду высокой степени их изменчивости. Можно приблизительно оценивать соотношение вечнозелёных и листопадных дубов в регионах с небольшим числом видов, но очевидно, что достоверность этих данных может быть поставлена под сомнение. Это подтверждается и исследованиями границ морфологической внутривидовой изменчивости у современных видов дубов.

В течение последнего десятилетия резко возросло число работ, посвящённых изучению скульптуры экзины видов дубов в связи с вопросами систематики этого рода (см. обзор в Tekleva et al., 2014). Данные по современным видам стали всё шире применяться для интерпретации ископаемых (в основном кайнозойских) спорово-пыльцевых спектров, во многих из которых пыльцевые зёрна дубов зачастую являются доминирующими. Очевидно, что применение данных СЭМ значительно повышает достоверность интерпретации спорово-пыльцевых спектров. Помимо скульптуры экзины, для дисперсных пыльцевых зёрен необходимо последовательное исследование в световом (СМ), сканирующем (СЭМ) и трансмиссионном (ТЭМ) электронных микроскопах. Это позволяет получить достоверную и детальную информацию о конкретном пыльцевом зерне, т.к. в случае дисперсного материала мы должны рассматривать каждое из них как уникальное. Дополнительный вопрос, возникающий при изучении пыльцевых зёрен видов дуба — природа так называемого «геникулюса» (*geniculum*, или *geniculus*), считающегося характерным для большинства дубов и выражающегося в некоем изгибе в экваториальной области борозды.

В данных материалах и будут затронуты эти вопросы. Для этого были проанализированы оригинальные данные, полученные по морфологии и ультраструктуре зрелой спородермы 40 современных видов из всех секций и подсекций рода *Quercus*, рассматриваемых в рамках следующих таксонов: *Q. Group Ilex*, *Q. Group Cerris*, *Q. Group Cyclobalanopsis*, *Q. Group Protobalanus*, *Q. Group Quercus*, *Q. Group Lobatae* (Denk, Tekleva, 2014) и голоценовым пыльцевым зёрнам из России, США и Японии (Tekleva et al., 2014, Tekleva, Haselwander, 2014; неопубликованные данные). Проведено сравнение с литературными данными.

Исследование современных видов подтвердило систематическую значимость признаков скульптуры у видов *Quercus*. Кроме того, было показано, что строение покрова и подстилающего слоя также различается у разных групп видов (Denk, Tekleva, 2014). Эти данные совместно с литературными были успешно применены для интерпретации дисперсных ископаемых пыльцевых зёрен дубов. При этом данные по скульптуре поверхности позволяют определить пыльцевые зёрна до группы видов (реже — до вида), в то время как внутреннее строение оболочки в ряде случаев помогает детализировать сравнение. В результате на основании морфологии и ультраструктуры спородермы было выделено три скульптурных типа для американского материала (относящихся к листопадным из *Q. Group Quercus* и *Q. Group Lobatae* и к вечнозелёным из *Q. Group Lobatae* (*Q. myrtifolia* Willd.)), десять — для японского (*Q. semecarpifolia* Sm., *Q. gilva* Blume, *Q. aliena* Blume, 2 морфотипа для *Q. dentata* Thunb. и *Q. mongolica* Fisch. ex Turcz., *Q. variabilis* Blume, *Q. serrata* Thunb., *Q. crispula* Blume), один — для российского (*Q. robur*). Показано, что морфологическая внутривидовая изменчивость признаков скульптуры наиболее выражена у листопадных видов с бугорчатой скульптурой поверхности. В связи с этим для интерпретации этих видов важно применение ультраструктурных данных. Скульптура поверхности может рассматриваться как система элементов разного порядка (например, разделяться на основные и вспомогательные, как сделано Н. Н. Нарышкиной (2013)): основной скульптурный тип (бородавчатый, палочковидный, морщинистый, гранулярный) характеризует подроковую группировку; особенности морфологии скульптурных элементов позволяют определять пыльцевые зёрна до более низкого таксономического ранга. К сожалению, наши данные по ультраструктуре ископаемых дисперсных пыльцевых зёрен



дубов пока единственные, и накопление аналогичных данных по другим регионам позволит расширить их применение в будущем.

Rowley & Gabaraeva (2004), исследуя развитие спородермы *Q. robur* L., показали, что после применения 0,5% водного раствора перманганата калия изначально бугорчатая скульптура пыльцевых зёрен *Q. robur* в СЭМ напоминала палочковидную, характерную для ряда видов дубов (*Q. Group Pex*). Rowley & Gabaraeva пришли к выводу, что бородавчатый тип скульптуры дуба образован в онтогенезе вторично, а палочковидный тип — первично откладывающимся спорополленином. Эти результаты, с одной стороны, чрезвычайно интересны, с другой — требуют аналогичных экспериментов на других видах дуба для подтверждения этого вывода, а также для выяснения формирования разных скульптурных типов. Мы попытались повторить этот опыт, применив раствор той же концентрации и исследовав оболочку не только в СЭМ, но и в ТЭМ. Был исследован не только *Q. robur*, но и *Q. ilex* как пример пыльцевых зёрен с палочковидной скульптурой. После обработки перманганатом калия как в течение получаса, так и в течение суток, скульптура *Q. robur* совершенно не напоминала палочковидную. Это может быть связано с тем, что Rowley & Gabaraeva использовали не 0,5%, а более высокую концентрацию, т.к. в тексте статьи упоминается и 1% раствор. К сожалению, при обсуждении результатов и подписи к иллюстрациям, авторы не приводят конкретную концентрацию, что заставляет нас рассматривать её как данную в методах (т.е. 0,5%). Интересно, что по нашим данным в ТЭМ заметно, что процесс деградации у двух видов происходит немного по-разному, хотя под СЭМ поверхность обоих видов выглядела сходно после деградации. Возможно, это может также свидетельствовать о различной природе спорополленина.

Для выяснения природы геникулоса были проведены детальные исследования апертурной области у видов дуба (свежий материал *Q. robur* на стадии молодых микроспор и зрелых пыльцевых зёрен с применением различных фиксаторов: глутар-альдегидный на фосфатном и какодилатном буферах, глутар-альдегидный на какодилатном буфере с добавлением таниновой кислоты, гербарный материал 25 видов дубов из разных секций, ископаемый материал). Надо сказать, что под СМ и даже СЭМ зачастую хорошо заметен экваториальный изгиб борозды, однако на исследованных нами в ТЭМ пыльцевых зёрнах дубов не удалось обнаружить каких-либо однозначных следов

эндоапerture. При изучении ультраструктуры спородермы выяснилось, что эндэкина дубов малококонтрастна, к апertureм утолщается постепенно. В связи с этим были применены разные варианты фиксации свежего материала, различающиеся деталями проработки разных частей изображения на срезах. Фиксация на какодилатном буфере лучше выявляет мембраны и рибосомы. Танин на какодилатном буфере подчёркивает структуры липидной и белковой природы, но маскирует разницу между энд- и эктэкиной на стадии молодой микроспоры. Контрастирование уранилацетатом и свинцом также отличается для какодилатного буфера без танина. Отличия энд- и эктэкины на стадии молодой микроспоры при фиксации на какодилатном буфере хорошо подчёркивает свинец по Рейнольдсу и хуже — водный уранилацетат. Субклеточные структуры также особенно хорошо контрастирует свинец и хуже — уранилацетат, но лучше, чем совсем без контрастера. Изучение эндэкины в апerture на стадии средней микроспоры показало, что она выглядит как типичная апertureрная пробка, линзовидное тело которой расширено и пронизано ламеллами. При созревании пыльцевого зерна эндэкина спрессовывается, интина утолщается в апerture, но оба эти слоя очень постепенно меняют свою толщину. Поэтому внешний контур возможной эндоапerture (оровидная структура) не всегда можно определить, а из-за недостаточной общей (экт- и эндэкины) толщины её внутренний край на ацетализованном материале легко сминается, теряет прижизненную форму и становится труден для описания. На ископаемом материале эндэкина плохо сохраняется и в основном представлена в области апerture. Эти результаты поддерживают точку зрения о возможной промежуточной (в эволюционном смысле) между простой и сложной бороздами природе геникулюса, как было предположено Stanley & Krimp (1959).

Исследование поддержано РФФИ (грант 12–04–01740) для М. В. Теклёвой (морфология, ультраструктура и деградация пыльцевых зёрен) и РФФИ (грант 13–04–00624) для С. В. Полевой (строение апerture).

## Список литературы

Нарышкина Н. Н. Морфология современной и ископаемой пыльцы некоторых видов рода *Quercus* L. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Владивосток, 2013. — 23 с.

Denk T., Tekleva M. Pollen morphology and ultrastructure of *Quercus* with focus on Group Ilex (= *Quercus* Subgenus *Heterobalanus* (Oerst.) Menitsky): implications for oak systematics and evolution // Grana. 2014. Vol. 53. № 4. P. 255–282.

Tekleva M. V., Haselwander R. D. Preliminary data on morphology and ultrastructure of oak pollen from the Holocene of Bray Area Lake, Missouri, USA // 9<sup>th</sup> European Palaeobotany-Palynology conference, 26–31 August 2014, Padova, Italy. 2014. P. 272.

Tekleva M. V., Naryshkina N. N., Evstigneeva T. A. Fine structure of *Quercus* pollen from the Holocene sediments of the Sea of Japan // Plant Syst. Evol. 2014. Vol. 300. № 8. P. 1877–1893.

Rowley J. R., Gabaraeva N. I. Microspore development in *Quercus robur* (Fagaceae) // Rev. Pal. Pal. 2004. Vol. 132. P. 115–132.

Stanley E. A., Kremp G. O. W. Some observations on the geniculus in the pollen of *Quercus prinoides* // Micropaleontology. 1959. Vol. 5. № 3. P. 351–354.

# ДИАКРИТИЧЕСКИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ В МОЛЕКУЛЯРНОЙ СИСТЕМАТИКЕ ЗЕЛЁНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

---

А. Д. Темралева, С. В. Москаленко, С. А. Дронова

На протяжении XIX–XX вв. основной таксономический вес при идентификации зелёных водорослей имели морфологические признаки. По мере развития молекулярной филогенетики и накопления новых данных об ультраструктурных и физиолого-биохимических свойствах водорослей стало очевидно, что использование исключительно фенотипических признаков, в некоторых случаях нестабильных и весьма изменчивых, недостаточно для таксономической идентификации данной группы. Мы попытались соотнести традиционные морфологические признаки зелёных водорослей с данными молекулярной систематики.

**Тип организации таллома.** Многие системы зелёных водорослей на основе морфологической концепции вида признавали тип организации таллома признаком на уровне порядков (Андреева, 1998; Pröschold, Leliaert, 2007). С развитием молекулярно-филогенетического анализа с помощью различных независимых молекулярных маркеров было неоднократно показано, что близкородственные таксоны часто имеют абсолютно различную организацию таллома. Так, виды рода *Chlamydomonas* с монадной организацией таллома генетически более близки к сарциноидным видам родов *Fasciculochloris*, *Heterotetracystis* и *Hemiflagellochloris*, а не монадным родам *Lobochlamys*, *Oogamochlamys*, *Chloromonas* (Watanabe et al., 2006). По данным Lewis & Trainor (2012), близкородственными родами являются коккоидные водоросли *Spongiochloris*, сарциноидные *Chlorosphaeropsis* и *Protosiphon* с сифональной организацией таллома. Таким образом, накопленный опыт в области молекулярной систематики не позволяет считать данный признак надёжным для разграничения таксонов на уровне порядков и семейств, но хорошо разделяет близкородственные роды.

**Форма вегетативных клеток, способность к образованию колоний и их форма.** Различная форма клеток, способность образовывать колонии и их различная форма являются надёжными

диакритическими признаками, разделяющими роды зелёных водорослей семейства Selenastraceae: *Ankistrodesmus*, *Kirchneriella*, *Monoraphidium*, *Nephrochlamys*, *Podohedriella*, *Quadrigula*, *Raphidocelis*, *Rhombocystis*, *Selenastrum* и *Tetranephris*. Указанные морфологические свойства и ранее использовались на родовом и видовом уровнях, а в последующем подтвердились молекулярным анализом гена 18S рДНК (Krienitz, Bock, 2012).

**Число хлоропластов и их форма.** В традиционной систематике зелёных водорослей тип хлоропласта и их число оценивали как признаки родового уровня, а форма хлоропласта, как правило, использовалась при разграничении видов (Андреева, 1998). Нам не известно ни одного рода зелёных водорослей, виды которого имели бы принципиально разные типы хлоропластов в зрелых вегетативных клетках. Однако наличие одного типа хлоропласта или одинаковое их число у двух близкородственных родов, например *Chlorella* и *Parachlorella*, не означает их таксономической невалидности (Krienitz et al., 2004).

**Строение клеточных оболочек и наличие слизистых образований.** В классических системах зелёных водорослей различные типы слизистых образований использовались в качестве признаков, разделяющих виды и роды. Например, разграничение видов *Bracteacoccus minor* и *B. pseudominor* было основано на отсутствии у последнего пузыревидного слизистого выроста на клеточной оболочке (Андреева, 1998). Анализ ядерного гена 18S рДНК и пластидного гена *rbcL* подтвердили самостоятельность этих видов (Fučíková, Lewis, 2012). Ещё одним примером может послужить разделение родов *Scotiellopsis* и *Coelastrella* на основе наличия полярных утолщений клеточной оболочки у первого рода и отсутствия — у второго (Kalina, Punčochářová, 1987). Однако дальнейший анализ на основе данных по 18S рДНК и ITS2 показал несостоятельность этого разделения (Hegewald, Nanagata, 2000; Kaufnerová, Eliás, 2013). Собственные данные по изучению морфологии, ультраструктуры и филогении членов клады *Watanabea* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) свидетельствуют, что кластеризация родов *Heveochlorella*, *Kalinella*, *Chloroidium*, *Heterochlorella* от клады «*Watanabea*+*Viridiella*» по данным 18S рДНК также подтверждается наличием у водорослей последней группы однослойной клеточной стенки (Temraleeva et al., unpublished). Поэтому данный признак в исследованной кладе можно использовать в систематике надродовых таксонов, возможно, — семейств.

**Наличие, число и строение пиреноидов.** Большинство систематиков сходятся во мнении, что наличие/отсутствие пиреноидов является диагностическим признаком видового уровня (Константинова, Болдина, 2000). Neustupa et al. (2007) обнаружили, что штамм водоросли, описанный исходно как морфовид *Klebsormidium marinum*, по молекулярным данным относится к роду *Stichococcus*, несмотря на присутствие пиреноида с крахмальной оберткой, что считалось одним из диакритических признаков, разделяющих эти таксоны. Этот же коллектив авторов описал новый род зелёных водорослей — *Kalinella* — с типовым видом *K. bambusicola*, хлоропласт которой содержал пиреноид (Neustupa et al., 2009). Позднее ими же был обнаружен новый вид данного рода — *K. apyrenoidosa* без пиреноида (Neustupa et al., 2013). Ещё один показательный пример — традиционное разделение родов *Chlamydomonas* и *Chloromonas* на основе отсутствия пиреноида у последнего (Ettl, 1970, 1983). Первое же молекулярное исследование этих морфологически различных таксонов показало несостоятельность подобного разделения (Buchheim et al., 1997), и в настоящее время род *Chloromonas* включает в себя виды как с пиреноидами, так и без них (Hoham et al., 2002; Matzuzaki et al., 2012). Таким образом, данные молекулярной филогенетики подтвердили надёжность признака как диакритического на видовом, а не родовом уровне.

**Число ядер.** Объединение морфологами-систематиками одноядерных и многоядерных видов зелёных водорослей в один род, например *Deasonia* (= *Ascochloris*) и *Neospongiococcum* (Deason, 1984), не оправдалось при исследовании филогенетических взаимосвязей указанных родов по генам 18S рДНК и *rbcL* (Skaloud et al., 2013). По-видимому, различное число ядер свидетельствует о таксономических различиях как минимум на уровне рода.

**Тип размножения.** Способам размножения в настоящее время придаётся серьёзное диагностическое значение. Особый вес в современной систематике зелёных водорослей имеют такие признаки как тип клеточных покровов у зооспор и тонкое строение жгутикового аппарата монадных клеток (вегетативных или зооспор). Эти признаки хорошо согласуются с молекулярными исследованиями зелёных водорослей (Watanabe et al., 2006).

**Наличие, форма и расположением стигмы.** В традиционной систематике зелёных водорослей для разграничения видов монадной

организации успешно использовались такие характеристики стигмы как длина, форма и положение. Впоследствии оказалось, что эти морфологические признаки стигмы хорошо подтверждаются молекулярными данными, например, для рода *Microglena* (Demchenko et al., 2012). Группа украинских альгологов под руководством И. Ю. Костикова описала новый вид рода *Chlorochytrium* — *C. hypanicus* (Костиков и др., 2012), который отличается от типового — *C. lemnae* — передним положением стигмы у зооспор. Анализ данных гена 18S рДНК обоих видов не позволил надёжно их разделить, однако сравнение интронов в данном гене и экологические особенности могут подтвердить обоснованность выделения нового вида (Temraleeva et al., unpublished).

**Расположение, число и тип жгутиков.** Число, длина, морфология, место прикрепления и характер движения жгутиков достаточно разнообразны у зелёных водорослей, но постоянны внутри родственных групп. В целом морфологические различия жгутиков вегетативных клеток или зооспор, видимые при световой микроскопии, позволяют разделять зелёные водоросли на уровне видов и родов; для исследований более высоких таксономических рангов (порядков, классов) необходимы ультраструктурные исследования жгутикового аппарата.

**Накопление запасных питательных веществ.** Некоторые группы зелёных водорослей способны к гиперсинтезу каротиноидов. Данный признак наряду с другими был предложен для характеристики порядка Protosiphonales внутри класса Chlorophyceae (Костиков и др., 2012). Аналогично, несколько близких родов порядка Sphaeropleales: *Muriella*, *Bracteacoccus* и *Chromochloris* объединяет способность синтезировать каротиноиды, окрашивающие культуры в ярко-оранжевый цвет (Fučíková et al., 2012). Для недавно открытых 3-х новых родов этого же порядка: *Rotundella*, *Tumidella* и *Bracteamorpha* также была характерна эта особенность (Fučíková et al., 2014). Возможно, данная способность связана с почвенными условиями жизни всех перечисленных таксонов.

Несмотря на то, что многие морфологические признаки хорошо согласуются с данными молекулярно-филогенетического анализа, некоторые из них являются приспособительными и зависят от условий окружающей среды. Например, слизь, соединяющие тяжи, одиночный или колониальный образ жизни, формирование игл у видов *Chlorella*-клады являются адаптивным ответом на выедание, эндосимбиотическое или наземное существование (Luo et al., 2006, 2010). Представители рода зелёных водорослей *Mychonastes* традиционно

отличали от *Pseudodictyosphaerium* по образу жизни: свободноживущие в первом случае и колониальные во втором. Однако это морфологическое различие родов не подтвердилось молекулярными данными, и оба таксона были объединены в род *Mychonastes* (Krienitz et al., 2011). Кроме того, в ряде работ убедительно показано, что такие морфологические признаки видов *Scenedesmus* как присутствие и форма шипов, величина колонии зависят от температуры окружающей среды (Trainor, 1991; Trainor, Egan, 1991). Таким образом, при описании таксономического разнообразия зелёных водорослей всегда должен использоваться полифазный подход, учитывающий морфологические, ультраструктурные, экологические и молекулярные данные.



Отношение биологов к тератам изменялось от восприятия их как абсолютно незначачих проявлений «игры природы» (см. Канаев, 1963; Allchin, 2008) до использования как важнейшего — по существу единственного — средства понять генетику развития (Olson, 2012). Столь же сильно различались оценки значимости тератологических данных как источника филогенетической информации. После укоренения в сознании биологов эволюционизма дарвинского толка тераты стали с большим энтузиазмом воспринимать как атавистические проявления, позволяющие выявлять строение гипотетических предковых форм (Mott, 1905; Worsdell, 1915; Storey, 1967; и др.). Однако эта интерпретация основана фактически на случайном более или менее полном сходстве наблюдаемой тератологической структуры с имплицитно представляемым устройством гипотетической предковой формы (Goebel, 1898–1901; Arber, 1919, 1931; Carlquist, 1969). В частности, аберрантные (стерильные) антеридии *Corsinia coriandrina* (Spreng.) Lindb. с базальной яйцеклеткой были интерпретированы как частичная реверсия к исходному многоклеточному гаметангию изогамного водорослевого предка (Мейер, 1958), но аберрантные завязи *Dianthus* sp. с полостью в стенке, в которой формируются пыльцевые зёрна и которая вскрывается в полость завязи (Rao, 1940), насколько мне известно, никогда не рассматривали как реверсию к какому-либо анцестральному состоянию спороносных частей цветка. Никакой процедуры различения атавизмов среди тератов разного рода, очевидно, не существует.

