

Структурно-морфологические особенности однолетних астрагалов (*Astragalus* L., Fabaceae) в свете мейеновской мерономии

А.К. Сытин¹, А.Г. Хмарик², Д.Д. Сластунов³

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
astragalus@mail.ru

²Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,
кафедра ботаники и дендрологии, 194021 Санкт-Петербург, Институтский пер., 5
hag1989@gmail.com

³ООО «Таксон», 194021 Санкт-Петербург, Институтский пер., 5
slastunov@gmail.com

Типологическая концепция С.В. Мейена (мероно-таксономический анализ) перспективна для эволюционной таксономии: она типологически формализует закономерности трансформации признака или органа, подчиняющихся общим физическим законам морфогенеза, и определяет спектр существующего в природе разнообразия гомологичных признаков. Задача систематика — понять, каким образом реализуется пространство биологически вероятных состояний в конкретных биоморфах и таксонах разного уровня. Заметим, что представители семейства бобовых (Fabaceae), избранные модельными объектами исследования отечественными морфологами — Л.Е. Гатцук [1994], изучавшей типологию конструктивных особенностей сходства соцветий астрагалов, разработанную Т.В. Кузнецовой [1987], и М.В. Марковым [2012], занимавшимся биологией малолетних растений, оказались результативными для ряда оригинальных гипотез. Однолетние виды, относящиеся к родам *Trigonella* L., *Medicago* L., *Hippocrepis* L., чрезвычайно интересны для целей сравнительной морфологии: ряд их фенетических признаков, имеющих альтернативные, дискретные проявления, усиливающие существенные признаки родовой специализации, нередко приобретают аберрантные, почти гротескные формы.

Особенностью рода *Astragalus* L. является большое количество видов и ограниченное число направлений специализации: среди астрагалов нет ни водных растений, ни деревьев, ни лиан. Вместе с тем, в таксонах разного ранга можно обнаружить сходные по направлению преобразования одни и те же морфологические структуры, составляющие ряды параллельной изменчивости. Попытка применения типологической модели

мейеновской мерономии для астрагалов показала, что, наряду с анализом меронов и рефренов, одним из ключевых становится поиск точки (области) схождения или пересечения рефренов, где стадии морфогенеза листовой пластинки астрагалов можно интерпретировать как анцестральные и специализированные структуры в филогении рода [Сытин, 1996].

Однолетние астрагалы представляют небольшую группу (86 видов) огромного рода *Astragalus* (2398 видов по [Podlech et al., 2013]); иными словами, они составляют 3,6% этого таксономического разнообразия. Важно, что из 20 секций однолетних астрагалов наиболее крупная — *Sesamei* De Candolle насчитывает 25 видов, тогда как большую часть (12) составляют монотипные секции. Эта таксономическая дискретность упрощает выбор диагностических признаков, но создает порой трудноразрешимую задачу реконструкции филогенетических связей между секциями. Вместе с тем протяженность ареала большинства видов свидетельствует об устойчивости и адаптации организмов к своеобразным и экстремальным условиям. Эта ситуация позволила предложить концепцию модусов эволюционной стратегии в роде *Astragalus* [Сытин, 1994, 2009], в которой градуальному характеру эволюции многолетних растений противопоставлялся квантированный характер эволюции однолетних, протекающий быстрыми темпами. Этот взрывообразный процесс порождает аберрантные морфологические формы, имеющие дисперсию такой амплитуды, что обособление ряда видов в особые монотипные секции кажется уже не вполне адекватной таксономической мерой и провоцирует на описание моно- или олиготипных родов.

Общими свойствами однолетних астрагалов, характеризующими их как биоморфологическую группу монокарпических трав, являются:

1) краткий цикл онтогенеза, определяемый периодом сезонного развития сообществ эфемеров пустынь, благодаря весенним дождям, нерегулярным в условиях экстрааридного климата;

2) исключительно семенное размножение – вегетативное возобновление отсутствует;

3) диплоидный набор хромосом ($2n=16$), определяющий лабильность механизмов наследственности;

4) отсутствие специализации вегетативных органов: побеги удлиненные, часто лежащие (розеточные побеги отсутствуют даже в ювенильной фазе онтогенеза); терминальная часть листочка, как правило, выемчатая;

5) переход к автогамии в генеративной сфере: цветки в основном мелкие, самоопыляющиеся, венчики бледно окрашенные (беловатые или бледно-фиолетовые, желтоватые только у *A. contortuplicatus* L., представляющего монотипную секцию *Cycloglottis* Bunge).

