

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Московский педагогический государственный университет»



МАТЕРИАЛЫ X МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ,
ПОСВЯЩЕННОЙ ПАМЯТИ ИВАНА ГРИГОРЬЕВИЧА
И ТАТЬЯНЫ ИВАНОВНЫ СЕРЕБРЯКОВЫХ

г. Москва 27–30 ноября 2019 г.



ТОМ 3

М П Г У

Москва 2019

УДК
ББК
С

Редакционная коллегия: д.б.н., проф. В.П. Викторов (отв. редактор),
д.б.н., проф. В.Н. Годин, к.б.н., доц. Н.Г. Куранова,
к.б.н., доц. С.К. Пятунина.

С Материалы X Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых, г.Москва, 27–30 ноября 2019 г. Том 3 / под общ. ред. В. П. Викторова. – Москва : МПГУ, 2019. – 215 с.

ISBN

Большая часть статей написана в рамках основных направлений школы Серебряковых. Кроме этого, отдельные материалы отражают новые тенденции в развитии анатомии и морфологии растений, применение биоморфологических признаков в систематике, популяционной биологии, а также посвящены вопросам школьного и вузовского ботанического образования.

УДК
ББК

ISBN

Зворыкина К.В., Елагин И.Н. Приуроченность ранней и поздней форм дуба к элементам рельефа // Изв. Всесоюз. географического общества. 1965. Т. 97. Вып. 3. С. 287–290.

Лукьянец В.Б. Внутривидовая изменчивость дуба черешчатого в Центральной лесостепи. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1979. 216 с.

Рубцов В.В., Рубцова Н.Н. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом. М.: Наука, 1984. 184 с.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф, 2008. 302 с.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Реакция лесных насекомых-филлофагов на современное изменение климата // Лесоведение. 2019. № 5. С. 375–384.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Исследование фенологических форм дуба черешчатого // Лесоведение. 2016. № 6. С. 466–475.

Both C., van Asch M., Bijlsma R.G., van den Burg A.B., Visser M.E. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? // J. Anim. Ecol. 2009. V. 78. P. 73–83.

УДК 573:581.4

СОВРЕМЕННАЯ БИОМОРФОЛОГИЯ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНЕТИКА ВЫСШИХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ: ЕСТЬ ЛИ ТОЧКИ СОПРИКОСНОВЕНИЯ?

И.А. Савинов

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

Аннотация: Рассмотрена возможность интерпретации биоморфологических признаков в контексте данных молекулярной филогенетики на примере представителей порядка Celastrales, а также некоторых других групп высших сосудистых растений.

Ключевые слова: биоморфология, молекулярная филогенетика, жизненные формы, архитектурные модели, модели побегообразования, Celastrales.

MODERN BIOMORPHOLOGY AND MOLECULAR PHYLOGENETICS OF HIGHER VASCULAR PLANTS: IS THERE A POINT OF CONTACT?

I.A. Savinov

*Moscow State University of Food Production, Moscow, Russia,
e-mail: savinovia@mail.ru*

Summary: The possibility of interpreting biomorphological characters in the context of molecular phylogenetics data is considered using the example of representatives of the order Celastrales, as well as some other groups of higher vascular plants.

Keywords: biomorphology, molecular phylogenetics, life forms, architectural models, models of shoot formation, Celastrales.

Современная биоморфология как учение о жизненных формах организмов (иначе – экологическая морфология) имеет давнюю историю, но основные ее подходы и принципы сложились благодаря работе целой плеяды отечественных специалистов, в первую очередь, ботаников и зоологов, в 40-90-х гг. XX века. Особенно велика здесь заслуга школы И.Г. и Т.И. Серебряковых. Несмотря на известную экологическую пластичность и изменчивость жизненной формы, отражающей рост и развитие растения в конкретных условиях среды, можно говорить об определенной таксономической значимости ее признаков, поскольку ритмы сезонного развития растений и формирование побеговых систем тесно связаны с внутренними, наследственными факторами, включая закономерности морфогенеза (Серебряков, 1948, 1949, 1966; Хохряков, 1975; Недолужко, 1997). Скрупулезный биоморфологический анализ (признаки конструкции тела) представителей таксона дает много значимых признаков для филогенетической систематики (Хохряков, 1975).

Молекулярная филогенетика, использующая большой массив накопленных данных по нуклеотидным последовательностям ДНК и основанная на кладистической методологии, – активно развивается последние 25-30 лет. Она революционизировала многие прежние представления об объеме и родственных связях большинства семейств покрытосеменных, а также других групп высших растений. Среди таких таксонов оказался и порядок Celastrales. В настоящее время основная задача для специалистов – выявление корреляций (и противоречий) между морфологическими и молекулярными признаками, включая признаки жизненных форм; взаимное тестирование рабочих гипотез, созданных на основании анализа двух массивов данных.