В тератах видели реализацию некоего потенциально возможного многообразия форм (Carlquist, 1969; Olson, 2012), что нашло наиболее полное и последовательное выражение в концепции номотетической морфологии растений (Meulen, 1973). Их также считали результатом гетерохронно-гетеротопного нарушения и взаимного наложения (генетических) программ развития (Harrison, 1952; Guédès, Dupuy, 1970; Barabé, Lacroix, 2000; Mathews, Kramer, 2012). В обоих случаях тераты

никак не отражают родственные отношения таксонов и потому не несут никакой филогенетической информации.

Arber (1931) и позднее Harrison (1952) указали на то, что тераты возможно рассматривать не только как атавизмы, но и как «футуристические» формы, которые как «многообещающие уроды» могут стать источником эволюционной новизны (Teißen, 2006). Однако филогения представляет уже свершившееся эволюционное преобразование, её познание сугубо апостериорно, а потому «футуристические» тераты также не несут никакого филогенетического сигнала.

Согласно изложенному, современные филогенетики и систематики перестали обращаться к тератологии как к источнику информации для своих построений, хотя следовало бы прежде понять, что именно можно ожидать от тератологии в контексте выявления филогении.

В современной филогенетике проявляется чёткая тенденция отказа от использования любых морфологических признаков. Системы строят по молекулярно-генетическим признакам методами кладистики. Соответственно задачи реконструкции предковой формы не существует в принципе, а эволюцию морфологических структур выводят из полученных кладограмм («character mapping») (напр., Soltis et al., 2003). При этом средством фальсификации получаемых результатов служат кладистические же построения, выполненные по другим участкам ДНК и генам. Однако настойчивые попытки перейти к использованию целых геномов (см. Антонов, 2006) фактически оставляют получаемые кладограммы без средства фальсификации и тем самым выводят их за рамки научных построений (Поппер, 2002). Эволюционно-морфологические реконструкции, не зависящие от молекулярно-генетических кладограмм, могли бы послужить такими фильсифицирующими тестами.

Для эволюционно-морфологических построений ключевое значение имеет гомологизация структур, определение их морфологической природы. Использование для этих целей терат даёт неоднозначные результаты. Так, тератологические женские цветки *Alnus kamtschatica* (Call.) Kom. с околоцветником и тычинкой (Корчагина, 1974), весьма вероятно, указывают на типологическую обоеполость цветка Betulaceae, поскольку недвусмысленные следы обоеполости цветков свойственны Fagaceae из ближайшего родства берёзовых (Тахтаджян, 1966). Гомологизация интегументов с лопастями мегаспорофилла (Guédès, Dupuy, 1970; Mathews, Kramer, 2012) не исключена, хотя

и крайне маловероятна в свете палеоботанических данных о древнейших семенах (Мейен, 1987). Тератологическая же «симпетальная» корзинка *Cosmos* sp. (Имс, 1964) едва ли может быть содержательно интерпретирована морфологически. Ясных критериев различения морфологически значимых и морфологически незначимых тератов нет, и их наличие само по себе не проливает свет на морфологическую природу какой-либо структуры.

Более определённые результаты может дать отсутствие конкретного типа тератов (Goebel, 1898–1901; Guédès, Dupuy, 1970). Так, Guédès & Dupuy (l.c.) выявили весьма наглядные трансформации интегументов в лопасти листа, но не в структуры другого типа. (Из этого они сделали вывод о гомологии интегументов листочкам сложного листа, хотя правильнее было бы заключить об отсутствии гомологии с теми структурами, в которые интегументы никогда не превращаются.) Тератологические интраовариальные плодолистики никогда не были отмечены на несомненных участках плодолистиков (Cochran, 1934; Storey, 1967; Meyerowitz et al., 1989; McComb et al., 1996; Carballo-Bautista et al., 2010). Это даёт право считать, что они появляются из ткани верхушки цветоложа, по бокам конгениально сросшегося с соответствующими частями плодолистиков. Поэтому тератологическое наличие плодолистиков на верхушке колонки у некоторых Caryophyllaceae (Gibbs, 1904; Веселова, 1980) — это серьёзное подтверждение её комплексной природы (Имс, 1964). Колонка гвоздичных не может быть продуктом срастания плацент полимеризовавшихся семяпочек (Сухоруков и др., 2014) или разрастанием цветоложа под исходно единственной базальной семяпочкой при полимеризации семяпочек, что вытекает из character mapping на кладограммах Caryophyllaceae (Fior et al., 2006; Greenberg, Donoghue, 2011).

Возникшее несоответствие можно отнести на счёт фундаментального несовпадения молекулярной и морфологической эволюции (Антонов, 2006), но такое решение, как априорное, выглядит паллиативом. Возможно, более плодотворным было бы переоценить вероятности гомоплазий используемых молекулярно-генетических признаков или, по крайней мере, попытаться использовать другие участки генома до того, как кардинально перестраивать систему Caryophyllaceae.

## Список литературы

- Антонов А. С.* Геносистематика растений. М.: Академкнига, 2006. — 294 с.
- Веселова Т. Д.* О природе плаценты в семействе гвоздичных (Caryophyllaceae L.) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. 1980. № 2. С. 44–48.
- Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. — 498 с.
- Канаев И. И.* Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 300 с.
- Корчагина И. А.* О природе цветка берёзовых // Тр. Моск. о-ва испытат. прир. 1974. Т. 51. С. 50–74.
- Мейен С. В.* Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. — 404 с.
- Мейер К. И.* Морфогения высших растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1958. — 256 с.
- Поппер К. Р.* Объективное знание: эволюционный подход. М.: УРСС, 2002. — 381 с.
- Сухоруков А. П., Креницына А. А., Кушунина М. А., Нилова М. В., Девятков А. Г.* Карпологические признаки семейства Caryophyllaceae и их эволюционная направленность в свете данных молекулярной филогении // Мемориальный каденский сборник. М.: МАКС Пресс, 2014. С. 223–233.
- Техтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. — 611 с.
- Allchin D.* Monsters and the Tyranny of normality. How do biologists interpret anomalous forms? // Amer. Biol. Teacher. 2008. Vol. 70. № 2. P. 117–119.
- Arber A.* On atavism and law of irreversibility // Amer. J. Sci. Ser. 4. 1919. Vol. 48. № 1. P. 27–32.
- Arber A.* Studies in floral morphology. II. On some normal and abnormal Crucifers: With a discussion on teratology and atavism // New Phytol. 1931. Vol. 30. № 3. P. 172–203.
- Barabé D., Lacroix C.* Homeosis in Araceae flowers: The case of *Philodendron melinonii* // Ann. Bot. 2000. Vol. 86. P. 479–491.
- Carballo-Bautista M.A., Moguel-Salazar F., Brito-Argáes L., Cristóbal-Alejo J., Islas-Flores I.* Breve descripción morfológica de un pequeño fruto

interno que crece en el fruto principal del Chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) // Rev. Fitotec. Mex. 2010. Vol. 33. № 4. P. 281–285.

*Carlquist Sh.* Towards acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy // *Phytomorphology*. 1969. Vol. 49. № 4. P. 332–362.

*Cochran H. L.* Abnormalities of the flower and fruit of *Capsicum frutescens* // *J. Agric. Res.* 1934. Vol. 48. № 8. P. 737–748.

*Fior S., Karis P. O., Casazza G., Minuto L., Sala F.* Molecular phylogeny of the Caryophyllaceae (Caryophyllales) inferred from chloroplast matK and nuclear rDNA ITS sequences // *Amer. J. Bot.* 2006. Vol. 93. № 3. P. 399–411.

*Gibbs L. L.* Note on floral anomalies in species of *Cerastium*. 1. Secondary whorl of carpels in *Cerastium quaternellum* Fenzl // *New Phytol.* 1904. Vol. 3. № 9–10. P. 243–247.

*Goebel K.* Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena: Gustav Fischer, 1898–1905. — XVIII + 840 S.

*Greenberg A. K., Donoghue M. J.* Molecular systematic and character evolution in Caryophyllaceae // *Taxon*. 2011. Vol. 60. № 6. P. 1637–1652.

*Guédès M., Dupuy P.* Further remarks on the «leaflet theory» of the ovules // *New Phytol.* 1970. Vol. 69. P. 1081–1092.

*Harrison J. H.* A reconsideration of plant teratology // *Phyton*. 1952. Vol. 4. № 1–3. P. 19–34.

*Mathews S., Kramer E. M.* The evolution of reproductive structures in seed-plants: A re-examination based on insights from developmental genetics // *New Phytol.* 2012. Vol. 94. № 4. P. 910–923.

*McComb J. A., Newell Ch., Lullfitz G.* A double-flowered Geraldton Wax (*Chamelaucium uncinatum* Schauer) with an anomalous flower in the ovary // *HortSci*. 1996. Vol. 31. № 2. P. 283–284.

*Meyen S. V.* Plant morphology in its nomothetical aspects // *Bot. Rev.* 1973. Vol. 39. № 3. P. 205–260.

*Meyerowitz E. M., Smith D. R., Bowman J. L.* Abnormal flowers and pattern formation in floral development // *Development*. 1989. Vol. 106. P. 209–217.

*Mott W. W.* Teratology in the flowers of two Californian willows // *Univ. California Publ. Bot.* 1905. Vol. 2. № 7. P. 181–226.

*Olson M. E.* The developmental renaissance in adaptationism // *Trends Ecol. Evol.* 2012. Vol. 27. № 5. P. 278–287.

*Rao V.S.* The occurrence of pollen grains in the ovary wall of *Dianthus* // *Curr. Sci.* 1940. Vol. 9. № 2. P. 77–78.

*Soltis D.E., Fishbein M., Kuzoff R.K.* Reevaluating the evolution of epigyny: data from phylogenetics and floral ontogeny // *Int. J. Plant Sci.* 2003. Vol. 164 (5 Suppl.). P. S251–S264.

*Storey W.B.* Theory of the derivations of the unisexual flowers of Caricaceae // *Agronomía Tropical.* 1967. Vol. 17. № 4. P. 273–321.

*Teißen G.* The proper place of hopeful monsters in evolutionary biology // *Theory Biosci.* 2006. Vol. 124. P. 349–369.

*Worsdell W.C.* The principles of plant teratology. Vol. 1. London: Dulau & Co, 1915. — xxiv + 270 p.

# ОБ ЭНДОПАХИХАЛАЗИИ СЕМЯЗАЧАТКА В РОДЕ *ALLIUM* И ЗНАЧЕНИИ ЭТОГО ПРИЗНАКА ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ СЕМ. ALLIACEAE

---

Г. Е. Титова, Г. Ю. Виноградова

Структурная организация семязачатка и семени является одним из значимых признаков для систематики и филогении цветковых растений (Bouman, Boesewinkel, 1991; Rudall, 1997; Wang, Ren, 2008). Однако большое структурное разнообразие семязачатков вызывает значительную сложность и дискуссионность в их типизации (Шамров, 2008).

Многочисленные работы, посвящённые строению семязачатка у видов *Allium*, не дают точной его характеристики, поскольку приводимые авторами данные нередко противоречивы и не раскрывают полной картины развития его основных структур. Дискуссионность тесно связанных между собой вопросов о типе семязачатка луков по характеру развития нуцеллуса (трактовался как красси-, тенуи- и медионуцеллятный) и взаимоположению его структур (трактовался как анатропный, амфитропный и ана-амфитропный) обусловлена целым рядом причин — отсутствием детальных данных по генезису семязачатка у изученных видов и, соответственно, точной характеристики и границ его основных элементов, различной трактовкой структур базальной части семязачатка (постамент, подиума, гипостазы, халазы), а также использованием авторами классификаций типов строения семязачатка, построенных на основе различных критериев.

Полученные нами данные по развитию семязачатка *Allium ramosum* L. и *A. schoenoprasum* L. позволили снять противоречия и уточнить тип семязачатка луков.

В семязачатках *A. ramosum* и *A. schoenoprasum* нуцеллус в апикальной части представлен только эпидермой, а в латеральной и базальной имеет 1–2 и 4 слоя клеток, соответственно. Клетки в базальной части нуцеллуса в процессе развития становятся удлинёнными, при этом у *A. schoenoprasum* их оболочки утолщаются, а у *A. ramosum* — нет, что позволяет интерпретировать данную структуру как постамент, организованный различным образом. Сочетание признаков «крассинуцеллятности» (наличие нескольких слоёв в латеральной и базальной

части) и «тенуинуцеллярности» (наличие только эпидермы в апикальной части и отсутствие париетальной ткани) позволяет отнести семязачаток луков к промежуточному типу — медионуцеллярному (по типизации И. И. Шамрова, 1999, 2008).

Основной особенностью семязачатка луков, объясняющей необычность и, соответственно, сложность интерпретации его строения, является частичное конгенитальное объединение внутреннего интегумента и нуцеллуса, приводящее к возникновению синтетической структуры — эндопахихалазы (термин предложен Boesewinkel & Bouman, 1984). Образование эндопахихалазы в семязачатке *A. ramosum* и *A. schoenoprasum* происходит в процессе заложения внутреннего интегумента — путём объединения внутренних дериватов от первого периклиналичного деления его эпидермальных инициалей с нижними производными латеральной и базальной части нуцеллуса. Активный интеркалярный рост в процессе развития эндопахихалазы приводит к тому, что граница основания нуцеллуса и внутреннего интегумента оказывается удалённой от таковой наружного интегумента, а также от гипостазы и проводящего пучка. Вследствие этого внутренний интегумент (его свободная часть) более короток, чем наружный.

В процессе развития эндопахихалаза становится дифференцированной. В центральной области обозначается тяж вытянутых в продольном направлении клеток, являющийся непосредственным продолжением постаемента нуцеллуса и повторяющим его характеристики — с утолщёнными оболочками клеток у *A. schoenoprasum* и без утолщений у *A. ramosum*. В строении базальной области эндопахихалазы выявлено значительное сходство с подиумом, присутствующим в нуцеллусе типичных крассинуцеллярных семязачатков — наличие зоны небольших клеток с плотной цитоплазмой и крупными ядрами. В латеральной области эндопахихалазы клетки увеличиваются в размере, становятся вакуолизированными подобно клеткам свободной части внутреннего интегумента. Такой характер гистологической дифференциации эндопахихалазы луков является дополнительным доказательством в пользу её двойственного происхождения (с участием нуцеллуса и внутреннего интегумента).

По мере развития семязачатка у исследованных нами видов происходит лизис клеток нуцеллуса и прилегающей впоследствии к гаметофиту латеральной части внутреннего интегумента и эндопахихалазы. Начало деструкции эндопахихалазы у *A. ramosum* и *A. schoenoprasum* сопряжено с визуализацией её гистологической дифференциации,



проявляющейся со стадии 4-ядерного гаметофита. Вследствие различий в характере и скорости разрушения её «постамент» и «подиума» соотношение их объёмов к моменту оплодотворения изменяется. У *A. ramosum* наблюдается интенсивное развитие «подиума» (сопровождающееся увеличением плотности цитоплазмы, объёма ядер в его клетках и уровня плоидности) на фоне деструкции «постамент» и значительной части латеральной области эндопахихалазы. У *A. schoenoprasum*, наоборот — слабое развитие «подиума» (при сохранении обычной структуры клеток) на фоне усиления роста «постамент», постепенно разрушающегося под зародышевым мешком, и активного разрастания сохраняющей целостность латеральной области (особенно с антирафальной стороны). Данные преобразования приводят к формированию достаточно мощной эндопахихалазы у *A. schoenoprasum* и менее массивной — у *A. ramosum*.

Проведённый нами анализ формирования семязачатка *A. ramosum* и *A. schoenoprasum* также показал, что в процессе развития изменяется взаимоположение его структур. На ранних этапах начинается неравномерный рост с абаксиальной стороны — преимущественно в базальной части, в области халазы и основания наружного интегумента. Вследствие этого семязачаток вначале становится гемитропным: ось микропиле — халаза прямая и ориентирована параллельно плаценте и перпендикулярно оси фуникулуса (прямому проводящему пучку). В дальнейшем, по мере увеличения массивности эндопахихалазы, неравномерный рост семязачатка с абаксиальной (антирафальной) стороны усиливается, но уже, главным образом, в средней части наружного интегумента и эндопахихалазы. Результатом этого процесса является изгиб оси микропиле — халаза, при котором микропиле становится ориентированным перпендикулярно плаценте и параллельно рафе и фуникулусу, тогда как халаза и гипостаза — перпендикулярно прямому проводящему пучку рафе и фуникулуса. Таким образом, следуя критериям, предложенным в современной классификации И. И. Шамрова (2008), мы определили сформированный семязачаток исследованных видов луков как орто-кампилотропный.

Таким образом, результаты нашего исследования развития семязачатка у *A. ramosum* и *A. schoenoprasum* позволили снять некоторые дискуссионные вопросы о строении семязачатка луков и выявить специфические особенности его строения, связанные с формированием эндопахихалазы.

Анализ оригинальных и литературных данных показал, что у разных видов характер морфологической дифференциации эндопахихалазы в сформированном семязачатке может быть различным. У одних видов (*A. schoenoprasum*, *A. victorialis*, *A. paradoxum*, *A. ursinum*) она массивная, с хорошо выраженным «постаментом», длительно сохраняющая свою дифференциацию; у других (*A. ramosum*, *A. cера*, *A. crystallinum*) — её морфологическая дифференциация утрачивается вследствие разрушения «постамента» и приобретения специализации «подиума» с высокой физиологической активностью (значительное содержание РНК и ферментов пероксидазы и каталазы), свидетельствующей о транспортной функции (Глуценко, 1964).

Исходя из этих данных, можно предположить, что эволюционные (филогенетические) преобразования семязачатка *Allium* происходили по пути уменьшения массивности эндопахихалазы, частичного её разрушения и специализации оставшейся части. Вероятно, предковые формы луков имели красинуцеллятный семязачаток с массивным нуцеллусом и многослойным самостоятельным внутренним интегументом, но на определённом этапе их эволюции произошло объединение оснований нуцеллуса и внутреннего интегумента, так что они оказались самостоятельными структурами лишь в своих апикальных частях, в то время как их базальная часть стала общей, синтетической по происхождению, структурой — эндопахихалазой. Подтверждением этого также может служить тот факт, что для семязачатков некоторых родов (*Agapanthus*, *Brodiaea*, *Muilla*), близких к *Allium* и ранее относимых систематиками к семейству Alliaceae как его наиболее примитивные роды (Takhtajan, 1997), характерно формирование массивного нуцеллуса с выраженной морфологической дифференциацией на постамент и подиум (Stenar, 1933; Berg, 1978; Berg, Maze, 1966; Rudall, 1997; и др.).

## Список литературы

Глуценко Г. И. Материалы по цито-эмбриологии вида *Allium cера* L. // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1957. № 2. С. 220–233.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 3–35.

Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. СПб.; М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2008. — 358 с.

Berg R. Y. Development of ovule, embryo sac, and endosperm in *Brodiaea* (Liliaceae) // Norweg. J. Bot. 1978. Vol. 25. № 1. P. 1–7.

Berg R. Y., Maze J. R. Contribution to the embryology of *Muilla*, with remark on the taxonomic position of the genus // Madroño. 1966. Vol. 18. № 5. P. 143–151.

Boesewinkel F. D., Bouman F. The seed structure // Embryology of angiosperms / Johri B. M. (Ed.). Berlin etc.: Springer-Verlag, 1984. P. 567–610.

Bouman F., Boesewinkel F. D. The campylotropous ovules and seeds, their structure and functions // Bot. Jahrb. Syst. 1991. Bd. 113. № 2/3. S. 255–270.

Rudall P. J. The nucellus and chalaza in monocotyledons: structure and systematics // Bot. Rev. 1997. Vol. 63. № 2. P. 140–181.

Stenar H. Zur Embryologie der *Agapanthus*-Gruppe // Bot. Not. 1933. Bd. 1933. S. 520–530.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York: Columbia Univ. Press, 1997. 643 p.

Wang Z.-F., Ren Y. Ovule morphogenesis in Ranunculaceae and its systematic significance // Ann. Bot. 2008. Vol. 101. № 3. P. 447–462.

# РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ КАК ВАЖНЫЙ ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК В РОДЕ *SEMENOVIA* REGEL ET HERDER (APIACEAE)

---

У. А. Украинская

Разнообразие жизненных форм в семействе зонтичных велико. Большинство зонтичных — травянистые растения, но есть среди них и настоящие деревья, например род *Xyloselinum* (Pimenov, Kljuykov, 2006). Травянистые растения — однолетники или многолетники. Среди многолетников многочисленны растения с вертикальным стержневым корнем, но есть растения и с горизонтальными ползучими корневищами, например, род *Aegopodium*. Особенностью семейства зонтичных является наличие многочисленных таксонов геофильных эфемероидов с клубневидными корнями, обильно встречающихся среди растений области Древнего Средиземья. Как правило, в пределах рода у зонтичных разнообразие жизненных форм невелико. Например, род *Seseli* и род *Angelica* имеют стержневую корневую систему с хорошо выраженным главным корнем. Другие же роды, например, род *Bunium* и род *Elaeosticta* имеют только гипокотильные клубни. Роды зонтичных с полиморфизмом жизненных форм немногочисленны. К их числу можно отнести род *Chaerophyllum*, в котором есть как многолетники, так и однолетники, а среди многолетников — настоящие геофильные и стержнекорневые растения.