6) специализация плода: форма бобов весьма разнообразна в связи со способами распространения.

Форма и строение боба положены в основу секционного деления А.Бунге [Bunge, 1868, 1869], позднее Д.Подলেখом [Podlech, 1991] были пересмотрены система и состав секций однолетних астрагалов. Напомним, что именно структурное разнообразие плода вызывало неоднократные попытки разделения однолетних астрагалов на самостоятельные роды: *Thlaspidium* (Lipsky) Rassulova – бобы, окаймленные зубчатой перепонкой; *Dipelta* Regel et Schmalhausen – бобы, сростающиеся швами, попарно покрыты короткими и длинными волосками; *Severzovia* Regel et Schmalhausen – трехгранные бобы с

гребнями, покрытыми зубчатыми выростами и щетинками.

Эти уникальные структурно-морфологические новообразования, возможно, оказались адаптивно значимыми в расселении растений (ветром у двух из первых названных родов и животными у последнего). Зоохория как фактор распространения, по-видимому, способствовала увеличению размеров ареалов *A. commixtus* Bunge и *A. stalinskyi* Šyrgaev (оба вида из секции *Ankylotus* Bunge, имеют серповидные бобы с крючковидным носиком). Однако данное селективное преимущество не объясняет происхождения признаков, отсутствующих в других секциях рода.

Проблема дифференциации групп однолетних астрагалов, вероятно, разрешима с позиций понятия «транзитивного полиморфизма» [Мейен, 1978, 1992], применимого к таксонам надвидового уровня. Новообразования этих признаков в роде *Astragalus* не уникальны для других родов бобовых. Экстремальные условия среды стимулируют их реализацию из глубины генетической памяти, и таким образом филогенез обнаруживает преемственность на надродовом уровне.

При решении задач классификации и ранжирования признаков, необходимым для целей диагностики и составления многоходовых определительных ключей, ни в коем случае нельзя смешивать цели изучения структуры разнообразия и механизмы, это разнообразие порождающие. Оценка таксономической значимости признака должна быть основана на понимании его природы в интегральной целостности живого организма.

Работа выполнена в рамках проекта №15-04-06981 «Компьютерный анализ фенетических признаков однолетних астрагалов. Программное моделирование определительных ключей», осуществляемого при финансовой поддержке РФФИ.

Литература

Гатцук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макро-морфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. – М.: Прометей, 1994. – С. 18, 19.

Кузнецова Т.В. О типах сходства в ботанической морфологии // 5 Всесоюзная школа по теоретической морфологии растений. – Львов, 1987. – С. 50–55.

Марков М.В. Популяционная биология растений. – М.: КМК, 2012. – 387 с.

Мейен С.В. Морфология проптеридофитов («псилофитов») // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83. – Вып. 2. – С. 96–107.

Мейен С.В. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. – М.: Наука, 1992. – 176 с.

Сытин А.К. Ценогическая и аценогическая эволюция астрагалов // Успехи экологической морфологии растений. – М., 1994. – С. 135–138.

Сытин А.К. Типологические подходы к изучению филогении рода *Astragalus* L. // IX Московское совещание по филогении растений. – М., 1996. – С. 135, 136.

Сытин А.К. Астрагалы (*Astragalus* L., Fabaceae) Восточной Европы и Кавказа: систематика, география, эволюция. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – СПб., 2009. – 48 с.

Bunge A. Astragali Species Gerontogaeae. P. 1 // Mém. Acad. Imp. Sci. Saint Pétersb. – 1868. – Т. 11(16). – P. 1–140.

Bunge A. Astragali Species Gerontogaeae. P. 2 // Loc. cit. – 1869. – Т. 15(1). – P. 1–254.

Podlech D. The systematic of annual species of the genus *Astragalus* L. (Leguminosae) // Flora et Vegetatio Mundi. – 1991. – Vol. 9. – P. 1–18.

Podlech D., Zarre Sh., Ekici M., Maassoumi A.A., Sytin A. A taxonomic revision of the genus *Astragalus* L. (Leguminosae) in the Old World. Vol. 1–3. – Wien, 2013. – 2439 pp.