Основное ограничение сегодняшнего дня заключается в том, что известна лишь малая часть генома растений. Например, для порядка Celastrales это число равно 7 ядерных и пластидных генов. Необходимы дальнейшие молекулярно-генетические исследования для прояснения слабых мест таксономических гипотез, основанных только на морфологических признаках, с целью построения систем таксонов, более

полно отражающих их эволюцию. Наш оптимизм о перспективах такого синтеза основан, очевидно, на системной иерархии живого организма: ведь анализируемые гены, безусловно, принадлежат ему также, как и структурные признаки. Многие специалисты высказываются за необходимость дальнейшего накопления и сопоставления разных массивов данных, поскольку цель систематики состоит не в «облегчении» работы специалиста, а в достижении большей «естественности» (Пименов, 2007). При этом важна экспертная оценка (Соколов, 2007).

Возможность нахождения точек соприкосновения проиллюстрирована ниже главным образом на примере представителей порядка Celastrales. Объем таксона принят здесь на основании молекулярно-филогенетических данных (APG IV). Используются классические подходы при изучении и описании жизненных форм (Серебряков, 1962), а также архитектурных моделей («моделей побегообразования») (Hallé et al., 1978; Серебрякова, 1981). Учитывались следующие признаки: тип жизненной формы (1), ориентация побеговых систем в пространстве и направление их роста (ортотропные и плагиотропные) (2), функциональная специализация побегов (3), продолжительность жизни листьев (4), расположение почек (5).

В одних случаях признаки жизненной формы характеризуют род, в других – близкие виды. Так, целое подсемейство Hippocrateoideae характеризуется преобладанием жизненной формы деревянистой лианы (хотя важно учитывать, что лианы сформировались в ходе эволюции бересклетовых, по меньшей мере, еще четырежды: в роде *Tripterygium* подсемейства Tripterygioideae, в родах *Euonymus*, *Monimopetalum* и *Celastrus* подсемейства Celastroideae), а в трибе Lophopetaleae встречаются исключительно высокоствольные тропические деревья (которые также формируются в других группах бересклетовых: родах *Euonymus*, *Bhesa*). Итак, конвергенция и параллелизм – обычные явления в ходе эволюции жизненных форм бересклетовых и должны учитываться при проведении таксономической и филогенетической работы.

В семействе Celastraceae (включая род *Brexia*), представленном исключительно древесными жизненными формами, были выделены следующие типы побеговых систем: 1) поликарпические полициклические с моноподиальным или акросимподиальным нарастанием и интеркалярными либо псевдотерминальными соцветиями; по положению побегов в пространстве здесь можно различать: а) ортотропные, б) плагиотропные и в) смешанные побеги; по ритму развития – силлептические и пролептические побеги; 2) монокарпические моно- и дициклические, соцветия терминальные (вечнозеленые виды рода *Celastrus*); 3) монокарпические моноциклические –

однажды цветущие, с симподиальным нарастанием и терминальными соцветиями; они бывают удлинёнными либо укороченными (*Tripterygium*, *Mortonia*, некоторые виды *Celastrus*). Соцветия всегда с базипетальным распусканием цветков. Характерно образование многочисленных спящих почек.

Для некоторых видов Celastraceae были выявлены следующие архитектурные модели: Rauh, Attims, Champagnat, Mangenot, гипотетически – также модели Scarrone, Stone.

Аксиллярные комплексы, столь характерные для многих Celastrales, представляют собой систему псевдоколлатеральных почек и характерны для многих представителей порядка (*Euonymus*, *Celastrus* и *Tripterygium*, *Salacia*, *Sarawakodendron*, *Brexia*, и многие другие). Существенным признаком является способность почек к внутripочечному ветвлению. Сериальные комплексы берескетоцветных можно рассматривать в качестве побегов обогащения, возникающих силлептически либо пролептически на материнском побеге и дающих преимущества при освоении пространства и цветении. Элементы таких сериальных комплексов отличаются структурно и функционально: из почки I порядка обычно развивается крупный вегетативный побег (нередко брахибласты, несущие колючки побегового происхождения), а из группы дочерних почек II порядка – крайне специализированные типы соцветий (как в родах *Salacia*, *Sarawakodendron*, *Brexia*). Они представляют собой продукт дифференциации исходной пазушной системы побегов.