Род *Semenovia* — ещё один пример рода зонтичных с разнообразием жизненных форм (табл.).

Род *Semenovia* Regel et Herder принадлежит к трибе Tordylieae семейства Apiaceae. Виды рода распространены только в Азии (Средняя Азия, Передняя Азия от Ирана до Пакистана, Северная Индия, Китай). Центр разнообразия рода находится в Памиро-Алае и на Памире. Многие виды рода — узкие эндемики или известны из немногих местонахождений. В роде *Semenovia* насчитывается 29 видов. Виды рода — преимущественно среднегорные и высокогорные многолетние поликарпические, реже двулетние монокарпические травянистые растения. Листья перисторассечённые. Цветки обоеполые, в сложных зонтиках. Лепестки белые, розовые или светло-жёлтые, одинаковые или чаще

у наружных цветков увеличенные. Плоды опушённые, сжатые со спинок мерикарпиев, плоские. Спинные рёбра нитевидные или слегка килевидные, краевые расширенные. Секреторные каналцы в ложбинках одиночные, доходящие или до самого основания плода, или по крайней мере до его трети. Карпофор свободный, двураздельный.

Все растения рода относятся по характеру многолетних подземных органов к группе жизненных форм стержнекорневых наземных многолетних трав (Васильев и др., 1988). Типовой вид рода, *Semenovia transiliensis*, и *Semenovia rubtzovii* (узкий эндемик Джунгарского Алатау) — монокарпики с веретеновидно-клубневидным корнем и одиночными стеблями. Остальные виды — поликарпики с простым или ветвистым каудексом и обычно несколькими стеблями. Наличие каудекса и его особенности — важный таксономический признак рода. Каудексы бывают погружённые, надземные, полупогружённые; одно-многоглавые (Фёдоров и др., 1962), с длинными или короткими веточками (каудикулами), рыхлым или плотным расположением ветвей. Веточки каудекса у одних видов покрыты мягкими остатками отмерших влагалищ и черешков листьев, но у многих видов эти остатки твёрдые.

Виды с надземным каудексом, длинными или короткими веточками образуют подушки, незаполненные или б.м. заполненные.

### Жизненные формы рода *Semenovia*

1. Растения монокарпические с веретеновидно-клубневидным корнем.

Два вида — *S. transiliensis* и *S. rubtzovii*. Корни этих растений внешне похожие на клубни геофильных эфемероидов. Однако в отличие от настоящих эфемероидов вегетативные особи *Semenovia* с веретеновидно-клубневидными корнями не прекращают рост в летнее время и обычно вегетируют до глубокой осени.

2. Растения поликарпики с простым или ветвистым каудексом и несколькими стеблями.

Сюда относятся все оставшиеся виды *Semenovia*.

2.1. Растения с мягкими остатками черешков и влагалищ отмерших листьев. Растения этой группы обычно растут на мелкозёмистых или мелкощербнистых субстратах.

2.1.1. Каудекс погружённый (почки возобновления скрыты под землей или находятся на уровне почвы)

## 2.1.2. Каудекс полупогружённый

2.2. Растения с твёрдыми остатками черешков и влагалищ отмерших листьев. Растения обычно растут на крупнощебнистых или каменистых субстратах, а также часто на скалах.

### 2.2.1. Каудекс полупогружённый

2.2.2. Каудекс надземный (почки возобновления вынесены на более или менее значительную высоту над землей)

#### 2.2.2.1. Веточки каудекса короткие

- 1) Подушки заполненные
- 2) Подушки незаполненные

#### 2.2.2.2. Веточки каудекса длинные

- 1) Подушки незаполненные

Таблица

**Различные формы каудекса и многолетних подземных органов у видов рода *Semenovia***

Виды	Остатки черешков	Формы каудекса	Число глав каудекса	Длина веточек каудекса	Плотность подушки
<i>Semenovia alaica</i>	мягкие	полупогружённый, погружённый	одноглавый (редко несколько)	короткие	
<i>Semenovia bucharica</i>	мягкие	полупогружённый	многоглавый	короткие	
<i>Semenovia dasycarpa</i>	мягкие	полупогружённый, надземный	многоглавый	короткие	
<i>Semenovia dichotoma</i>	жёсткие	полупогружённый, надземный	многоглавый	короткие	плотные
<i>Semenovia dissectifolia</i>	мягкие	полупогружённый	многоглавый	длинные подземные (короткие надземные)	
<i>Semenovia frigida</i>	жёсткие	полупогружённый, надземный	многоглавый	короткие (средние)	рыхлые (веточки расставлены)
<i>Semenovia furcata</i>	жёсткие	надземный	многоглавый	короткие	плотные
<i>Semenovia glabrior</i>	жёсткие	полупогружённый	многоглавый	короткие	
<i>Semenovia heracleifolia</i>	жёсткие	полупогружённый	многоглавый	короткие	
<i>Semenovia heterodonta</i>	мягкие	полупогружённый, погружённый	многоглавый (несколько)	длинные подземные (короткие надземные)	

<i>Semenovia imbricata</i>	жѣсткие	<b>надземный</b>	многоглавый	очень длинные	рыхлые
<i>Semenovia lasiocarpa</i>	жѣсткие	полупогружѣнный, <b>надземный</b>	многоглавый	средние (короткие)	рыхлые
<i>Semenovia lasiocarpa ssp. incana</i>	жѣсткие	полупогружѣнный, <b>надземный</b>	многоглавый	средние (короткие)	плотные
<i>Semenovia macrocarpa</i>	жѣсткие	<b>надземный</b>	многоглавый	длинные	рыхлые
<i>Semenovia malcolmii</i>	мягкие	полупогружѣнный, <b>надземный</b>	одно- много-главый	короткие	
<i>Semenovia pamirica</i>	жѣсткие	полупогружѣнный, <b>надземный</b>	многоглавый	средние (короткие)	плотные (средние)
<i>Semenovia pimpinelloides</i>	мягкие	полупогружѣнный, <b>погружѣнный</b>	многоглавый	длинные подземные (короткие надземные)	
<i>Semenovia propinqua</i>	жѣсткие	полупогружѣнный	многоглавый	длинные	
<i>Semenovia pulvinata</i>	жѣсткие	<b>надземный</b>	многоглавый	короткие	очень плотные
<i>Semenovia radiata</i>	мягкие	полупогружѣнный, <b>погружѣнный</b>	многоглавый	длинные подземные (короткие надземные)	
<i>Semenovia rubtzovii</i>	веретеновидные корни и одиночные стебли				
<i>Semenovia subscaposa</i>	жѣсткие	<b>полупогружѣнный, надземный</b>	одно-много-главый	короткие	плотные
<i>Semenovia suffruticosa</i>	жѣсткие	надземный	многоглавый	длинные	рыхлые
<i>Semenovia thomsoni</i>	мягкие	надземный	многоглавый	средние (короткие)	плотные
<i>Semenovia torilifolia</i>	мягкие	полупогружѣнный, <b>надземный</b>	одно- много-главый	короткие	
<i>Semenovia tragioides</i>	жѣсткие	полупогружѣнный, <b>надземный</b>	многоглавый	короткие (средние)	рыхлые (веточки расставлены)
<i>Semenovia transiliensis</i>	веретеновидно-клубневидные корни и одиночные стебли				
<i>Semenovia vachanica</i>	мягкие	полупогружѣнный, <b>погружѣнный</b>	многоглавый	длинные подземные (короткие надземные)	
<i>Semenovia vaginata</i>	мягкие	<b>полупогружѣнный</b>	многоглавый	короткие	
<i>Semenovia zaprjagaevii</i>	мягкие	полупогружѣнный, погружѣнный	одно-трѣх-главый	короткие (средние)	

## Заключение

1. В роде *Semenovia* выявлены различные жизненные формы и их состояния — по продолжительности жизни: монокарпики и поликарпики, по характеру многолетних подземных органов: виды с веретеновидными, веретеновидно-клубневидными корнями, с простым или ветвистым каудексом, с длинными или короткими веточками каудекса, с мягкими или твёрдыми остатками отмерших влагалищ и черешков листьев, с плотной или рыхлой, заполненной или незаполненной подушкой.

2. Жизненная форма — хороший таксономический признак для рода *Semenovia*. Некоторые близкие виды рода легко различаются по жизненной форме, например, *Semenovia dasycarpa* и *S. pimpinelloides* или *S. furcata* и *S. imbricata*.

3. Формирование полиморфизма жизненных форм — одно из важных направлений эволюционных преобразований в роде *Semenovia*.

## Список литературы

Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И., Шорина Н. И. Ботаника: Морфология и анатомия растений: Учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. и хим. спец. // 2-е изд., перераб. М.: Просвещение, 1988. — 480 с.

Фёдоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. // М.; Л.: Изд. АН СССР, 1962. — 350 с.

Pimenov M. G., Kljuykov E. V. A new genus of the Umbelliferae from Vietnam with two new species // Komarovia. 2006. Vol. 4. P. 124–132.



**ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ  
ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ  
КОМПЛЕКСА *CHENOPodium ALBUM* L. S.L.  
(CHENOPODIACEAE JUSS.) РОССИИ  
ПО ДАННЫМ МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО  
И МОЛЕКУЛЯРНО-ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА**

---

*Т. А. Фёдорова, О. С. Александров, Г. И. Карлов*

Исследования эволюции видов сложных таксономических групп стали возможны в результате комбинирования цитогенетических, молекулярно-цитогенетических и молекулярно-филогенетических методов. Первым этапом является установление таксономического состава группы, которое невозможно без определения числа хромосом и филогенетического положения образцов. Однако полиморфизм ядерной рДНК у гибридов и молодых видов гибридного происхождения накладывает некоторые ограничения. Кроме того, числа хромосом тоже могут быть одинаковыми у авто- и аллополиплоидов разного происхождения. Таким образом, на первый план выходит флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH) для физической локализации тандемных повторов и выявление хромосом- и видоспецифичных маркеров.

Нами были проведены исследования по определению таксономического состава комплекса *Chenopodium album* L. s.l. на территории России. Для этого по участкам ядерной рДНК (ITS1,2) было установлено филогенетическое положение, определены хромосомные числа и проведена хромосомная локализация и колокализация повторов 45S и 5S рДНК в геномах 24 образцов *Chenopodium album* L. s.l. из разных регионов России.

На филогенетическом дереве, основанном на данных по сиквенсам ITS регионов рДНК, изученные образцы разошлись по двум основным кладам. Диплоид *C. sueticum* J. Muir занял базальное положение к диплоиду *C. ficifolium* Sm. и новосветским тетраплоидным видам *C. quinoa* Willd. и *C. berlandieri* subsp. *nuttalliae* (Saff.) H. Dan. Wilson et Heiser. Базальное положение в сестринской кладе занял диплоид *C. iljinii* Golos., который образовал одну кладу с *C. pamiricum* Iljin. Сестринская к этим видам субклада — *C. album* s.l. Виды ранней дивергенции этой

субклады распространены в южной Сибири. Это тетра- и гексаплоиды. От неё ответвляется субклада, включающая индийские и европейские тетра- и гексаплоиды. Индийские и европейские виды локализованы в сестринских субкладах. Регион ITS<sub>1,2</sub> у всех изученных европейских образцов этого комплекса *C. album* s.l. практически идентичен, но число их хромосом и tandemных повторов 45S и 5S рДНК, а также их локализация и колокализация различны.

Изучение локализации генов 45S и 5S рДНК на хромосомах 12 образцов, относящихся к разным видам рода *Chenopodium* s.str. и к комплексу *C. album* L. s.l., показало, что у диплоидных видов выявляется одна пара хромосом, несущих 45S рДНК, и одна пара — 5S рДНК. При этом сайты локализации этих повторов могут иметь как терминальную, так и интерстициальную локализацию (Kolano et al., 2012). Положение сайтов 45S для всех изученных образцов — терминальное. Диплоид *C. suecicum* имеет по одной паре хромосом, несущих каждый из повторов, т.е. 45S сайты не связаны с 5S сайтами. Число сайтов 45S и 5S рДНК у диплоидов варьирует от 4 до 8. В полиплоидных таксонах разнообразие чисел и положений повторов 45S и 5S рДНК очень велико. Число сайтов хромосом 5S и 45S рДНК у тетраплоидов варьирует от 6 до 8. Например, *C. strictum* в Якутии имеет число сайтов 45S = 2, 5S = 4. Хорошо идентифицируемыми видами являются условно называемые *C. striatiforme* из Волгограда с 45S = 4, 5S = 4 и вид из Москвы с полиморфными ITS<sub>1,2</sub> и 45S = 4, 5S = 4. Число сайтов 5S и 45S рДНК у гексаплоидов варьирует от 8 до 12. Так, *C. album* II из Волгограда (сибирского происхождения) имеет 45S = 4, 5S = 6, *C. album* 994/1 из Тувы (2n = 54) — 45S = 4, 5S = 4. Гексаплоиды с полиморфными ITS<sub>1,2</sub> имеют: *C. album* 800 из Якутии — 45S = 4, 5S = 8, а *C. album* 791/1a из Якутии — 45S = 4, 5S = 4.

FISH анализ демонстрирует, что число хромосом, несущих повторяющиеся последовательности 45S и 5S рибосомальной ДНК, различно у разных видов и может служить маркером видов с одинаковым числом хромосом. Диплоидные виды с единственной парой 45S и 5S рДНК сайтами занимают базальное положение на филогенетическом древе, и такое число сайтов является признаком анцестрального состояния. В эволюции видов одной кланды число повторов вначале меньше, а потом возрастает. Наши филогенетические данные в целом согласуются с данными о том, что эволюция генома приводит к потере сайтов 45S и 5S (Lim et al., 2007; Kolano et al., 2012; Lipman et al., 2013).

Однако в действительности число повторов вначале **возрастает**, а уже потом уменьшается в результате их потери, но так как гибриды или молодые гибридные виды не попадают в филогенетический анализ (поскольку их некодирующие последовательности полиморфные), то этот факт филогенетические деревья не фиксируют. Полиплоиды возникают множественно в разных кладах. Обнаруженные нами гексаплоиды с полиморфным ITS1,2, которые не могут быть включены в дерево, как правило, имеют наибольшее число локусов 45S и 5S, например, 4 и 8 соответственно. Полиморфизм ITS1,2 есть результат аллополиплоидии и гибридизации, а его отсутствие, напротив, является результатом гомогенизации генома или автополиплоидии (Chase et al., 2003). Поэтому полиплоиды с полиморфными ITS1,2, по-видимому, следует считать гибридами или молодыми гибридными видами.

Полученные цитогенетические данные свидетельствуют о наличии сложной генетической дифференциации внутри комплекса *C. album* L. s.l. и дают возможность более строго описать таксоны. Часть выявленных цитотипов, несомненно, являются новыми видами, которые обладают огромным морфологическим полиморфизмом, затрудняющим их описание и формулировку отличий друг от друга. Другие выявленные или подтвержденные цитотипы характеризуют уже описанные виды, реальность которых признавалась или оспаривалась разными авторами (например, *C. strictum*, *C. striatiforme*). Теперь их существование не подлежит сомнению. В связи с этим мы полностью поддерживаем исследователей (Soltis et al., 2007), которые считают, что цитотипы следует рассматривать как отдельные виды. Другая проблема — соотношение выявленных видов с уже описанными и идентификация по типовым образцам, для которых установить число хромосом и число сайтов рДНК не представляется возможным. Вероятно, решением может стать выбор новых типов для выявленных видов. Так, хорошо отличаемыми видами следует признать диплоиды *C. suecicum* и *C. ficifolium*. Подтверждается существование *C. strictum* в Якутии ( $2n = 36$ ,  $45S = 2$ ,  $5S = 4$ ) из группы *C. album* s.l., как и считали Kolano et al. (2012). Хорошо идентифицируемыми видами следует считать условно называемые *C. striatiforme* из Волгограда ( $2n = 36$ ,  $45S = 4$ ,  $5S = 4$ ) и *C. album* II ( $2n = 54$ ,  $45S = 4$ ,  $5S = 6$ ), собранный в Волгограде, но, по данным филогенетического анализа, попадающий в сибирскую кладу; *C. album* 994/1 из Тувы ( $2n = 54$ ,  $45S = 4$ ,  $5S = 4$ ), *C. album* с Ольхона, с полиморфными ITS1,2 — *C. album* 800 ( $2n = 54$ ,  $45S = 4$ ,  $5S = 8$ )

и *C. album* 791/1a ( $2n = 54$ ,  $45S = 4$ ,  $5S = 4$ ) из Якутии, *C. album* из Москвы ( $2n = 36$ ,  $45S = 4$ ,  $5S = 4$ ).

Под названием *C. acerifolium* Andrз., по-видимому, понимают группу видов гибридного или/и полиплоидного происхождения, которая обладает общим комплексом морфологических признаков. Числа хромосом для таких образцов определены как  $2n = 36$ ,  $54$  (Цвелёв, 1996; Ломоносова, 2001). Образец из пгт. Березник (Архангельская обл.), проанализированный нами, имеет полиморфные ITS1,2 и является полиплоидом.

Дальнейшее соотнесение полученных молекулярно-филогенетических и молекулярно-цитогенетических данных с морфологией изученных образцов позволит сформулировать признаки, характеризующие изученные образцы и виды. Однако разные экологические условия провоцируют изменчивость, что, по-видимому, есть главная сложность в идентификации эволюционно молодых таксонов и причина сложности привлекаемых для этого методов.

# МИКРОЭВОЛЮЦИЯ МХОВ СЕВЕРА ГОЛАРКТИКИ В СВЯЗИ С КОМПЛЕКСНЫМ ГЕОХИМИЧЕСКИ-КЛИМАТИЧЕСКИМ ГРАДИЕНТОМ

---

*В. Э. Федосов*

В эпоху широкого распространения молекулярно-филогенетических методов совершенствования системы растений экологический и географический критерии состоятельности таксона оказались заметно потеснены, если не забыты. В то же время, в отдельных случаях закономерности распространения и экология отдельных групп могут оказаться полезными для принятия таксономических решений.

Пионерные мхи более других групп имеют дело с экологической неоднородностью среды: отсутствие почвы усиливает влияние на пионерные сообщества состава и свойств субстрата, а отсутствие сообщества — влияние микроклимата. Это приводит к существенной диверсификации парциальных бриофлор пионерных местообитаний и значительному разнообразию пионерных мхов по сравнению со мхами позднесукцессионных сообществ.

Ведущим фактором их диверсификации является комплексный градиент содержания в субстрате кремнезёма и кальция, эти показатели тесно связаны друг с другом. Показана высокая положительная корреляция между содержанием в субстрате  $\text{SiO}_2$  и участием в петрофитной бриофлоре представителей монтанной и субокеанической географических фракций, а также семейств *Rhabdoweisiaceae*, *Mielichhoferiaceae*, *Andreaeaceae*, *Grimmiaceae*, *Polytrichaceae*. Высокая отрицательная корреляция показана между массовой долей  $\text{SiO}_2$  и участием представителей аридной и мультizonальной фракций, а также семейств *Vruaceae*, *Pottiaceae*, *Encalyptaceae* и т.п.

Сходное явление наблюдается и на уровне ландшафтов юго-восточного Таймыра. Соотношение семейств *Pottiaceae/Dicranaceae s.l.*, рассматриваемое рядом авторов в качестве показателя континентальности, варьирует между районами распространения кислых и карбонатных пород почти в 15 раз. На этом примере видно, насколько секторальные особенности климата могут компенсироваться для мхов составом субстрата. Участие в региональных бриофлорах севера

Голарктики ряда семейств (*Rhabdoweisiaceae*, *Andreaeaceae*, *Pseudoleskeaceae*, *Heterocladiaceae*) значимо коррелирует со среднегодовой нормой осадков и температурой. Отрицательную корреляцию с нормой осадков показали семейства *Pottiaceae*, *Encalyptaceae*, *Timmiaceae* и *Funariaceae*.

Два наиболее весомых и взаимно противоположных вектора дифференциации бриофлоры Гипоарктики оказываются комплексными: субокеанический — ацидофильный — олиготрофный и континентальный — базифильный — эвтрофный. Для первого комплекса, формирующегося в условиях более мягкого климата, характерно участие таксонов с преимущественно более южным распространением (монтанных, бореальных и даже теператных), в то время как для второго — в основном более северных арктических, арктомонтанных и гипоарктомонтанных, а также аридных.

Интересным фактом является резкое преобладание как среди океанических, так и среди континентальных групп верхоплодных мхов. Большинство континентальных или океанических бокоплодных групп представляют базальные таксономически отграниченные филумы. Особенно резко разграничение по обсуждаемому градиенту выражено у представителей наиболее базальных групп мхов. Почти все они — *Takakiaceae*, *Andreaeaceae*, *Sphagnaceae*, *Polytrichaceae*, *Tetraphidaceae*, *Vuxbaumiaceae*, *Diphysciaceae*, *Disceliaceae*, *Oedipodiaceae*, *Archidiaceae* и т.п. могут быть отнесены к океанической группе. Им в противоположность *Andreobryaceae* и большинство групп с супротивным расположением экзостомы и эндостомы (*Funariaceae*, *Encalyptaceae*, *Timmiaceae*), а также таксономически отграниченные группы *Pseudoditrichaceae* и *Catoscopiaceae*, строение перистомы которых до конца не ясно, представляют континентальную группу. Очевидно, формирование базальных групп мхов произошло в условиях иной (менее дробной) широтной дифференциации климата и растительного покрова, а долготные элементы у мхов оказываются заметно древнее широтных.

Микроэволюция и расселение субокеанических и континентальных групп в обозримом прошлом, вероятно, происходили попеременно в силу чередования холодных и сухих эпох оледенений и тёплых и влажных межледниковий. Эти смены климата приводили к расширению и сужению экологических и географических границ распространения континентального и субокеанического комплексов

и чередованию периодов диверсификации и стабилизации, происшедших у них в противофазе. Этим можно объяснить нахождение океанических и континентальных видов в рефугиумах далеко за пределами районов их сплошного распространения в виде целых комплексов, хотя и несколько обеднённых. Многие группы приурочены только к континентальным, либо только к океаническим районам, что создаёт рубежи для их распространения и предпосылки для аллопатрического видообразования. Во многих случаях океанические и континентальные модели распространения видов из одной таксономической группы указывают на вероятные пути совершенствования системы, которые подтверждаются морфологическими и молекулярными данными. Ниже рассмотрено несколько примеров.

1. Семейство *Ditrichaceae* состоит из групп, существенно отличающихся по экологии. Большинство видов рода *Ditrichum* — ацидофилы, наиболее разнообразен род в океанических регионах. Исключение составляют кальцефильные и массовые в континентальных горных регионах *D. flexicaule* и *D. gracile*. На основании молекулярных данных *D. flexicaule* оказывается ближе к континентальному семейству *Pottiaceae*. Ряд морфологических признаков сближают его с представителями кальцефильного рода *Distichium*, также относимого ранее к *Ditrichaceae*. Есть основания полагать, что и этот род должен быть выделен из сем. *Ditrichaceae* (Cox et al., 2010; Fedosov, unpublished).

2. Род *Cynodontium* s.str. (*Rhabdoweisiaceae*) тяготеет к океаническим регионам, в большинстве континентальных регионов он представлен двумя широко распространёнными преимущественно ацидофильными видами. В океанических же регионах число представителей рода достигает 7, все океанические виды также ацидофилы. До последнего времени к роду *Cynodontium* также относили три вида, ныне на основании морфологии обычно выделяемые в род *Cnestrum*. В противоположность представителям р. *Cynodontium*, виды *Cnestrum* заметно активнее в континентальных регионах. Ни один из них не показывает приуроченности к кислым породам, все виды рода заселяют любые породы силикатного состава.

3. Семейство *Orthotrichaceae* представлено в Голарктике двумя крупными родами — *Orthotrichum* и *Ulota*. В целом род *Orthotrichum* не проявляет чётко выраженных океанических или континентальных тенденций распространения, род же *Ulota* почти целиком состоит из океанических видов. Последние молекулярные данные (Sawicky et

al., 2010) показывают, что ряд океанических представителей р. *Orthotrichum* с поверхностными устьицами должны быть отнесены к р. *Ulota*, что хорошо согласуется с их морфологией.

4. В пределах рода *Grimmia* чётко выделяются две группы видов, для одной из которых характерна погружённая коробочка с тенденцией к редукции перистома, для другой же — коробочка, приподнятая над перихецием на достаточно длинной ножке. Почти все представители первой группы распространены в аридных регионах и более или менее тесно связаны с карбонатными породами, тогда как среди второй преобладают виды, связанные с силикатными горными породами, многие из них — океанические. Возможно, род следует разделить.

5. Аридные роды *Indusiella* и *Jaffueliobryum*, виды которых приурочены к карбонатным породам, до последнего времени относили к Grimmiaceae, которое, как показал анализ, в целом скорее тяготеет к кислым горным породам и океаническим регионам. Но недавние молекулярные исследования (Hernandez-Maqueda et al., 2007) показали, что оба рода попадают в одну кладу с родом *Ptychomitrium*, на основании чего они были перемещены в Ptychomitriaceae. Это семейство до последнего времени рассматривали в составе двух родов, которые раньше и вовсе объединяли — *Ptychomitrium* и *Glyphomitrium*. Но если *Ptychomitrium* распространён в основном в регионах с аридным климатом, то *Glyphomitrium* характеризуется выраженным океаническим распространением. Последний, согласно молекулярным данным, должен быть перемещён в преимущественно океаническое семейство Rhabdoweisiaceae (Cox et al., 2010; Fedosov, unpublished).

6. Все виды рода *Seligeria* (Seligeriaceae) — облигатные кальцефилы, но ни одного континентального вида среди них нет. А вот род *Brachydontium*, ранее относимый к тому же семейству, представлен ацидофильными видами, приуроченными к гиперокеаническим регионам. Согласно последним молекулярно-филогенетическим данным, род следует рассматривать в составе преимущественно океанического Rhabdoweisiaceae (Tsubota, 2004; Fedosov, unpublished).

7. Единственным кальцефильным представителем рода *Hygrophypnum* в широком смысле является *H. luridum*, тогда как другие виды, относимые ранее к этому роду, приурочены к силикатным горным породам, в том числе и к кислым. По результатам молекулярно-филогенетических исследований (Gardiner et al., 2004) все они перемещены в другие роды, а один из этих родов — даже в другое



семейство. Ряд видов, относящихся к этим группам, демонстрирует отчётливые океанические тенденции в своём распространении.

8. До последнего времени роды *Pohlia* и *Bryum* рассматривали в составе единого семейства Bryaceae, из состава которого в последнее время выделяют Mielichhoferiaceae с родами *Pohlia* и *Mielichhoferia* (например, Ignatov et al., 2005). Анализ распространения их по цено-бриофлорам разных горных пород показал отрицательную корреляцию между их участием на уровне 0,9, что подтверждает целесообразность их разграничения. Большинство представителей рода *Pohlia* — ацидофильные виды, хотя изменения богатства флоры рода на долготном градиенте практически не происходит. Исключение составляют представители секции *Mniobryum*, рассматривавшиеся ранее в составе особого рода. Большинство видов кальцефилы или, по крайней мере, заселяют достаточно широкий спектр условий.

## Список литературы

Cox C.J., Goffinet B., Wickett N.J., Boles S.B., Shaw A.J. Moss diversity: a molecular phylogenetic analysis of genera // *Phytotaxa*. 2010. Vol. 9. P. 175–195.

Gadiner A.A., Ignatov M.S., Huttunen S., Troitsky A.V. On the resurrection of Pseudoleskeaceae and Pylaisiaceae (Musci) // *Taxon*. 2004. Vol. 54. № 3. P. 651–663.

Hernandez-Maqueda R., Quandt D., Werner O., Munoz J. Phylogeny and classification of the Grimmiaceae/Ptychomitriaceae complex (Bryophyta) inferred from cpDNA // *Mol. Phyl. Evol.* 2007. Vol. 46. № 3. P. 863–877.

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. Vol. 15. P. 1–130.

Sawicky J., Plašek V., Szczecinska M. Molecular studies resolve *Nyholmia* (Orthotrichaceae) as a separate genus // *J. Syst. Evol.* 2010. Vol. 48. № 3. P. 183–194.

Tsubota H., De Luna E., González D., Ignatov M.S., Deguchi H. Molecular phylogenetics and ordinal relationships based on analyses of a large-scale data set of 600 *rbcL* sequences of mosses // *Hikobia*. 2004. Vol. 14. P. 149–170.

# ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ СЕМЯН В ТАКСОНОМИИ ВИДОВ РОДА *REBUTIA* K. SCHUM.

Е. С. Чичканова

Виды рода *Rebutia* K. Schum. занимают одно из значительных мест в семействе Cactaceae Juss. (Anderson, 2001; Гайдаржи 2011). Кактусы характеризуются неприхотливостью к условиям выращивания, обильным цветением длительный период, разнообразием габитусов, колючек, цветков (Pilbeam, 1997; Mihalte, 2011). Поэтому виды рода *Rebutia* широко внедряют в микроландшафтные экспозиции. Растения произрастают в Андийской области (Боливия) Неотропического царства и в Патагонской области (Аргентина) Голантарктического царства от 1000 до 3600 метров над уровнем моря (Тахтаджян, 1978). Семена кактусов, полученные из ботанических садов и сомнительных источников, часто могут не соответствовать названиям определённых таксонов (Комар, 1973). При изучении семян видов рода *Rebutia* возможно уточнить некоторые их морфологические особенности, которые могут быть использованы в качестве диагностических в таксономии (Фёдоров, 1990; Barthlott, 2000; Доуэльд, 2000). Исследовали морфологические особенности семян 11 видов рода *Rebutia* K. Schum.: *R. canacruzensis* Rausch, *R. eos* Rausch, *R. flavistyla* F. Ritter, *R. haagei* Fric et Schelle, *R. heliosa* Rausch, *R. iscajahensis* Rausch, *R. kieslingii* Rausch, *R. muscula* F. Ritter et Thiele, *R. orurensis* (Backeb.) F. Ritter ex Sida, *R. pygmaea* Britton et Rose var. *pectinata* (Backeb.) Sida, *R. spinosissima* Backeb.

В результате сравнительного биоморфологического анализа семена видов рода *Rebutia* распределили в 2 группы по следующим признакам: скульптура семенной кожуры, цвет семенной кожуры, наличие присемянника (ариллуса или ариллоида), выраженность микропиле и семенного рубчика в ариллоиде или ариллусе, форма семян. **Группа № 1:** скульптура семенной кожуры — фасеточная (агранулярная), поверхность семян матовая, цвет семенной кожуры — чёрный до тёмно-коричневого, присемянник — ариллоид, микропиле и семенного рубчик отчётливо выражены в ариллоиде — *R. canacruzensis*, *R. haagei*, *R. eos*, *R. iscajahensis*, *R. pygmaea* var. *pectinata*, *R. orurensis*. **Группа № 2:**

скульптура семенной кожуры смешанного типа (фасеточная или агранулярная), поверхность семян — блестящая, цвет семян — чёрный, присемянник — ариллус (валиковидный или гребешковидный), микропиле и семенной рубчик погружены в ариллус (структуры не выражены) — *R. flavistyla*, *R. heliosa*, *R. kieslingii*, *R. muscula*, *R. spinosissima*.

Для определения видов кактусов важно знать частоту встречаемости признака формы семян. Исследуемые виды рода *Rebutia* можно разделить на отдельные таксономические группы не только по признакам скульптуры семенной кожуры, цвету семенной кожуры, наличию ариллуса или ариллоида, выраженности микропиле и семенного рубчика в присемянниках, но и по форме семян.

Семена видов рода *Rebutia* из группы № 1 округлой у *R. haagei*, *R. eos*, *R. pygmaea* формы до полушаровидной у *R. canacruzensis*, *R. orurensis*, округло-продолговатой формы у *R. iscajahensis*. Семена видов рода *Rebutia* из группы № 2 продолговатой у *R. flavistyla*, округло-продолговатой у *R. kieslingii*, *R. heliosa*, *R. minuscula*, *R. spinosissima* формы. Наиболее стабильна форма семян (отклонение от нормы не более 20%) у *R. eos*, *R. kieslingii*, *R. heliosa*, *R. muscula*. К видам рода *Rebutia* с высоко вариабельной формой семян относятся: *R. iscayahensis*, *R. canacruzensis*, *R. flavistyla*, *R. spinosissima* (рис.).

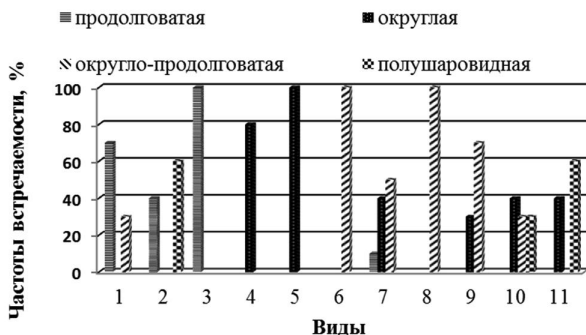


Рисунок. Частоты встречаемости форм семян

видов рода *Rebutia* К. Schum.; 1 — *R. flavistyla* F. Ritter.,

2 — *R. canacruzensis* Rausch, 3 — *R. kieslingii* Rausch, 4 — *R. eos* Rausch,

5 — *R. haagei* Fric & Schelle, 6 — *R. heliosa* Rausch,

7 — *R. iscayahensis* Rausch, 8 — *R. muscula* F. Ritter & Thiele,

9 — *R. spinosissima* Backeb., 10 — *R. pygmaea* Britton & Rose var.

*pectinata* (Backeb.) Sida, 11 — *R. orurensis* (Backeb.) F. Ritter ex Sida

Скульптуру семенной кожуры, поверхность семян (матовая и блестящая), цвет семенной кожуры, присемянники (ариллус и ариллоид) возможно использовать в качестве диагностических при разграничении таксонов. Частота встречаемости округлой, округло-продолговатой, продолговатой, полушаровидной формы семян видов рода *Rebutia* превышает 80%, поэтому признак является достоверным для использования его в систематике. Приведённый комплекс биоморфологических особенностей видов рода *Rebutia* будет способствовать также определению растений, полученных из сомнительных источников и переданных по дилектусам.

## Список литературы

Гайдаржи М. М., Нікіміна В. В., Баглай К. М. Сукулентні рослини: Анатомо-морфологічні особливості, поширення й використання. Київ: ВПЦ «Київ. ун-т», 2011. — 176 с.

Доуэльд А. Б. Конспект филогенетической системы трибы Cactaeae (Cactoideae — Cactaceae) IV. Система подтриб Cochemieinae, Pelecyporphorinae, Escobariinae & Cactinae // J. Succulents. 2000. Vol. 3. P. 12–33.

Комар Г. А. Ариллус представителей рода *Chionodoxa* // Бот. журн. 1973. Т. 58. С. 1617–1622.

Фёдоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семья. М.; Л.: Наука, 1990. — 204 с.

Тухтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. — 247 с.

Anderson E. F. The Cactus Family. Timber Press., 2001. — 776 p.

Barthlott W., Hunt D. R. Seed diversity in the Cactaceae // Succulent Plant Research. 2000. Vol. 5. P. 1–173.

Mihalte L., Sestras R. E., Feszt G. Methods to improve seed germination of Cactaceae species // Bulgarian J. Agric. Sci. 2011. Vol. 3. P. 288–295.

Pilbeam J. *Rebutia* // The Cactus file handbook. Vol. 2. Southempton: Cirio Publishing Services Ltd., 1997. — 160 p.

# СОКРАЩЕНИЕ ПЕРИОДА АКТИВНОСТИ КАМБИЯ В СТЕБЛЕ КНЯЖИКОВ (*CLEMATIS* SECT. *ATRAGENE*) КАК ПРОЯВЛЕНИЕ СТРАТЕГИИ АДАПТАЦИИ К УСЛОВИЯМ КОРОТКОГО ВЕГЕТАЦИОННОГО СЕЗОНА

---

Н. В. Чубатова

Род *Clematis* L. s.l. — один из немногих родов семейства Ranunculaceae Juss., в которых встречается как травянистый, так и древесный тип побегов, в связи с чем род представляет прекрасную модель для решения вопросов о взаимоотношении жизненных форм в семействе.

Попыток использования анатомических признаков для установления эволюционного уровня отдельных жизненных форм известно немного. В этом плане значительный интерес представляет сводка Metcalf & Chalk (1950) по структуре вегетативных органов растений. Среди наиболее ярких особенностей микроструктуры стебля *Clematis* s.l. авторы отмечают пучковый характер стелы, широкие (до 12 клеток) сердцевинные лучи, отсутствие межпучкового камбия у одних видов и образование межпучковым камбием дополнительных пучков — у других, образование кольца механических тканей на периферии центрального цилиндра. Отсутствие межпучкового камбия в стебле отмечают у представителей ломоносов секции *Atragene*. Однако, учитывая тот факт, что малый жизненный цикл вегетативных побегов у княжиков длится не менее 10 лет, возникает вопрос, за счёт какой меристемы в стебле нарастают первичные сердцевинные лучи.

Побеговая система княжиков характеризуется чёткой дифференциацией побегов на удлинённые вегетативные и укороченные генеративные. В однолетнем стебле удлинённого побега стела состоит из 6 открытых проводящих пучков, разделённых широкими сердцевинными лучами (рис. 1, А).

Пучковый камбий в результате активного деления образует довольно широкую (5–7 производных) камбиальную зону, однако годичный прирост ксилемы насчитывает не более 16 слоёв клеток, что более чем в два раза меньше годичных приростов ксилемы у кустарниковых ломоносов (*C. orientalis*, *C. glauca*, *C. vitalba*).

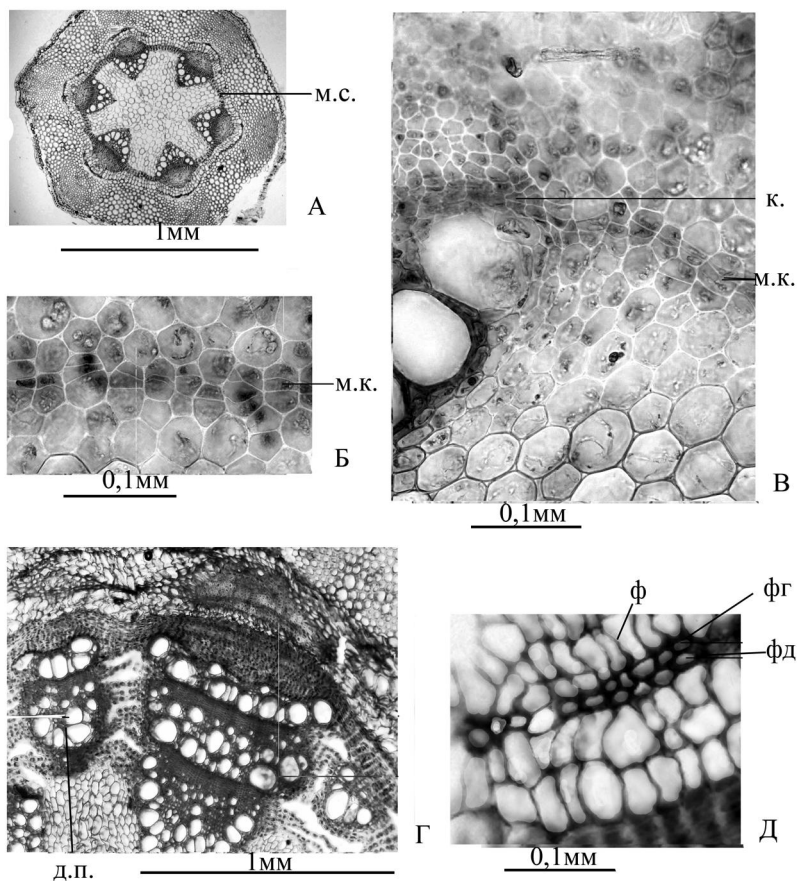


Рис. 1. Вторичное утолщение стебля *Atragene L.*: поперечный срез однолетнего стебля *A. sibirica* (А); заложение межпучкового камбия (Б) и соединение его с пучковым в однолетнем стебле *A. ochotensis* (В); стела трёхлетнего стебля укороченного побега *A. ochotensis* (Г); строение корки в стебле удлинённого побега *A. ochotensis* (Д); м.с. — меристематический слой, к — пучковый камбий, м.к. — межпучковый камбий, д.п. — дополнительный пучок, фг — феллоген, ф — феллема, фд — феллодерма

Сердцевинные лучи на уровне первичной ксилемы состоят из округлых клеток со слабо одревесневшими стенками, на уровне вторичной ксилемы — из 7–8-и слоёв округлых клеток, разделённых схизогенными полостями. В середине вегетационного сезона под периферическим кольцом механических тканей становится заметным слой феллемы из 2–3-х слоёв мёртвых клеток с суберинизированными стенками. В сердцевинном луче их подстилают 6–10 слоёв живых клеток, отличающихся друг от друга радиальными размерами. Для более или менее достоверной интерпретации происхождения слоёв этой меристемы потребовался сравнительный анализ размеров и ориентации образовавшихся в ходе вторичного утолщения производных латеральной меристемы в однолетних и многолетних стеблях удлинённых и укороченных побегов.

В начале вегетационного сезона в сердцевинных лучах появляется зона меристематических клеток, которые в результате деления инициальных клеток, близкого к периклиальному, вычленяют производные, образующие не совсем ровные слои (рис. 1, Б). Можно предположить, что таким образом закладывается межпучковый камбий, и тогда паренхима сердцевинного луча будет иметь камбиальное происхождение, или же мы видим заложение феллогена, и тогда паренхима сердцевинного луча будет иметь феллодермальное происхождение. Предположение, что при делении инициальных клеток вычленяется феллоген, было бы ошибочным по ряду причин. Феллоген, где бы он ни возникал, образует ровные ряды и слои производных. Кроме того, можно легко заметить места присоединения слоя поделившихся клеток к пучковому камбию (рис. 1, В). Отсутствие делений под тяжами протофлоэмных волокон в это время, то есть в месте заложения феллогена, также позволяет интерпретировать меристематический слой не как феллоген, а как межпучковый камбий.