Представители рода *Parnassia* – мезофитные коротко-корневищные многолетние травянистые растения, характеризуются **розеточной моноподиальной моделью** побегообразования. Крупные одиночные цветки образуются на верхушке генеративного побега с единственным стеблеобъемлющим листом. Сами генеративные побеги формируются на корневище в пазухах чешуевидных листьев и являются монокарпическими и моноциклическими. Белозор обладает вегетативной подвижностью за счет формирования дочерних укореняющихся побегов в пазухах чешуевидных листьев главного корневища. Представители подсемейства Stackhousioideae – ксерофитные одно- или многолетние корневищные травы (возможно, с частичным одревеснением побегов), характеризуются **полурозеточной симподиальной моделью** побегообразования. Многоцветковые тирсоидные или кистевидные соцветия (с серией брактеей; распускание цветков акропетальное) формируются на верхушке корневища или оси из главной меристемы и являются монокарпическими и моноциклическими. Возобновление роста у многолетников осуществляется за счет дочерних

побегов, образующихся в пазухах чешуевидных листьев материнского корневища.

Соотношение ортотропных и плагиотропных побегов в побеговой системе целого растения у представителей семейства Celastraceae меняется по ходу онтогенеза в зависимости от условий среды; при этом может происходить смена их функций, главными из которых являются обеспечение вегетативной подвижности и формирование соцветий и цветков. Это характеризует поливариантность жизненных форм и дает возможность перестраивать побеговую систему в резко меняющихся условиях. Так, если принять в качестве **гипотетического типа для всего таксона**

«немногоствольное кустовидное дерево» («полудерево») со слабой выраженной зоной кущения (только 2-3 главных ствола) и моноподиальным нарастанием скелетных осей, то в силу пластичности и мобильности жизненных форм можно представить себе схему преобразования такой системы побегообразования в *Parnassia*-тип, с одной стороны, и *Stackhousioideae*-тип, с другой, поскольку существует возможность перехода от моноподиального типа к симподиальному и от удлинённых побегов к укороченным (полурозеточным и розеточным), с редукцией числа осей и сменой их ориентации в пространстве. Дополнительно в случае подсемейства *Stackhousioideae* должна была произойти смена базипетального распускания цветков на акропетальный; а в случае рода *Parnassia* – редукция числа цветков до одного. В семействе *Lepidobotryaceae* наблюдаются специфические пазушные малоцветковые (часто даже одноцветковые) соцветия на брахибластах. При этом легко увидеть, что структурно-функциональное разнообразие побеговых систем представителей *Celastraceae* довольно велико и включает варианты, наподобие описанных у *Parnassia* и *Stackhousioideae*.

Подобные черты можно выявить при анализе жизненных форм и архитектурных моделей среди других групп цветковых растений (например, в семействе жимолостных), а также у голосеменных и высших споровых. При этом крайне своеобразный и специфический внешний облик отдельных представителей, например, плаунов, хвощей (ныне – группа в составе папоротниковидных), уховниковых папоротников, хорошо согласуется с недавними данными по последовательностям ДНК, а также палеоботаническими материалами (Тимонин, Филин, 2009; Тимонин и др., 2009).

Литература

Недолужко В.А. Древесные растения: Проблема эволюции жизненных форм. Владивосток: Дальнаука, 1997. 120 с.

Пименов М.Г. Молекулярные данные: облегчают ли они работу в систематике растений? // Мат-лы конф. по морфологии и систематике растений, посвящ. 300-летию со дня рожд. К. Линнея. М.: КМК, 2007. С.43–45.

Серебряков И.Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений I // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53, вып. 2. С. 49–66.

Серебряков И.Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений II // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1949. Т. 54, вып. 1. С. 47–62.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Серебряков И.Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений (к истории вопроса) // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 7. С. 923–938.

Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 161–179.

Соколов Д.Д. Экспертная оценка как основа филогенетической систематики // Материалы конф. по морфологии и систематике растений, посвящ. 300-летию со дня рожд. Карла Линнея. М.: КМК, 2007. С. 45–47.

Тимонин А.К., Филин В.Р. Ботаника: в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений: учебник для студ. высш. учеб. заведений. В 2 кн. Книга 1. М.: Академия, 2009. 320 с.

Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А.Б. Ботаника: в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений: учебник для студ. высш. учеб. заведений. В 2 кн. Книга 2. М.: Академия, 2009. 352 с.

Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Сиб. отд. изд-ва «Наука», 1975. 202 с.

APG IV (2016).

https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%B8%D1%81%D1%82%D0%B5%D0%BC%D0%B0_APG_IV

Hallé F., Oldeman R., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin etc., Springer, 1978. 441 p.