В течение вегетационного сезона в однолетних стеблях межпучковый камбий откладывает наружу только один слой, остальные 4–5 слоёв пополняют сердцевинный луч на уровне ксилемы. Такой слабый прирост лучевой паренхимы не компенсирует прирост проводящих тканей. Неспособность паренхимных клеток растягиваться в радиальном направлении приводит к тому, что довольно быстро между слоями паренхимы возникают схизогенные полости. Такой луч, по нашему мнению, во многом утрачивает способность выполнять свою основную функцию проведения растворов в радиальном направлении.

Косвенным подтверждением факта образования межпучкового камбия в стеблях удлинённых побегов княжика может служить появление дополнительных пучков в стеле укороченных побегов, которые, безусловно, являются результатом деятельности нескольких медианных инициалей межпучкового камбия, сменивших свою функцию на производство проводящих элементов (рис. 1, Г).

В середине вегетационного сезона под колпачками протопфлоэмных волокон и в сердцевинном луче возникает перидерма. Она включает 2–3 слоя феллемы и слои живых клеток, которые входят в состав меристематического слоя. В сердцевинном луче он объединяет 6–8 слоёв клеток, расположенных ровными рядами. Можно предположить, что все они являются производными феллогена, т.е. феллодермой. Однако уже на ранней стадии развития побега было доказано присутствие в луче межпучкового камбия. Судя по расположению и размерам клеток, только один-два ближайших к феллеме слоя можно считать феллогеном и феллодермой, следующие два слоя узких и более широких глубже расположенных клеток — камбием и его производными (рис. 2). В радиальном луче 2–3-летнего стебля очередные слои перидермы располагаются вплотную к предыдущим. Слои феллемы разделяются лишь 1–2 слоями клеток с лигнифицированными стенками — бывшими феллогеном и феллодермой, а в медианной части они и вовсе отсутствуют вследствие преобразования их в клетки пробки (рис. 1, Д). В этом случае следует предположить, что феллоген возникает из единственной наружной производной камбия. Не удивительно, что клетки перидермы и камбиальные производные составляют единые ряды.

Отечественная морфологическая школа весьма богата работами, посвящёнными изучению эволюции жизненных форм в отдельных семействах, родах и секциях. Изучение особенностей жизненных форм, встречающихся в роде *Clematis* s.l., направлений морфологической эволюции и конкретных путей преобразования жизненных форм обрело серьёзную материальную основу в виде филогенетических деревьев, построенных на основе молекулярных данных (Miikeda et al., 2006). Согласно этим данным, в роде выделяются 9 хорошо поддержанных клад, часть которых вполне соответствуют ранее выделенным секциям (Tamura, 1987, 1991). Виды секции *Atrageae*, которые ещё К. Линней относил к самостоятельному роду, образуют в представленной кладограмме базальную 9-ю кладу. Все виды этой секции — стержнекорневые базисимподиальные кустарники с укороченными цветоносными



побегами, формирующимися на прошлогодних приростах (Барыкина, Чубатова, 1983), цветки имеют двойной околоцветник, тычинковая природа лепестков в которых легко устанавливается по плавному переходу от тычинок к лепесткам в пределах парастих.

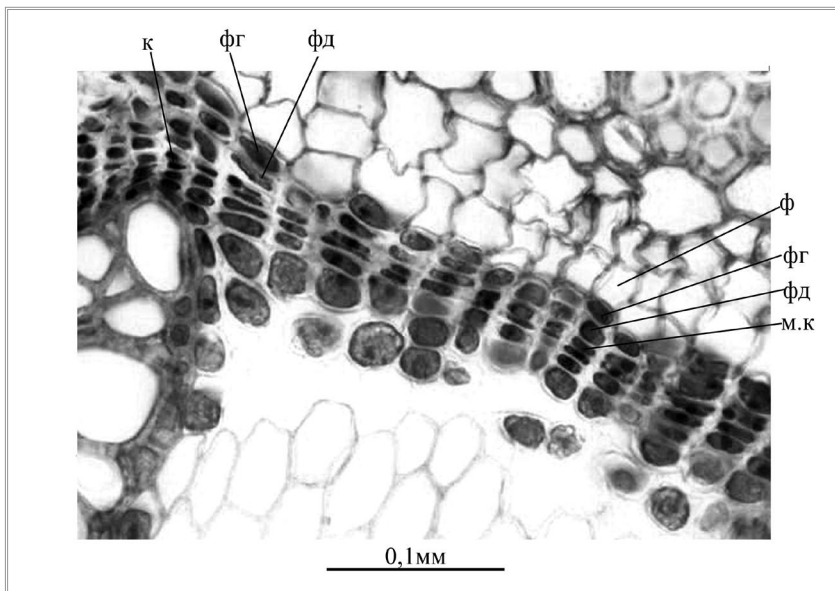


Рис. 2. Меристематический слой в сердцевинном луче однолетнего стебля *A. sibirica*, обозначения те же

В качестве исходной жизненной формы в роде *Clematis* s.l., видимо, следует считать аэроксильный лианоидный кустарник с очередными листьями и стержневой корневой системой — форму, характерную для сестринского ломоносам рода *Archiclematis*. Адаптивная морфологическая эволюция, приведшая к возникновению жизненной формы княжиков, связана с замедлением развития растения на разных этапах морфогенеза. В первую очередь, это выражается в растяжении до 2 и более лет малых жизненных циклов как системы главного побега (благодаря увеличению продолжительности розеточной фазы), так и систем побегов возобновления с дифференциацией побегов на два специализированных типа (вегетативный и генеративный). Их последовательное развитие в течение нескольких лет приводит к формированию многолетней системы генеративных побегов, аналогичной

однолетней системе побегов в дихазальном соцветии некоторых ломоносов (*C. serratifolia*) (Чубатова, 1991). Сокращение периода активного роста побегов позволяет накопить в зоне кущения большой запас жизнеспособных почек, обеспечить вызревание почек на ограниченных в росте побегах, осуществить цветение и созревание семян в наиболее благоприятное время года.

Основным модусом преобразования в этой линии служит ретардация, которая в данном случае выступает как эффективная стратегия жизнедеятельности органов растений в областях с коротким вегетационным сезоном, включая тундру и высокогорье, где обитают немногочисленные виды княжика.

## Список литературы

Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. Морфолого-анатомическое изучение княжика и его систематическое положение // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1983. Т. 88. Вып. 6. С. 62–72.

Чубатова Н. В. Модусы структурных преобразований в эволюции рода *Clematis* L. s.l. (Ranunculaceae) // Филогения и систематика растений (Матлы VIII Московского совещания по филогении растений). М.: Наука, 1991. С. 130–132.

Metcalf C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Vol. 1. Oxford: Clarendon Press, 1950. 724 p.

Miikeda O., Kita K., Handa T., Yukawa T. Phylogenetic relationships of *Clematis* (Ranunculaceae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 2006. 152. P. 153–168.

Tamura M. A classification of genus *Clematis* // Acta Phytotax. Geobot. 1987. Vol. 38. P. 33–44 [in Japanese].

Tamura M. A new classification of the family Ranunculaceae. 2. // Acta Phytotax. Geobot. 1991. Vol. 42. P. 177–187 [in Japanese, with English abstract].

# СТЕРИЛИЗАЦИЯ И ВОЗМОЖНЫЕ ФУНКЦИИ ДОПОЛНИТЕЛЬНОГО ПЛОДОЛИСТИКА ПРИ ФОРМИРОВАНИИ 3-ГНЁЗДНОЙ ЗАВЯЗИ В ТЕТРАКАРПЕЛЛЯТНОМ ГИНЕЦЕЕ *CANARIUM PIMELA* (BURSERACEAE)

---

И. И. Шамров

У *Canarium pimela* K. D. Koenig (Burseraceae) гинецей образован 4 плодолистиками, завязь верхняя. Во время дифференциации плацент в завязи акропетально формируются синасцидиатная (нижняя часть) и симпликатная (средняя и верхняя части) зоны. Дистальную часть гинецея составляет асимпликатная зона — стилодии разной длины. Они начинают объединяться, причём сначала 3 (средний является стерильным), а затем четвёртый. При переходе в завязь стерильный плодолистик встраивается между двумя плодолистиками, образуя более массивную стенку. Здесь же в дальнейшем формируются более мощные септальные проводящие пучки. Плацентация в гинецее сутуральная, морфологической базой является составная U-образная плацента (Leinfellner, 1951). В основании гинецея она представлена центральной синплацентой, которая маркирует короткую синасцидиатную зону. В нижней части завязи полости 2 гнёзд почти редуцированы. В третьем гнезде (самого верхнего плодолистика) в синасцидиатной зоне выявляется угловая плацента. Плацента со второго вентрального края (в остальных гнёздах она единственная) появляется выше в симпликатной зоне.

Во время формирования примордиев семязачатков увеличивается протяжённость синасцидиатной зоны, вероятно, за счёт интеркалярного роста. Однако семязачаток в синасцидиатной зоне дальше не развивается. На границе с синасцидиатной зоной в симпликатной зоне в результате постгенитального совершенного срастания синкарпных сутур формируется закрытый фрагмент. В этой части гинецей становится 3-гнёздным. Эпитропные семязачатки в гнёздах располагаются со смещением, что, по-видимому, обусловлено спиральным расположением плодолистиков на цветоложе. В закрытой симпликатной зоне лишь в гнезде самого нижнего плодолистика формируется примордий

семязачатка. 2 других семязачатка лежат в открытой симпликатной зоне, в которой наблюдается смыкание сuture. Начинаются процессы изменения положения семязачатков в завязи с трансверсального на продольное, при этом они занимают также пространство стерильных зон в нижней (синасцидиатная) и верхней (открытая симпликатная) частях завязи. На границе с коротким столбиком, в котором формируется канал, в завязи возникают апикальные септы. Дистальную часть гинецея составляют свободные области стилодиев и рыльца.

На стадиях мейоза и развития зародышевого мешка продолжается изгибание фуникулусов семязачатков снизу вверх. Также происходит искривление морфологической оси семязачатков, апикальные части наружного интегумента которых достигают верхушек плацент. В области расположения среднего семязачатка также формируется закрытая симпликатная зона.

Перед опылением гинецей становится 3-гнездным почти на всём протяжении завязи: короткая синасцидиатная и длинная закрытая симпликатная зоны. Эпитропные семязачатки становятся геми-кампилотропными (Шамров, 2008). В верхней части постгенитальное срастание синкарпных сuture оказывается несовершенным. В зоне апикальных септ сохраняется симпликатное строение, а апикальные части сuture сближены лишь в центре. Столбик с каналом остаётся коротким. Стилодии частично объединяются между собой. Они имеют неодинаковую длину и оканчиваются рыльцами разных размеров. Таким образом, гинецей у *C. pimela* является синкарпным, и его развитие происходит в рамках типовой вариации (Шамров, 2013).

На самых ранних стадиях из стелы цветоножки отходят пучки в околоцветник, тычинки и гинецей. Васкулярное снабжение гинецея обеспечивается двумя группами пучков: периферическими (дорсальными) и центральными (гомокарпеллятными вентральными). В ходе развития в нижней части гинецея наблюдаются ответвления от дорсальных пучков в септы. 2 септальных пучка, иннервирующие каждый плодолистик, располагаются в стенке завязи и входят в состав базальной части септ. Дорсальные и септальные пучки анастомозируют между собой по всей длине завязи и, вероятно, простираются до рылец. Вентральные проводящие пучки доходят до зоны апикальных септ.

В семействе Burseraceae у *Canarium littorale* описана 3-гнездная завязь с 2 рядами семязачатков в каждом гнезде (Guillaumin, 1909). У *Bursera delpechiana* гинецей из 2 плодолистиков, синкарпный

и 4-гнёздный (Srivastava, Srinath, 1965). Исследование по зональному строению гинецея было проведено на видах близкородственного сем. Вухасеae. У *Sarcococca pruniformis* и *Simmondsia californica* он образован 3 плодолистиками, завязь 3-гнёздная: в нижней части плодолистки срastaются полностью, а в средней и верхней частях лишь сомкнуты. У *Pachysandra procumbens* гинецей из 2 плодолистиков. В верхней части плодолистки сомкнуты, и в каждом гнезде возникает вырост (ложная перегородка). В нижней части завязи завязь 4-гнёздная (Wiger, 1935).

Известно, что косвенными признаками особого псевдомономерного гинецея является наличие столбика и нескольких лопастей рыльца (Eames, 1961). В трибе Lychnideae сем. Caryophyllaceae выявлены отклонения в строении гинецея при увеличении (дополнительный плодолистик развит так же либо имеет иное строение, он полностью или частично стерильный; число плодолистиков возрастает одновременно с числом тычинок и лепестков и образованием фасциаций) или уменьшении (недоразвитие верхней части плодолистиков; исчезновение плодолистиков в связи с уменьшением числа членов в других кругах цветка) числа стилодиев (Девятов, 1988).

Псевдомономерный гинецей часто возникает на базе синкарпного типа (Eckardt, 1937, 1938). У *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) он формируется на базе двух плодолистиков. Большой (фертильный) плодолистик составляет значительную часть ценокарпного гинецея и образует две из трёх лопастей рыльца. Единственное гнездо оказывается эксцентричным, а стенка завязи в месте срастания плодолистиков — массивной, с более крупными проводящими пучками (Шамров, Яндовка, 2008). Существует возможность формирования подобного гинецея и на паракарпной основе. Так, гинецей у злаков был охарактеризован как тримерный (Eckardt, 1937). Н. Н. Каден (1959) не обнаружил в развитии гинецея (плода) признаки других плодолистиков. А. Л. Тахтаджян (1966) гинецей у злаков трактует как паракарпный, при этом наличие 3 плодолистиков и 3 рыльцевых ветвей особенно хорошо выражено у *Streptochaeta*. У видов *Ceratophyllum* края двух плодолистиков паракарпного гинецея конгенитально слиты почти на всём протяжении в одну структуру. Адаксиальный плодолистик более развит, а единственный семязачаток возникает на базальной плаценте. Свободные края стилодиев смыкаются и постгенитально срastaются

в столбик, за исключением апикальных частей, которые становятся асимметричными рыльцами (Шамров, 2009).

Таким образом, стерильные плодолистики могут сохраняться, встраиваясь между фертильными плодолистиками. Изменения касаются обычно завязи, в которой число гнёзд становится меньше. Иллюстрацией этого положения является гинецей крестоцветных. Хотя многие авторы считают, что он состоит из 2 плодолистиков, точка зрения о тетракарпеллятном происхождении (Eames, Wilson, 1930; Puri, 1941) заслуживает пристального внимания. В последнем случае 2 стерильных плодолистика наружного круга встраиваются между оставшимися двумя фертильными плодолистиками внутреннего круга. При 5-членном строении цветка у ряда представителей семейства Burseraceae наблюдаются изменения в числе плодолистиков от 5 до 3. У *C. pimela* один из четырёх плодолистиков является стерильным. В дистальной области наблюдаются 4 рыльца и 4 свободных стилодия. При переходе в завязь образуется короткий столбик, который, как и завязь, становится 3-гранным. Завязь является 3-гнездной, в ней формируются 3 семязачатка, причём только на одном из вентральных краёв каждого плодолистика. Четвёртый плодолистик входит в состав компитума и, по-видимому, участвует в перенаправлении растущих в нём пыльцевых трубок к семязачаткам фертильных плодолистиков.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13–04–00852).

## Список литературы

Девятков А. Г. Об отклонениях в числе стилодиев в цветках в трибе Lychnideae Fenzl in Endlicher // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 2. С. 112–116.

Каден Н. Н. Апокарпия гинецея и плода злаков по данным васкулярной анатомии и онтогении // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1959. № 3. С. 147–159.

Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. — 350 с.

Шамров И. И. Морфологическая природа гинецея и плода у *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae) // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 7. С. 938–961.

- Шамров И. И.* Ещё раз о типах гинецея покрытосеменных растений // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 5. С. 568–595.
- Шамров И. И., Яндовка Л. Ф.* Развитие и строение гинецея и семязачатка у *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 6. С. 78–90.
- Eames A.* Morphology of angiosperms. New York; Toronto; London: McGraw-Hill, 1961. — 518 p.
- Eames A., Wilson C. L.* Carpel morphology in the Cruciferae // Amer. J. Bot. 1928. Vol. 15. № 3. P. 251–270.
- Eckardt T.* Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung der pseudomonomeren Gynoeceums // Nova Acta Leopoldina. N. F. 1937. Bd. 5. S. 1–112.
- Eckardt T.* Das pseudomonomere Gynoeceum // Chronica Bot. 1938. Bd. 4. Hf. 3. S. 206–208.
- Guillaumin A.* Recherches sur la structure et le developpement des Burseracées. Application à la systématique // Ann. Sci. Natur. Bot. Sér. 9. 1909. T. 10. P. 201–302.
- Leinfellner W.* Die U-formige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen // Österr. Bot. Zeitschr. 1951. Bd. 98. Hf. 3. S. 338–358.
- Puri V.* Studies in floral anatomy. Part I. Gynaeceum constitution in the Cruciferae // Proc. Ind. Acad. Sci. Sect. B. 1941. Vol. 14. № 2. P. 166–187.
- Srivastava G. N., Srinath K. V.* Floral morphology and chromosomes in *Bursera delpechiana* Poiss. // Curr. Sci. 1965. Vol. 34. № 17. P. 514–515.
- Wiger J.* Embryological studies on the families Buxaceae, Meliaceae, Simarubaceae and Burseraceae. Thesis. Lund, 1935. — 129 S.

# ПОЛИПЛОИДНЫЕ ХРОМОСОМНЫЕ РАСЫ (ЦИТОТИПЫ) У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ, ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ДИНАМИКА И ВКЛАД В ВИДООБРАЗОВАНИЕ

---

В. С. Шнеер

Внутривидовые полиплоидные формы были открыты у растений более 100 лет назад. Löve (1951) назвал их «полиплотипы», и мы будем их так называть для краткости. К настоящему времени хромосомные числа определены для примерно 25–30% видов покрытосеменных, но у многих видов лишь по немногим образцам. Анализ данных по флоре Калифорнии (около 2600 видов) показал, что полиплотипы есть у 13% видов (Soltis et al., 2007). Мы проанализировали данные справочника «Числа хромосом цветковых растений флоры СССР» (1993) по двум крупным семействам — *Roaceae* и *Asteraceae* (около 1000 и 1200 видов, соответственно), и нашли полиплотипы у 19% видов злаков и 12% сложноцветных (у однодольных они вообще встречаются чаще, чем у двудольных), т.е. цифры того же порядка, хотя относятся к гораздо большей территории с более разнообразными условиями существования.

Традиционный способ определения хромосомных чисел требует больших затрат труда и времени, метод позволяет исследовать лишь отдельные образцы вида, а не большие выборки, и в последние годы наблюдается снижение числа публикаций новых данных. Всё большее распространение получает определение уровня ploидности методом проточной цитометрии (FCM), основанным на регистрации флуоресценции и светорассеяния отдельной клетки в клеточной суспензии. Метод особенно успешно работает при анализе объектов с примерно одинаковой величиной моноплоидного генома, к каковым, по большей части, относятся полиплотипы одного вида. Метод высокопроизводительный, поэтому позволяет анализировать тысячи образцов и устанавливать число уровней ploидности в конкретном виде, после чего определяются хромосомные числа. Эти работы, особенно активно ведущиеся чешскими учёными, позволили выявить множество новых цитотипов, иногда в тех видах, в которых их ранее не находили, представленных как целыми популяциями, как у *Senecio carniolicus* (Suda



et al., 2007), так и отдельными растениями в популяциях преимущественно другой ploidy, как у *Sesleria heufleriana* (Lysak, Dolezel, 1998). Такие находки не только пополняют сведения о видах, но ставят под сомнение некоторые устоявшиеся представления. Например, Капская область считалась бедной внутривидовыми полиплоидами, но анализ большой выборки вида *Oxalis obtusa* по всему ареалу выявил три главных и нескольких минорных полиплотипов, так что наблюдавшаяся бедность, возможно, объяснялась недостаточностью прежних кариологических данных (Krejčíková et al., 2013).

Многие авторитетные авторы считали, что внутривидовые цитотипы должны относиться к одному виду. Убеждённым сторонником их выделения в самостоятельные виды был Löve (1951, 1964). Он же замечал, что нередко после нахождения полиплотипов в каком-либо виде впоследствии оказывалось, что ранее кто-либо уже выделял одну из рас в отдельный вид (Löve, 1951). Действительно, так было, например, с *Gymnadenia densiflora* и *Petrorhagia nanteuilii*. Löve (1951), как и ранее Müntzing (1936), полагал, что полиплоидные расы всегда морфологически различимы. В самом деле, у многих видов они выделялись в подвиды (напр., у *Galium palustre*, *Centaurea stoebe*, *Chamerion angustifolium*) или разновидности, расы (*Atriplex canescens*). Однако нередко бывало, что найти устойчивые морфологические различия не удавалось (напр., *Iris aphylla*, *Urginea maritima*, *Hebe diosmifolia*). Иногда морфологические различия находят на популяционном уровне, но они недостаточно стабильны чтобы позволить отличать все растения (Budzakova et al., 2014). Тем не менее, не так давно ряд авторитетных авторов выступил за то, чтобы полиплотипы признавались видами при наличии морфологических различий и других доказательств видового статуса — экологических различий, отсутствия потока генов и др. (Soltis et al., 2007). В статье приведены и обсуждены примеры нескольких американских и европейских видов, у которых полиплотипы могли бы быть выделены в виды, и предлагалось добавлять к существовавшему названию в виде префикса указание на уровень ploidy, чтобы не усложнять номенклатуру. Практическим осуществлением идей авторов стало выделение вида *Tolmiea diplomenziesii* (Judd et al., 2007), но за протекшее с той поры время у очень немногих видов цитотипы были выделены в отдельные виды. В таксономически сложном виде *Brachypodium distachyon* s.l. три полиплотипа были выделены в три вида в результате

мультидисциплинарного (включая морфометрическое) исследования (Catalan et al., 2012).

Речь в статье Soltis et al. (2007) шла об автополиплоидах (происшедших от удвоения хромосом растений одного вида), но оговаривалось, что с равным успехом это относится к аллополиплоидам (результат гибридизации растений разных видов). Первым присуще полисомное наследование и образование мультивалентов в мейозе, аллополиплоидам — дисомное наследование и образование только бивалентов, хотя оба признака имеют исключения, и ещё Grant (1981) писал, что таким способом нельзя с уверенностью различить оба этих типа. В 30-е годы XX века автополиплоидию полагали частой у растений и придавали ей большое эволюционное значение (Müntzing, 1936; Darlington, 1938). Позже Stebbins (1971), как и Grant (1981), считали автополиплоидию очень редким явлением. Однако анализ накопленных к концу века данных привёл к заключению, что образование автополиплоидов происходит часто, даже чаще, чем аллополиплоидов (Ramsey, Schemske, 1998; Soltis, 1999). В качестве основной причины редкости автополиплоидов обычно называли их пониженную фертильность в результате нарушений мейоза. Но постепенно пришло осознание, что в эволюции полиплоидов есть два важных этапа — возникновение и становление (Ramsey, Schemske, 2002), и с этим в большой степени связана частота проявляющихся нарушений мейоза.

Установить, является ли раса бóльшей пloidности авто- или аллополиплоидом, непросто. В работе Parisod et al. (2010) в таблице приведены примеры наиболее изученных видов, в которых выявлены цитотипы-автополиплоиды (статьи 1948–2008 гг.) и указываются обоснования автополиплоидной природы — в 10 случаях это морфологическое сходство цитотипов, в остальных 9 — их отдельные ареалы. В наше время для решения вопроса используют молекулярные и цитогенетические методы, иногда приводящие к пересмотру устоявшихся представлений. Три полиплотипа вида *Brachypodium distachyon* s.l. долго считались автополиплоидной серией, пока GISH и FISH гибридизация не показали, что расы с  $2n = 10$  и  $2n = 20$  являются диплоидами с  $x = 5$  и  $x = 10$ , а раса с  $2n = 30$  — производным от них аллотетраплоидом (Hasterok et al., 2004). Но иногда этот вопрос оказывается крепким орешком и при использовании новейших молекулярных подходов. Всем известный вид *Capsella bursa-pastoris* s.l. морфологически очень полиморфен, фенотипически пластичен (морфологические признаки

зависят от множества факторов среды вплоть до времени года), разные авторы насчитывали в нём от 1 до 16 видов, присутствуют диплоиды ( $2n = 16$ ) и тетраплоиды ( $2n = 32$ ). В последние годы преобладает трактовка группы как содержащей 3–4 вида, с тетраплоидным *Capsella bursa-pastoris* и диплоидными *C. rubella*, *C. grandiflora*, *C. orientalis* (Hurka, Neuffer, 1997). Первый широко распространён почти по всему миру, диплоиды имеют более ограниченные ареалы. На основании изучения двух хлоропластных и трёх ядерных низко-копийных генов был сделан вывод, что *C. bursa-pastoris* — аллополиплоид (Slote et al., 2006). Затем были опубликованы работы, выполненные с другими маркерами, в которых установили, что этот вид — автополиплоид, происшедший от *C. orientalis* (Hurka et al., 2012) или от *C. grandiflora* (St. Onge et al., 2012), что не вполне согласовалось с наличием у этого вида дисомного наследования с участием двух гомеологичных геномов, несвойственного автополиплоидам. Однако через некоторое время появились сообщения двух независимых коллективов авторов, что анализ полных геномов указывает на недавнее аллополиплоидное происхождение тетраплоидного генома *C. bursa-pastoris* (Douglas et al., 2014; М. Логачёва, личн. сообщ.).

В последние годы активно изучались различия между полиплотидами, их географическое и экологическое распределение, возможность эффективного скрещивания. Было показано, что кроме известных ранее возможных различий — морфологических (в первую очередь размер растений, органов и клеток), экологической приуроченности (влажность, освещение, типы почв и т.п.), особенностей жизненного цикла (одно/многолетники, моно/поликарпики), физиологических, фенологических (время цветения), набора опылителей, они могут различаться набором анатомических особенностей, обеспечивающих разную засухоустойчивость (Maherali et al., 2009), обитающими на них насекомыми-вредителями (Tompson et al., 2004; Richrdson, Hanks, 2011), микоризными симбионтами (Těšitelová et al., 2013) и др. Хотя цитотипы большей пloidности образуются из цитотипов меньшей пloidности, у многих видов они географически разобщены, например, все 4 цитотипа —  $2x$ ,  $4x$ ,  $6x$  и  $12x$  — у *Dianthus broteri* (Balao et al., 2009), хотя механизмы, приводящие к такому распределению, пока не ясны. В то же время найдено и изучено немало смешанных популяций и контактных зон (Halverson et al., 2008; Šafařova, Duchoslav, 2010), как правило, в них встречается не более трёх цитотипов (включая

промежуточные, 3х). Доля разных цитотипов в смешанных популяциях, их взаимоотношения в динамике, возможность повторного возникновения полиплоидов, судьба минорных цитотипов представляют особый интерес.

Информация о внутривидовых полиплоидах помогает нам полнее оценить биоразнообразие, понять процессы, происходящие при видообразовании, и важна при охране редких и угрожаемых видов.

Работа выполнена в соответствии с исследованиями, поддержанными грантом РФФИ 12-04-01470-а и программой «Динамика генофондов».

# COMPLETE PLASTID GENOME OF THE HOLOPARASITIC *LATHRAEA SQUAMARIA* L. (OROBANCHACEAE)

---

M. D. Logacheva, T. H. Samigullin, C. M. Valiejo-Roman

Photosynthetic ability has been lost in multiple independent flowering plant lineages. Unlike the highly conserved chloroplast genomes of photosynthetic plants, the plastid genomes of parasitic plants can be highly reduced in both size and gene content due to the release from selective constraint. Plastomes of holoparasitic plants are greatly reduced in size after full commitment to the parasitic lifestyle. Orobanchaceae is the largest parasitic family consisting of 89 genera and ca. 2047 species (Nickrent, 2006), includes all types of parasitism, ranging from a single autotrophic lineage, the genus *Lindenbergia* Lehm., to facultative photosynthetic (hemiparasites) and nonphotosynthetic (holoparasites) genera (Olmstead et al., 2001). The most comprehensive phylogenetic analysis of Orobanchaceae was published by McNeal et al. (2013) using a multilocus data set (nuclear ITS, *PHYA*, *PHYB*, plastid *matK* and *rps2*). Their study obtained good taxon sampling, covering various taxonomic ranks and geographic ranges and provided the highest levels of support for naming subfamilial clades within the family as compared to past studies (Young et al., 1999; Olmstead et al., 2001; Wolfe et al., 2005; Bennett, Mathews, 2006). Previously, transitions from hemiparasitism to holoparasitism within this family were hypothesized to have evolved independently at least five times (Young, dePamphilis, 2005; Wolfe et al., 2005; Bennett, Mathews, 2006) for the approximately 20 holoparasitic genera in the family. However, the most recent phylogenetic results indicate that there are three origins of holoparasitism in Orobanchaceae, one on the branch to *Lathraea* (5–7 species), another on the branch to Orobancheae (~180 species) and the last on the branch to *Hyobanche*, *Harveya*, *Aeginetia* and *Christisonia* (~70 species).

In Orobanchaceae, there are twelve parasitic species of which complete sequences of the plastid genome are now available, including *Epifagus virginiana* (L.) W.P.C. Barton, the first parasitic plant with a fully sequenced plastome (Wolfe et al., 1992), one facultative hemiparasite *Bartsia inaequalis* Benth. (Uribe-Convers et al., 2014), obligate hemiparasite *Schwalbea americana* L., holoparasites *Boulardia latisquama* F. W. Schultz,

*Cistanche phelypaea* Cout., *Conopholis americana* (L.) Wallr., *Myzorrhiza californica* (Cham. et Schltdl.) Rydb., *Orobancha crenata* Forssk., *Orobancha gracilis* Sm., *Phelipanche purpurea* (Jacq.) Soják and *Phelipanche ramosa* (L.) Pomel (Wicke et al., 2013), holoparasite *Cistanche deserticola* Ma (Li et al., 2013) and the autotrophic nonparasitic *Lindenbergia philippensis* Benth.

Plastid chromosomes are 160 911 bp large in the hemiparasitic *Schwalbea americana* and range between 150 504 bp (*Lathraea squamaria*) and 45 673 bp (*Conopholis americana*) in the holoparasites.

*Lathraea squamaria* is nonphotosynthetic parasitic plant on the roots of hazel and alder, widespread in Europe, representing a separate branch of loss of photosynthesis in the Orobanchaceae family. In this study, we report the complete plastome sequence of *Lathraea squamaria* based on whole genome sequencing data using Illumina technology and compared to other known Orobanchaceae plastid genomes.

Complete plastid genome of *Lathraea squamaria* is a circular molecule 150 504 bp in length and possesses a typical architecture with the large single-copy (LSC) region of 81 981 bp separated from the 16 061 bp small single-copy (SSC) region by two inverted repeats (IRs), each of 26 231 bp. GC content is heavily biased (38.13%) (Table).

Table

### Characteristics of *Lathraea squamaria* plastid genome

Genome length (bp)	150 504
LSC length (bp)	81 981
SSC length (bp)	16 061
IR length (bp)	26 231
Number of different genes/total number of genes	83/114
Number of different protein-coding genes (duplicated in IR)	80
Number of different tRNA genes (duplicated in IR)	30
Number of different rRNA genes (duplicated in IR)	4
Number of genes duplicated in IR	17
Number of different genes with introns	12
Number of pseudogenes	33
GC content (%)	38.13

No major plastome rearrangements were observed based on alignment of *de novo* contigs to facultative hemiparasite *Bartsia* and autotrophic *Lindenbergia*. No rRNAs, tRNAs and protein coding loci were deleted but

33 pseudogenes were detected among protein coding loci in the *Lathraea* plastome. Among the 114 unique genes present in *L. squamaria*, we identified a set of 80 protein-coding genes, 30 tRNA genes and 4 rRNA genes. Synteny analyses revealed no differences with the hemiparasitic *Bartsia* and autotrophic *Lindenbergia*.

Phylogenetic analysis was performed using a set of sequences of 2 rRNA and 35 protein coding genes from 14 Orobanchaceae plastid genomes and 3 genomes as an outgroup. We considered only plastid genes present in *Lathraea* and in other plants. Nucleotide sequences were aligned according to corresponding aminoacid alignment produced by MUSCLE (Edgar, 2004), and frameshift mutations were corrected manually. The most variable and gap-rich positions were excluded from the alignment using the GBLOCKS program (Castresana, 2000), we used the «softest» settings. Phylogenetic trees were reconstructed using maximum likelihood approach as implemented in RAxML (Stamatakis, 2006) for both nucleotide and aminoacid alignments. GTR+G model was selected by the Akaike information criterion (AIC) in Modeltest (Posada, Crandall, 1998) for nucleotide sequences, and JTT+F+G model was selected by the AIC in ModelGenerator (Keane et al., 2006). ML branch support was assessed via 100 nonparametric bootstrap pseudoreplicates, using the «rapid» bootstrap approach.

Analysis of 37 chloroplast coding regions yielded a highly resolved and supported tree, topology of which was in a good agreement with recent multigene phylogenetic analyses. The order of pseudogene formation supports the possibility that the holoparasitic *Lathraea squamaria* plastome is in the relatively early stages of degradation.

## References

- Bennett J. R., Mathews S. Phylogeny of the parasitic plant family Orobanchaceae inferred from phytochrome A // Amer. J. Bot. 2006. Vol. 93. P. 1039–1051.
- Castresana J. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis // Mol. Biol. Evol. 2000. Vol. 17. P. 540–552.
- Edgar R. C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // N.A. Res. 2004. Vol. 32. № 5. P. 1792–1797.
- Keane T. M., Creevey C. J., Pentony M. M., Naughton T. J., McInerney J. O. Assessment of methods for amino acid matrix selection and their use on

empirical data shows that *ad hoc* assumptions for choice of matrix are not justified // BMC Evol. Biol. 2006. Vol. 6. P. 29.

Li X., Zhang T.-C., Qiao Q., Ren Z., Zhao J., Yonezawa T., Hasegawa, James. M., Crabbe C., Li J., Zhong Y. Complete chloroplast genome sequence of holoparasite *Cistanche deserticola* (Orobanchaceae) reveals gene loss and horizontal gene transfer from its host *Haloxylon ammodendron* (Chenopodiaceae) // PLoS One. 2013. Vol. 8. № 3. P. e58747

McNeal J.R., Bennett J.R., Wolfe A.D., Mathews S. Phylogeny and origins of holoparasitism in Orobanchaceae // Amer. J. Bot. 2013. Vol. 100. P. 971–983.

Nickrent D.L. The parasitic plant connection: parasitic plant genera // Website <http://www.parasiticplants.siu.edu>. 2006.

Olmstead R. G., Wolfe A. D., Young N. D., Elisons W. J., Reeves P. A. Disintegration of the Scrophulariaceae // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. P. 348–361.

Posada D., Crandall K. A. Modeltest: testing the model of DNA substitution // Bioinformatics. 1998. Vol. 14. P. 817–818.

Stamatakis A. RAxML–VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models // Bioinformatics. 2006. Vol. 22. P. 2688–2690.

Uribe-Convers S., Duke J.R., Moore M.J., Tank D.C. A long PCR–based approach for DNA enrichment prior to next-generation sequencing for systematic studies // App. Plant Sci. 2014. Vol. 2. № 1. DOI: 10.3732/apps.1300063.

Wicke S., Müller K.F., dePamphilis C.W., Quandt D., Wickett N.J., Zhang Y., Renner S.S., Schneeweiss G.M. Mechanisms of functional and physical genome reduction in photosynthetic and nonphotosynthetic parasitic plants of the Broomrape family // Plant Cell. 2013. Vol. 25. № 10. P. 3711–3725.

Wolfe K. H., Morden C. W., Palmer J. D. Function and evolution of a minimal plastid genome from a nonphotosynthetic parasitic plant // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1992. Vol. 89. P. 10648–10652. [*Epifagus*].

Wolfe A. D., Randle C. P., Liu L., Steiner K. E. Phylogeny and biogeography of Orobanchaceae // Folia Geobot. 2005. Vol. 40. P. 115–134.

Young N. D., dePamphilis C. W. Rate variation in parasitic plants: correlated and uncorrelated patterns among plastid genes of different functions. // BMC Evol. Biol. 2005. Vol. 5. P. 16.

Young N. D., Steiner K. E., dePamphilis C. W. The evolution of parasitism in Scrophulariaceae/Orobanchaceae: plastid gene sequences refute an evolutionary transition series // Ann. Missouri Bot. Gard. 1999. Vol. 86. P. 876–893.



# MOLECULAR AND MORPHOLOGICAL REVISION REVEALS DIFFERENT EVOLUTION PATTERNS IN *ALLIUM* SECT. *OREIPRASON* AND SECT. *FALCATIFOLIA* (AMARYLLIDACEAE)

---

A. P. Seregin, N. Friesen

## Background

In 2008–2013, we performed a large molecular and morphological revision of the *Allium saxatile* M. Bieb. group, which is forming a nomenclatural core of sect. *Oreiprason* F. Herm. (Seregin et al., 2015, in press). Former taxonomic circumscription of *Allium saxatile* s.l. widely distributed from Italy to China was disputable with a number of accepted species ranging from 3 to 7. We studied ca. 2000 herbarium specimens in line with morphological revision, made thorough nomenclatural study of all available names (Sennikov, Seregin, 2014, 2015, in press), and successfully sampled 86 accessions of the *A. saxatile* group and a few related species to reconstruct a molecular phylogeny. We sequenced the internal transcribed spacer (ITS) from ribosomal nuclear DNA, as well as the plastidic *trnL-trnF* and *trnL-rpl32* regions.

We revealed that the monophyletic *A. saxatile* group consists of 15 entities united in two geographically sound clades («European» and «Siberian»). Two yellow-flowered species *A. obliquum* and *A. petraeum* surprisingly nested within the *A. saxatile* clade both in ITS and cpDNA analyses. The eldest names within the group, i.e. *A. saxatile* and *A. globosum* M. Bieb. ex DC. from Caucasus, represent genetically identical populations and should be synonymised. We found that there is a clear lack of valid names for distinct species in the *A. saxatile* group. We established five new species (*A. austrodanubiense* nom. prov., *A. schistosum* nom. prov., *A. cretaceum* nom. prov., *A. montanostepposum* nom. prov., *A. kirilovii* nom. prov.), a new hybrid (*A. ×agarmyschicum* nom. prov.), and raised a variety to species level (*A. rubriflorum* nom. prov.).

All species from the *A. saxatile* group are diploids. Due to this, we consider geographical isolation to be the main driving force of speciation. Some genetically close taxa are very distinct morphologically. For instance,

tall *A. obliquum* L. has yellow flowers and wide flat leaves, whereas its close relatives from *A. montanostepposum* — *A. cretaceum* complex with purple flowers and terete leaves were formerly treated as «*A. globosum*».

Study of cpDNA fragments had shown that nine species of the «European» clade (SE Europe, Crimea, and Caucasus) originated from a single ancestor. Chloroplast DNA of *A. austrodanubiense* retains some important ancestral traits similar to those of Siberian and Middle Asian species from related sections. Most probably the ancestor of the «European» clade arrived to Balkan Peninsula as a result of a single long dispersal event.

### Material and methods

In 2014, we performed further molecular survey for a complete revision of sect. *Oreiprason*. For most samples, the nuclear DNA ITS region was amplified using ITS-SF and ITS-SR primers.

We mainly worked with DNA material from herbarium specimens, some of them were dated back to the first half of 20<sup>th</sup> century. Once we were lucky to make a successful amplification of ITS from an 88-years old specimen, but this is somewhat exceptional. Success rate in amplification and further sequencing for specimens collected in 1920–30s was 26% growing gradually up to 94% for specimens collected in 2000s.

All together, we sampled DNA from 89 specimens and made 351 ITS amplifications with varying level of DNA in order to find appropriate conditions of PCR for old specimens. As a result, we got complete ITS sequences from 50 specimens and two partial sequences. 275 amplifications and 22 sequences failed.

Almost all specimens with successful ITS sequences were appropriate for cpDNA fragments sequencing. We used *rpl32-trnL* and *trnL-trnF* regions for phylogeny reconstruction (44 successful amplifications for each fragment).

### Key results

**1. Recircumscription of sect. *Oreiprason*.** Surprisingly, many slender species of sect. *Oreiprason* known to occur in Middle Asia are definitely closely related to robust species from sect. *Falcatifolia* N. Friesen. This section was introduced for *A. carolinianum* DC. and *A. platyspathum* Schrenk with large flat falcate leaves. Later on, Fritsch & Friesen (2009) transferred tall *A. hymenorrhizum* Ledeb. and similar *A. kaschianum* Regel to sect. *Falcatifolia* on genetic ground.

Species like *A. filifolium* Regel, *A. kokanicum* Regel, *A. caricoides* Regel, *A. alexandrae* Vved. are more or less similar to «*A. globosum*» in their gross-morphology, but show similar ITS and cpDNA fragments with abovementioned species from sect. *Falcatifolia*. The most intricate issue that sect. *Oreiprason* and sect. *Falcatifolia* are not closely related in the general tree of the genus *Allium* (Friesen et al., 2006).

Thereby, monophyletic sect. *Oreiprason* s.str. includes two groups — large *A. saxatile* group as circumscribed by Seregin et al. (2015, in press) (i.e. including *A. petraeum* and *A. obliquum*) and its probable sister *A. tianschanicum* Rupr. s.l. All other species should be excluded from this section. Form of leaf cross-sections should not be considered as a phylogenetically important character, because there are plants with terete, hollowed and wide flat leaves both in sections *Oreiprason* and *Falcatifolia*.

**2. New species in sect. *Oreiprason* s.str.** Further sampling made us sure that we need recognition and formal description of several new entities in sect. *Oreiprason* s.str. For instance, at least three clear genetic entities of monophyletic origin exist in *A. petraeum* Kar. et Kir. We confirmed yellow-flowered *A. petraeum* s.str. from Dzungarian Alatau and Trans-Ili Alatau. Red-flowered plants of *A. petraeum* s.l. were reported earlier by Egorova (1977), but she did not recognize them taxonomically. Such plants grow in Dzungarian Alatau only and form a monophyletic clade. Yellow-flowered plants of the southern lineage were sampled from several localities in Central Tian Shan (Kazakhstan and China).

We splitted *A. dshungaricum* Vved. into two species earlier. The second member of this lineage was described from a single locality in Eastern Tian Shan, China. Now we confirmed this species from another locality in Central Tian Shan (Kazakhstan). Plants from Tarbagatai and Dzungarian Alatau may represent different groups (additional material is needed). Also, we discovered the third member in the *A. cretaceum* — *A. montanostepposum* complex which is a rare species formed on SE fringes of *A. montanostepposum* range. We sampled two specimens of this entity from Tarbagatai and Sary Chelek Lake.

*A. tianschanicum* Rupr. was described from Tian Shan, but consequently reported from Pamiro-Alai. It has purplish flowers whereas plants from Alai and adjacent ridges have somewhat yellowish flowers. Their monophyletic origin and clear genetic delimitation confirmed that they represent a previously neglected species new to science (known as *A. pamiri* Vved. ined.). Relations of *A. tianschanicum* and *A. saxatile* M. Bieb. are unresolved.

**3. Genetic differentiation in sect. *Falcatifolia*.** ITS variation within newly circumscribed sect. *Falcatifolia* is fairly low comparing with such in sect. *Oreiprason*. All species are forming tight core clade with two early diverged sister clades — *A. talassicum* sensu Vved. and *A. platyspathum* s.l. Within the core clade there are both widely distributed species and narrow endemics. Species with large ranges like *A. hymenorrhizum* (from Altai to Turkey), *A. carolinianum* (from Nepal to Mongolia), and *A. kokanicum* (from Pamiro-Alai to Dzungarian Alatau) have been sampled from many localities and has almost no ITS variation. Lineages with narrow endemics are notably variable and need further sampling, proper morphological characterization, and perhaps further splitting on both morphological and genetic ground (*A. alexandrae*, *A. filifolium*, etc.).

Some rare species were sampled only once. *Allium kastekii* Vved., *A. clausum* Vved. and one unknown species show uncertain positions within sect. *Falcatifolia*. They might represent separate sections or intersectional hybrids, but for proper decision additional sampling is vitally important.

Tobias Herden (University of Osnabrück) performed in BEAST age analysis of sect. *Oreiprason* ITS tree in order to reveal time of splitting of proposed ancestors (only mean figures are given below). The first splitting in sect. *Oreiprason* probably happened ca. 12.0 Mya; splitting of the European clade in the *A. saxatile* group took place ca. 8.4 Mya, while splitting within *A. tianschanicum* s.l. occurred ca. 4.8 Mya. In contrast, the core clade of sect. *Falcatifolia* is certainly younger. Age of speciation within it could be estimated as 1.4 Mya.

Genetic uniformity and striking morphological variability of younger sect. *Falcatifolia* contrast with long genetic distances between morphologically similar «old» species in sect. *Oreiprason*. Unfortunately, we know little about chromosome numbers in sect. *Falcatifolia*, although *A. carolinianum* is reported to be a tetraploid. We suppose that in the latter section other evolutionary mechanisms (like hybridization and probably polyploidization) are employed in speciation rather than clear geographical isolation within sect. *Oreiprason*.

**Acknowledgments.** The first author highly appreciates the collaborative financial support by DAAD and Moscow State University (Vladimir-Vernadskij-Forschungsstipendien und -aufenthalte 2013 & 2014 supervised by the second author).

# ONTOGENY, VARIATION AND EVOLUTION OF INFLORESCENCE STRUCTURE IN SOME MEMBERS OF TRIBE FABEAE (FABOIDEAE: FABACEAE)

---

A. A. Sinjushin, A. S. Belyakova

## Introduction

There are two possible ways to investigate evolutionary tendencies in inflorescence ontogeny, viz. to analyze inflorescence variation in a group of related taxa and to uncover genetic mechanisms underlying the inflorescence development with usage of mutation analysis. If consider all inflorescence variation as subdivided into simple and compound, one may conclude that genetic control of ontogeny of simple inflorescences is discovered more precisely. This success is achieved during more than two decades of studies on two model plant species, *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) and *Antirrhinum majus* (Plantaginaceae). Ontogeny of the compound inflorescences is yet to be studied in details, and to date the most suitable models of such studies are members of Fabaceae. A garden pea (*Pisum sativum*) comprises the most traditional and finely studied legume species. Numerous genes disturbing its compound inflorescence ontogeny are known (Singer et al., 1999).

A garden pea is phylogenetically nested within a large clade including numerous species of the species-rich vetchling genus (*Lathyrus*) together with a monotypic genus *Vavilovia*, all three belonging to Fabeae tribe (Schaefer et al., 2012). Most representatives of this tribe are characterized with a so-called heterothetic double raceme (see Weberling, 1989). Flowers are borne on a racemose stalk either in axils of bracts or without them. The stalks themselves are subtended with frondose leaves on a main indeterminate shoot.

Our work was aimed at investigation of natural variation of inflorescence structure in two genera which are the most closely related to pea — *Lathyrus* and *Vavilovia*. The herbarium specimens (species listed in: Schaefer et al., 2012) of *Lathyrus*, *Pisum* and *Vavilovia* were used for morphological examination and for making the digital photo images for further measuring. Some living material was also examined, viz. species inhabiting the territory

of the Skadovskii Zvenigorod Biological Station of Moscow State University (Western Moscow region, Russia; N 36.725°, E 55.698°) and species from living collection of the Genetics Dept. of Lomonosov Moscow State University. We analyzed some macromorphological traits (floral size measured as calyx width, flower number per axillary raceme, and distance from leaf axil to the basement of the first flower of an axillary raceme) and also conducted scanning electron microscopy (SEM) of developing multiflorous inflorescences of *Vicia cracca*. Some statistic analysis was carried out using the STATISTICA 8.0 (StatSoft) software.

### Results and discussion

Most of studied species of *Lathyrus–Pisum–Vavilovia* clade possess the same structural plan. The axis of an axillary raceme normally produces no terminal flower but ends with a short stub covered with trichomes. The racemes are either bractless (*Pisum*, *Vavilovia*, *L. sativus*), or bear bracts of different morphology. This feature was not scored precisely in studied material but we may conclude that bracts, if present, are small, persistent, lanceolate or filiform, rarely collar-like (*L. spathulatus*). Among studied species, only *L. maritimus* produces large green bracts which become smaller in an acropetal direction. The first flower of the axillary raceme is usually opposed to a raceme-subtending leaf which is in its turn shifted to one (ventral) side of a stem (see below). The only exception in raceme symmetry which we observed is *L. crassipes*. Structures resembling the axillary racemes of this species are frequent in fasciated mutants of pea where they result from longitudinal fusion of two racemes in axils of connivent leaves (see Sinjushin, 2013).

In oroboid vetches, *Vicia unijuga* and *Orobus nervosus* (or only in analyzed specimens), the axillary racemes are compound themselves and produce both flowers and many-flowered racemes in bract axils. Repjev et al. (1999) proposed that oroboid species of Fabae comprise the most primitive group within the tribe, so «compound» or «branching» axillary racemes were interpreted as the plesiomorphic feature of all faboid legumes. If accept this hypothesis, all other species of Fabae having simple axillary racemes represent the derived, reduced habit. However, some cases are known when mutations cause increase of order of inflorescence branching in legumes (Hirsch et al., 2002).

SEM analysis of inflorescence ontogeny in *V. cracca* uncovered that leaves and axillary buds are initiated on the shoot apical meristem (SAM) following distichous pattern only during the vegetative phase. In a floral

zone, a shoot loses its symmetry, so leaves are initiated more on one (ventral) side of a plane while the primordia of axillary racemes are somewhat extruded to another (dorsal) side. The order of flower initiation along the axillary raceme is also remarkable. Flowers arise in modified spirals. The first flower is more or less opposed to subtending leaf; a similar tendency is observed in the axillary vegetative shoots where the first leaf is also opposed to a subtending phyllome. The positions of both the first flower and the first leaf seem to follow the same pattern. Flowers are initiated only on abaxial side. Except this, the axillary racemes differ in chirality. Angle between subsequent flowers in a parastichy comprises  $+27.3 \pm 4.8^\circ$  (counterclockwise; mean  $\pm$  standard deviation). In the next node, this angle would comprise  $-27.3 \pm 4.8^\circ$  (clockwise), i.e. a torsion alternates on subsequent nodes (pendulum symmetry). One may propose that anthotaxis in the axillary racemes was initially distichous or spiral. Pendulum symmetry transformed these two variants into biserial (as in *V. faba* (Sinjushin, 2013)) or multirow, as in *V. cracca*.

Among studied quantitative parameters, the length between a node and the first flower on an axillary raceme appeared the most plausible within a specimen, with coefficient of variation (CV) in some cases exceeding 100%. A length of an axillary raceme seems to possess a kind of developmental dynamics, every raceme being shorter than the preceding one. Oppositely, the most stable parameter is a flower size: in most specimens its CV did not exceed 10%. As for the number of flowers per raceme, this feature also appeared variable with CV not exceeding 50%. Only for single- or two-flowered racemes the CV of this character comprised 0%. The correlations between studied parameters were found to be weak. The most robust correlation ( $r = 0.41$ ;  $p < 0.05$ ) was discovered between flower size and distance from node to the pedicel of the first flower. A weaker correlation ( $r = 0.38$ ;  $p < 0.05$ ) exhibited flower number and stalk length. The only observed species with large flowers in multiflorous racemes and very short raceme stalks was *L. splendens*. Correlation between flower size and flower number in a raceme is insignificant ( $r = -0.01$ ;  $p > 0.05$ ).

If consider the phylogeny of *Lathyrus–Pisum–Vavilovia* clade (sensu Schaeffer et al., 2012), the single-flowered (or, more generally, few-flowered) racemes are mostly confined to the early-diverging (in relation to *Lathyrus*) mostly Mediterranean annual subclades including *L. clymenum–L. neurolobus* group sister to the whole *Lathyrus* clade. The single-flowered racemes are found almost exclusively in annual species of *Lathyrus*.

Sometimes uniflorous racemes were found in species not belonging to these subclades, but these species are annuals nested within a clade of perennials (*L. pusillus*, *L. inconspicuus*, *L. hygrophilus*, *L. sphaericus*). However, perennials like *V. formosa* and *L. torreyi* may also produce single-flowered axillary racemes. A recent phylogenetic study (Schaefer et al., 2012) provided an unexpected finding that an annual life form is basal for the whole tribe. Another feature of the «annual syndrome» in Fabaeae (at least in *Lathyrus*) is a single- or few-flowered inflorescence. Seemingly, basic trend of inflorescence evolution within this group is not a reduction but an increase of flower number.

## References

Hirsch A. M., Krupp R. S., Lin Y., Wang S. S., Yang W., Tucker S. C. Inflorescence and flower development in wild-type and *sid* mutant *Melilotus alba*, white sweetclover // Can. J. Bot. 2002. Vol. 80. P. 732–740.

Repjev S. I., Stankevich A. K., Leokene L. V., Rybnikova V. A., Petrova M. V., Benken I. I., Tarlakovskaya A. M., Lukina N. I., Chmeleva Z. V., Zolotov S. V., Golyshkin L. V., Polivanova T. A. Vetch // Cultural flora. T. 4. Pt. 2. St. Petersburg: N. I. Vavilov Research Institute of Plant Industry, 1999. — 492 p.

Schaefer H., Hechenleitner P., Santos-Guerra A., de Sequeira M. M., Pennington R. T., Kenicer G., Carine M. A. Systematics, biogeography, and character evolution of the legume tribe Fabaeae with special focus on the middle-Atlantic island lineages // BMC Evol. Biol. 2012. Vol. 12. P. 250.

Singer S., Sollinger J., Maki S., Fishbach J., Short B., Reinke C., Fick J., Cox L., McCall A., Mullen H. Inflorescence architecture: a developmental genetics approach // Bot. Rev. 1999. Vol. 65. P. 385–410.

Sinjushin A. A. *Finis coronat axem*: terminal inflorescences in tribe Fabaeae (Fabaceae: Faboideae) // Wulfenia. 2013. Vol. 20. P. 55–72.

Weberling F. Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the Leguminosae // Mon. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1989. Vol. 29. P. 35–58.



## DIVERSITY OF CARPOLOGICAL CHARACTERS AND DIVERGENCE IN AMARANTHACEAE

---

A. P. Sukhorukov, M. V. Nilova

Amaranthaceae s.str. is one of largest families within Caryophyllales (ca. 700 sp.) distributed in the Tropics and is the sister clade to Chenopodiaceae (Kadereit et al., 2003). Concerning the fruit and seed anatomy, the Amaranthaceae are still poorly investigated. The fruit anatomy is known in the closely related genera *Amaranthus* and *Chamissoa* only. Costea et al. (2001) discovered in some *Amaranthus* a 4–8-layered pericarp consisting of unlignified cells. In *Chamissoa*, the pericarp is composed of both epidermal parenchyma and sclerenchymatic mesocarp (Oyama et al., 2010). The seed coat is reported to be thick (Butnik, Zhapakova, 1993). Paradoxically, none of these descriptions represents the main carpological structure in Amaranthaceae.

The groups in the family are named according to Mueller & Borsch (2005) whose circumscription is generally confirmed by recent studies (Sage et al., 2007; Ogunidipe, Chase, 2009). The basal grades of Amaranthaceae include subfam. Polycnemoideae (Masson, Kadereit, 2013) and the genera *Bosea* and *Charpentiera*.

**Polycnemoideae** was only recently transferred from the Chenopodiaceae to the Amaranthaceae (Kadereit et al., 2003; Sage et al., 2007) and consists of 4 small genera (Masson, Kadereit, 2013) with a distinct range pattern. *Polycnemonum* and *Hemichroa* are investigated here, and many traits (pericarp outlines, pericarp adherence to the seed coat, etc.) are found to be different. Both genera, however, have a homocellular parenchymatous pericarp and black seeds with more or less hard testa with stalactites in the outer cell wall. A peculiarity is noted in *H. pentandra*, where one seed margin is keeled and the other is rounded.

*Bosea* is a genus of three shrubby species with a small and disjunctive range pattern: *B. amherstiana* occurs in NW Himalaya, while *B. cypria* and *B. yervamora* are both in the Mediterranean area. Despite the isolated distribution of each species, there are no differences in their carpological characters. The fruits are red-coloured berries with a multilayered pericarp which consists of (1) a one-layered outer epidermis, (2) a robust parenchyma

that accounts for the fruit's fleshiness, (3) U-shaped cells with fine crystalliferous content, and (4) an inner epidermis. Despite the fact that there are apparently no data about the endozoochory of *Bosea* fruits (Meikle, 1985; Townsend, 1993), they should be well-adapted to bird dispersal due to an attractive pericarp colour and a hard seedcoat testa of 30–100  $\mu\text{m}$  which protects the embryo. The embryo in the seed is mostly curved, but it can be almost straight in *B. yervamora*.

The observed zonality of the pericarp structure is the main pericarp type in Amaranthaceae. Only a few details distinguish the pericarp of *Bosea* from the majority of the other representatives of the family: a thick subepidermal parenchyma that is coloured as an adaptation to endozoochorous dispersal, and a robust seed coat. Together with other data (Bramwell, 1976; Kull, Kuehn, 1978), the carpological results clearly confirm the similarity of *Bosea* to Amaranthaceae and not to Anacardiaceae as proposed by Kunkel (1975).

**Charpentiera.** Eight tree-like species are locally distributed in Polynesia (Sohmer, 1972). Two species are investigated here and found to have a dry, thin pericarp of 4–5 layers (*C. obovata*) or many layers (6–10 layers in *C. australis*), but with the same topography as in *Bosea*. The seeds have a crustaceous testa (50–60  $\mu\text{m}$ ) with stalactites in the outer cell walls and compressed protoplast. The embryo is sometimes underdeveloped (Sohmer, 1973; present investigation).

«**Amaranthoids**» (*Amaranthus*, *Chamissoa*, *Pleuropterantha*). In general, all three genera have similar pericarp structures which only differ in details. The core genus *Amaranthus* often possesses a pericarp with an alveolate or rough surface, with the mesocarp having radially elongated, parenchymatous cells located in 3–8 layers and often with large intercellular spaces (Costea et al., 2001). The pericarp of *Chamissoa altissima* also consists of several (4–6) layers that are tightly packed but without any intercellular cavities. In contrast to a previous investigation (Oyama et al., 2010), we found that this sclerenchymatic layer located above the inner (often crushed) pericarp epidermis consists of large U-shaped cells having a fine crystalliferous content. The mesocarp of *Pleuropterantha revoilii* is distinguished by the sclerenchymatic layer with equally thickened (O-shaped) cells with monocystals. The monocystals are not found in *Amaranthus* or *Chamissoa*.

The seeds mostly have a thick, crustaceous testa with vertical stalactites in the outer cell walls (*Amaranthus*, *Chamissoa*). In some *Amaranthus*, the evident structural heterospermy is evolved with predominating one of two

(dark or yellow) seed types; the latter ones lacking stalactites. *Pleuropterantha* is distinguished by the thin, almost equal seed coat layers without stalactites in the testa cells.

«**Achyranthoids**» (*Achyranthes*, *Centemopsis*, *Cyphocarpa*, *Mechowia*, *Cyathula*, *Pandiaka*, *Sericocomopsis*, *Sericostachys*, *Pupalia* have been studied). The pericarp structure is that of the main pericarp type of Amaranthaceae (parenchymatous exocarp, subepidermal parenchyma facultatively present when the pericarp layers are more than two, crystalliferous layer with U-shaped walls and fine content or several small prismatic crystals, and easily visible inner epidermis). Rarely, the U-shaped cells are substituted by cells with completely sclerified walls and several rhombic crystallites (*Mechowia*), or the pericarp is homocellular. The seed coat is mostly thin and the thickness of the testa is twice that of the tegmen, or the two layers are equally thick. The testa of *Pupalia lappacea* is exceptional in that it is thick, black, and crustaceous.

**Aervoids** (*Aerva*, *Ptilotus*). Both genera investigated correspond to Achyranthoids in their pericarp structure, but in *Aerva*, the seed coat is thicker, 12–25  $\mu\text{m}$ , with stripe-like protoplast and stalactites in the outer cell walls.

**Gomphrenoideae** (*Gomphrena*, *Blutaparon*, *Froelichia*, *Alternanthera*, *Tidestromia* and *Pseudoplantago* are studied here). The fruit and seed coat structure of almost all these genera is similar to that of the Achyranthoids and consists of 2–3, or rarely many (*Froelichia gracilis*) layers. The crystalliferous layer in the pericarp is mostly represented by cells with always thickened walls with rhombic monocrystals in the cell content, or which may rarely be fine crystals (*Blutaparon*). The U-shaped cells with fine crystalliferous content are found in *Tidestromia oblongifolia*. The seed coat does not differ from almost all Achyranthoids, except in *Pupalia*.

**Celosieae** (*Celosia*, *Hermbsaetdia*, *Deeringia*, *Pleuropetalum*). This group is distinguished by dehiscent fruit containing 2–8 seeds inserted basally. The one-seeded fruits are mentioned only in some *Celosia* (Schinz, 1893), but they are not an exception to the rule and have been occasionally found in the present study in *Hermbsaetdia glauca* and *Deeringia amaranthoides*. The pericarp of *Celosia*, *Hermbsaetdia* and *Deeringia* is also divided into four topographical zones, as in *Bosea*. Both species of *Deeringia* investigated (Asian *D. amaranthoides* and Madagascan *D. mirabilis*) have the same fruit and seed anatomy that can be used as an additional character to include the latter species within *Deeringia* as part of Celosieae–Amaranthaceae as proposed by Applequist & Pratt (2005). The

seed resembles *Amaranthus* in having a thick testa with stalactites in its outer cell walls.

### **Chenopodiaceae–Amaranthaceae alliance: carpological similarities and differences**

A close relationship between the two families was suggested after the discovery of the special form of the sieve-element plastids (Behnke, 1976), and some similarities in the pollen morphology (Nowicke, Skvarla, 1979; Borsch, 1998). The two families also share many carpological features. The special resemblance in the simple parenchymatous pericarp and seeds with hard testa containing stalactites applies to the Chenopodioideae and *Amaranthus* species as well as the pericarp topography in Salsoloideae (Sukhorukov, 2008) and the majority of Amaranthaceae (inner epidermis, parenchyma, cells with crystalliferous content, and inner epidermis). It is of interest that, in both families, the complicated pericarp histology has evolved in the upper part of the fruit, while its structure in the lower half comprises homocellular thin-walled cells.

In contrast to Amaranthaceae s.str., the solitary prismatic crystals in the U-shaped cells of the pericarp were found in Chenopodiaceae only in *Fadenia zygophylloides*. No cells with equally thickened walls (O-shaped cells) with prismatic crystals inside have so far been found in the pericarp of Chenopodiaceae. Such monocrystals are especially common in the pericarp of Amaranthaceae–Gomphrenoideae, but they seem to be rare in the vegetative organs of Amaranthaceae (Metcalf, Chalk, 1950), or else the crystals are deposited in the form of sand (Bramwell, 1976). This feature is also characteristic of the pericarp of *Pleuropterantha*, which was originally included among the Chenopodiaceae (Franchet, 1882 sub Salsolaceae), as well as of the enigmatic Chinese genus *Baolia* (Kung et al., 1978).

The second difference between the two families concerns the diverse spatial embryo position in the seeds. The emergence of the horizontally oriented embryo in many Chenopodiaceae groups is found neither in the Amaranthaceae nor in all the other one-seeded core Caryophyllales. Some groups of Chenopodiaceae can also be distinguished by the spatial heterospermy in the partial inflorescences which evolved mixed horizontal and vertical embryo positions within one individual (Iljin, 1936; Sukhorukov, Zhang, 2013).

The investigation was carried out with the support of the grant of the Russian Foundation for Basic Research (project 14–04–00136-a).

# MOLECULAR PHYLOGENY OF *ATRAPHAXIS* (POLYGONEAE, POLYGONACEAE) BASED ON ITS AND *TRNL-F* DATA

---

O. V. Yurtseva, O. I. Kuznetsova,  
V. K. Bobrova, A. V. Troitsky

*Atraphaxis* L. comprises ca. 30 species distributed from South-Eastern Europe and North-Eastern Africa eastward to Eastern Siberia, China and Mongolia with the majority of the species in South-West Asia, Central Asia, and China. They are xeromorphic shrubs with pseudoterminal or lateral thyrses, alternate leaves, nodes with ochrea, trigonous or lenticular achenes, perianth with 4–5 tepals, 6–8 stamens. Apart from the two sections *Atraphaxis* and *Tragopyrum* (M. Bieb.) Meissn. traditionally recognized by taxonomists, Lovelius (1979) described monotypic section *Physopyrum* (Popov) Lovelius. Several species attributed before to the genus *Polygonum* on the basis of perianth morphology entered the clade *Atraphaxis* according to ITS 1–2 data (Yurtseva et al., 2010; Schuster 2011), and demonstrated similarity in pollen morphology to *Atraphaxis* (Yurtseva et al., 2014), so taxonomy of *Atraphaxis* needs a revision. The study presents phylogenetic analysis of 27 species of the genus *Atraphaxis* and 5 shrubby species of *Polygonum* using ITS 1–2 nrDNA and *trnL-F* cpDNA sequence data.

Maximum likelihood (ML) analysis was performed for 161 ITS 1–2 nrDNA sequences and 110 *trnL-F* cpDNA sequences of *Atraphaxis*, and the members of outgroup including *Fallopia*, *Reynoutria*, *Muehlenbeckia*, *Duma*, *Polygonum*, and *Polygonella*. In ML trees constructed using ITS and *trnL-F* data, *Duma* is the nearest genus to *Atraphaxis*, the clade *Atraphaxis* includes several shrubby species of *Polygonum* (*A. ariana* (Grigorj.) T. M. Schust. et Reveal, *A. atraphaxiformis* (Botsch.) T. M. Schust. et Reveal, and *A. toktogulica* (Lazkov) T. M. Schust. et Reveal). *Atraphaxis ovczinnikovii* (Chukav.) O. V. Yurtseva takes sister position to the rest species of the clade *Atraphaxis* and might be recognized as a genus *Ovczinnikovia* (Chukav.) O. V. Yurtseva gen. nov.

In ML tree constructed using chloroplast marker, accessions *A. suaedifolia*, *A. atraphaxiformis* 41, *A. tortuosa*, *A. jrtyshensis*, *A. bracteata*, and *A. ariana* branched out consecutively in the clade

*Atraphaxis*. *Atraphaxis seravschanica* diverged early in ML tree based on ITS data, but in chloroplast phylogeny entered a clade of shrubs from Central Asia Mountains (CAM-shrubs). The latter includes *A. kopetdaghensis*, *A. seravschanica*, *A. billardierei*, *A. laetevirens*, *A. pyrifolia*, *A. mushketowi*, and putative hybrids *A. virgata* and *A. frutescens*. Within CAM-clade the accession *A atraphaxiformis* 43 is grouping with *A.kopetdaghensis* which served a maternal plant for the hybrid accession. *Atraphaxis angustifolia* and *A. manshurica* are located at the base of CAP-clade, combining the taxa distributed mainly in Central Asia plains. Within CAP-clade *A. toktogulica* form a subclade with *A. frutescens* and putative hybrids *A. decipiens* and *A. virgata*. *Atraphaxis pungens* and *A. gubanovii* O. V. Yurtseva sp. nov. form two subclades branched out next. A group of morphologically distant taxa including *A. teretifolia* (section *Physopyrum*), *A. caucasica*, *A. badghysi*, and *A. rodinii* (section *Tragopyrum*) is sister to a subclade including *A. spinosa*, *A. compacta*, *A. replicata*, and *A. karataviensis* (section *Atraphaxis*).

In ML tree constructed using ITS sequences five accessions *A. seravschanica* early diverged in the clade *Atraphaxis* are allopolyploids of unknown shrubby *Polygonum* species, similar to *A. atraphaxiformis* and served a donor of ITS region, and a member of CAM-clade, served a maternal plant for these accessions *A. seravschanica*. The rest taxa formed clades 1–3. Clade 1 includes CAM-shrubs (*A. kopetdagensis*, *A. laetevirens*, *A. pyrifolia*, *A. muschketowi*, *A. billardierei*), putative hybrids *A. virgata* and *A. decipiens*, *A. suaedifolia*, *A. bracteata*, *A. manshurica*, *A. caucasica* (all from the section *Tragopyrum*), *A. teretifolia* (section *Physopyrum*) and *A. spinosa* (section *Atraphaxis*). Clade 2 partly corresponds to CAP-clade in ML-tree based on chloroplast marker. It includes former *Polygonum* species *A. tortuosa* and *A. atraphaxiformis*, all accessions *A. frutescens*, putative hybrids *A. frutescens* × *A. spinosa* (*A. replicata*, *A. karataviensis*, *A. compacta*, allopolyploid *A. spinosa*) attributed to the section *Atraphaxis*, as well allopolyploids *A. frutescens* × *A. billardierei* × *A. badghysi* (= *A. rodinii*), allopolyploids × *A. angustifolia* and × *A. grandiflora*. Clade 3 includes *A. badghysi* and former *Polygonum* species *A. toktogulica* and *A. ariana*.

In ML tree based on chloroplast marker, the species formerly placed to *Polygonum* on the basis of perianth morphology take position at the base of the common clade *Atraphaxis* (*A. tortuosa*, *A. atraphaxiformis*, *A. ariana*), at the base of the CAM-clade (*A. atraphaxiformis*), and at the base of

CAP-clade (*A. toktogulica*). They might be considered as the taxa retained morphological characteristics of ancestral species of the genus *Atraphaxis*. In ML tree based on nuclear marker, *A. atraphaxiformis* and *A. tortuosa* take basal position in the common clade *Atraphaxis*, whereas *A. toktogulica* and *A. ariana* enter a separate Clade 3.

Among the clades or subclades of ML tree based on chloroplast marker, only one of subclades corresponds to the section *Atraphaxis*. In ML tree based on ITS data, no one of clades corresponds to the sections recognized by taxonomists in the genus *Atraphaxis*.

The most of species demonstrate low variability of ITS 1–2 region, while intragenomic variability of ITS in some taxa is equal or exceeds intraspecific or interspecific variability. That does not allow to delimitate the taxa within the clades 1 and 2. The members of clades 1 and 2 differ in 10–15 positions, what is comparable to (or exceeds) the level of differences between well distinguishable morphological species. With that, some taxa (*A. bracteata*, *A. billardierei*, *A. decipiens*, *A. pungens*, *A. spinosa*, *A. virgata*) demonstrated high intragenomic polymorphism (polytomy) of ITS region, their accessions or cloned sequences being distributed among the clades 1 and 2.

The analysis of nucleotide polymorphism of ITS 1–2 and *trnL-F* regions and incongruence of phylogenetic reconstructions based on nuclear and chloroplast markers gave additional information on the origin of some species in the genus *Atraphaxis*.

High intragenomic variability of ITS region in *A. tortuosa* and similarity of some cloned or uncloned ITS sequences to ITS of *A. atraphaxiformis*, *A. toktogulica*, and *A. kopetdaghensis* 19 might be a result of incomplete outsourcing of lineages between *A. atraphaxiformis*, *A. tortuosa* and *A. toktogulica*, or an evidence of ancient intraspecific hybridization.

*Atraphaxis ariana* and *A. badghysi* from Badghyz are very different in *trnL-F* region but closer in ITS regions, differing in 3–4 nucleotide sites, so *A. ariana* might be a donor of ITS region for *A. badghysi*. *Atraphaxis rodini* shared *trnL-F* region with *A. badghysi* and ITS region with *A. billardierei* (Iran) and *A. frutescens*, might be an allohexaploid. Two accessions *A. billardierei* shared *trnL* region and differed in ITS region, demonstrate hybrid nature of one of accessions.

*Atraphaxis kopetdaghensis* shared *trnL-F* region with *A. atraphaxiformis* 43 is a maternal plant for the latter being a hybrid of *A. kopetdaghensis* and any *Polygonum* species. *Atraphaxis seravschanica* possesses at least two

variants of *trnL-F* region, the first one shared with *A. frutescens* 49 and *A. virgata* 103, and the second one shared with *A. pyrifolia*, *A. muschketowi*, *A. laetevirens*. Five accessions *A. seravschanica* represent two variants of ITS region and are located at the base of the clade *Atraphaxis*. They represent two different allopolyploids originated through hybridization of two *Polygonum* species served donors of ITS, and two CAM-shrubs served maternal plants for them. The largest pollen grains 40–44 µm with 4–6 ectoapertures confirm polyploid nature of these accessions deserved status of two new species.

The majority accessions *A. replicata*, *A. karataviensis*, *A. compacta* shared *trnL-F* region with *A. spinosa* and grouping with *A. frutescens* in the Clade 2 in nrDNA tree are allopolyploids of diploid *A. spinosa* and diploid *A. frutescens*.

*Atraphaxis decipiens* might be an artificial taxon combining cretaceous ecotypes of *A. frutescens* or *A. spinosa* and hybrids of *A. frutescens* and any of CAM-shrubs, presumably *A. seravschanica*.

No one accession *A. bracteata* included in the analysis corresponds to the type specimen *A. bracteata* (LE!), combining morphological characteristics of different taxa. The accessions *A. bracteata* 32 (with the clones), 106 (with the clones), 119, 120, 127, 128, and *A. pungens* 59 have recombinant ITS 1–2 region combining ITS1 of Clade 1 and ITS2 of *A. frutescens* from Clade 2. The accessions *A. bracteata* 32 and 127 have variant *trnL-F* close to *A. bracteata* JQ009283. The accessions *A. bracteata* 119, 120 have another variant of *trnL-F*, original morphology and represent a different taxon *A. gubanovii* O.V. Yurtseva. The accessions 128 and 106 have the third variant *trnL-F*, recombinant ITS region with additional changes, original morphology and represent a different taxon *A. mongolensis* O.V. Yurtseva, close to *A. pungens*. The accession *A. pungens* 59 has original variant *trnL-F* close to *A. frutescens*, recombinant ITS, original morphology, so represents a different species *A. grubovii* O.V. Yurtseva. The accession *A. bractetata* 43 has *trnL-F* region of *A. mongolensis*, ITS region of CAM-shrubs from Clade 1 with some ITS fragments of *A. frutescens*, so it is an interclade hybrid.

The accession *A. bracteata* 50 is close to *A. pungens* in *trnL-F* region. Its cloned ITS sequences are distributed among the clades 1 and 2 of ML tree. They are nested among accessions *A. kopetdaghensis* 133, *A. spinosa* 141, and *A. muschketowi* in the clade 1, and among accessions *A. frutescens* and the hybrids in the clade 2. Thus, the accession *A. bracteata* 50 is



allopolyploid with *A. pungens* and *A. frutescens* as the most probable parents.

The accessions *A. virgata* 143 and 144 shared *trnL-F* region with *A. frutescens*, and received ITS region from CAM-shrubs of Clade 1 (*A. virgata* 144) and *A. frutescens* from Clade 2 (*A. virgata* 143). The accession *A. virgata* 103 shared *trnL-F* region with *A. seravschanica* 58 and 140, possesses cloned ITS sequences of CAM-shrubs from Clade 1 and recombinant uncloned ITS sequence combining ITS1 of clade 1 and ITS2 of *A. frutescens*. Thus, *A. virgata* 103 is an interclade hybrid between *A. seravschanica* Pavlov s.l. and *A. frutescens*.

We are extremely grateful to Dr. E. V. Mavrodiev (Department of Biology, University of Florida, Gainesville, FL 32611, USA) for helpful assistance and advice. The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project № 11–04–01300-a) and Russian Science Foundation (project № 14–50–00029).

## References

- Lovelius O. L. Synopsis generis *Atraphaxis* L. (Polygonaceae) // Novitates systematicae plantarum vascularium (Novosti Sist. Vyssh. Rast.). 1978. Leningrad: Nauka, 1979. Vol. 15. P. 114–128. [in Russian]
- Schuster T. M., Reveal J. L., Kron K. A. Phylogeny of Polygoneae (Polygonaceae: Polygonoideae) // Taxon. 2011. Vol. 60 № 6. P. 1653–1666.
- Yurtseva O. V., Severova E. E., Bovina I. Yu. Pollen morphology and taxonomy of *Atraphaxis* (Polygoneae, Polygonaceae) // Plant Syst. Evol. 2014. Vol. 300. № 4. P. 749–766.
- Yurtseva O. V., Troitsky A. V., Bobrova V. K., Voylokova V. N. On taxonomical revision of *Polygonum* L. s.str. (Polygonaceae): phylogenetic and morphological data // Bot. Zhurn. 2010. Vol. 95. № 2. P. 226–247. [in Russian, Eng. summary]

## NEW DATA ON THE EXINE ULTRASTRUCTURE OF FOSSIL CYCADS

*N. Zavalova, J.H.A. van Konijnenburg-van Cittert*

New data on the pollen morphology and ultrastructure of fossil cycads were obtained. Our light and electron microscopical study of *Androstrobus manis* from the Jurassic of Yorkshire revealed boat-shaped pollen grains of *Cycadopites*-type, with a distinct sulcus and a minutely perforated surface. The exine is two-layered, with a more electron-dense endexine. The tectum is underlain by an infratectum without a distinct boundary between these sublayers. The ultrastructure of the infratectum can be understood only in numerous sections. The infratectum is alveolate, with numerous, irregularly distributed circular alveolae in the majority of the sections (Fig. 1).

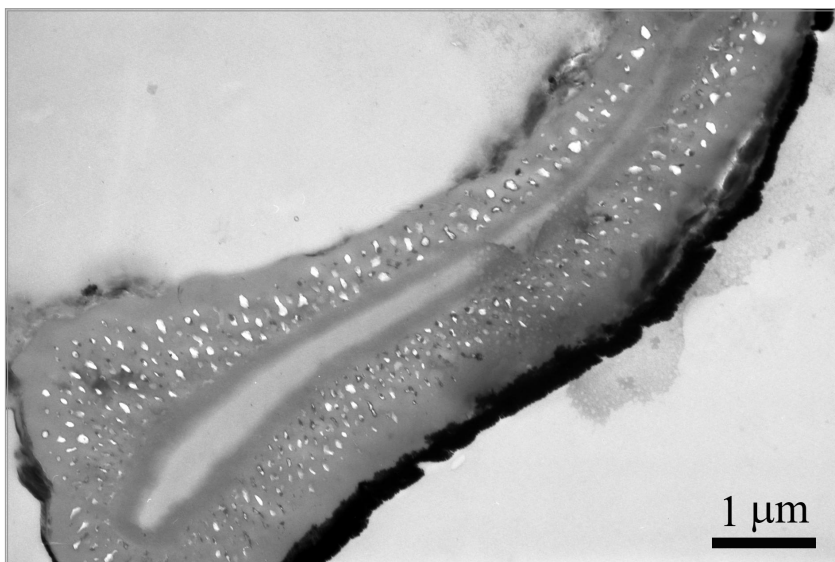


Figure 1. Ultrathin section of the exine of *Androstrobus manis* in a non-apertural region, note numerous circular alveolae. The endexine is slightly more electron-dense than the ectexine. Metal coating for SEM appears as a black contour

Occasionally, circular alveolae are organized in two or three rows. Even more rarely, elongated alveolae are arranged perpendicular to the surface of the exine (Fig. 2). Such a variable ectexine appearance has been described long ago in many modern cycads and was explained by not strictly perpendicular orientation of pollen coats towards the plane of the sections (e.g., Meyer, 1977). Distally, the exine becomes thinner at the expense of the ectexine. The alveolae disappear, and the ectexine becomes thin and homogeneous (Fig. 2). Only the endexine covers the floor of the aperture.

The new data are interesting in the context of what we already know about pollen of fossil and extant cycads. Pollen grains of *Androstrombus manis* possess an unequivocal sulcus unlike pollen grains of *Cycandra profusa* (Tekleva et al., 2007), *A. prisma* (Zavialova, van Konijnenburg-van Cittert, 2012), and, supposedly, *A. patagonicus*, which lack a definite aperture, and similarly to some other fossil species of *Androstrombus* (Hill, 1990; Archangelsky, Villar de Seoane, 2004) as well as to all modern cycads, which are characterized by a developed distal aperture (sulcus or a large pore). The exine surface transpierced with minute perforations is typically cycadalean. In general, pollen grains of all studied cycads are characterized by one type of the exine ultrastructure: the tectum is thin in comparison to the infratectum in all fossil members and in the majority of extant members; and the infratectum is formed by narrow elongated alveolae which are situated perpendicular to the surface of the exine. Basing on our previous data and available data of other authors, we believed that extinct cycads had an alveolate ectexine that easily suffered from secondary changes. The pollen grains commonly show an alternation of alveolate and homogeneous regions in the exine with predominance of homogeneous regions. The exines look homogeneous in most sections, but at places narrow alveolae are discernable, being arranged in one row and situated perpendicular to the surface (Zavialova, van Konijnenburg-van Cittert, 2012). Our new data show that it is not always the case: pollen grains of *Androstrombus manis* have a well-preserved ultrastructure, which demonstrates significant similarities to some modern cycads, e.g. *Zamia floridana* (Meyer, 1977).

Currently available data on fossil cycads show a striking stability of the exine ultrastructure in this group: variants of the exine ultrastructure known in modern cycads existed as early as in the Jurassic.

The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research, project no. 13–04–00624.



Figure 2. Composite image of the exine of *Androctrobus manis*. Proximal and distal faces are pressed to each other (distal face is to the right of the figure). Proximally, the alveolae are circular; distally, they are elongated. The ectexine becomes thin and homogeneous towards the aperture.

## References

- Archangelsky S., Villar de Seoane L.* Cycadean diversity in the Cretaceous of Patagonia, Argentina. Three new *Androstrobos* species from the Baquero Group // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2004. Vol. 131. P. 1–28.
- Hill C. R.* Ultrastructure of *in situ* fossil cycad pollen from the English Jurassic, with a description of the male cone *Androstrobos balmei* sp. nov. // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1990. Vol. 65. P. 165–173.
- Meyer N. R.* Comparative morphological studies of the development and ultrastructure in the sporoderm of gymnosperms and primitive angiosperms. Professor thesis. Komarov Botanical Institute, Academy of Sciences of USSR. Leningrad. 1977. — 360 pp. 179 plates. [In Russian]
- Tekleva M. V., Polevova S. V., Zavalova N. E.* On some peculiarities of sporoderm structure in members of the Cycadales and Ginkgoales // *Palaeontol. J.* 2007. Vol. 41. P. 1162–1178.
- Zavalova N. van Konijnenburg-van Cittert J. H. A.* Exine ultrastructure of *in situ* pollen of cycadalean *Androstrobos prisma* Thomas et Harris 1960 from the Jurassic of England // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2012. Vol. 173. P. 15–22.

*Научное издание*

ХIII МОСКОВСКОЕ СОВЕЩАНИЕ  
ПО ФИЛОГЕНИИ РАСТЕНИЙ  
50 ЛЕТ БЕЗ К.И. МЕЙЕРА

*Материалы международной конференции  
(2–6 февраля 2015 г., Москва)*

Редактор: *А.К. Тимонин*

Подготовка оригинал-макета:  
*Издательство «МАКС Пресс»*  
Главный редактор: *Е.М. Бугачева*  
Компьютерная верстка: *Е.П. Крынина*  
Дизайн обложки: *Е.П. Крынина*

Подписано в печать 19.01.2015 г.  
Формат 60x90 1/16. Усл.печ.л. 23,5. Тираж 200 экз. Изд. № 005.  
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 №.