

СИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ



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

МОСКВА
2017

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

Кафедра высших растений биологического факультета
Секция ботаники Московского общества испытателей природы

Систематика и эволюционная морфология растений

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

31 января – 3 февраля 2017 г.



МОСКВА — 2017

УДК 573:581
ББК 28.0:28.5
С40

Редакционная коллегия:

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

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

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

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

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

УДК 573:581
ББК 28.0:28.5

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

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

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

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

ISBN 978-5-317-05467-0

© Авторы, 2017

**Возникновение естественных гибридов
между тетраплоидными видами *Chenopodium acerifolium*
и *C. strictum* s. l. (Chenopodiaceae) и их идентификация**

Т.А. Федорова¹, С.Л. Мосякин², Г.И. Карлов³

¹ *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва*

torreya@mail.ru

² *Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев*

³ *Российский государственный аграрный университет – Московская
сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева, Москва*

**The origin of natural hybrids between *Chenopodium*
acerifolium and *C. strictum* s. l. (Chenopodiaceae)
and their identification**

T.A. Feodorova, S.L. Mosyakin, G.I. Karlov

Огромный морфологический полиморфизм видов рода *Chenopodium* L. s.str. время от времени порождает попытки описывать новые гибридогенные виды без достаточных на то оснований и генетических доказательств. Основанием для этого служило якобы наличие довольно свободной гибридизации между многими видами. Действительно, в этом роде немногочисленные диплоидные виды обычно имеют хорошо детерминированный морфологический облик. Число тетраплоидных видов также невелико, но они уже явно более полиморфны, чем диплоиды. Наибольшее число описанных видов являются гексаплоидами, которые и проявляют наибольший морфологический полиморфизм. С другой стороны, недавние попытки получения гибридов *Chenopodium* в искусственных условиях и поиск спонтанных гибридов в природе не увенчались успехом, вследствие чего некоторые авторы (Mandák et al., 2012) пришли к выводу о крайней редкости возникающих ныне гибридов, хотя важнейшая роль гибридизации в эволюции полиплоидных комплексов в этом роде не отрицается (например, Krak et al., 2016). Для выяснения этого парадокса целесообразно предпринять специальные исследования на модельных популяциях, в которых по морфологическим признакам и по критерию совместного произрастания предполагается наличие спонтанных гибридов.

Была предпринята попытка исследовать цитогенетику и филогенетические отношения видов *Chenopodium*, распространенных на острове Труханов, расположенном на Днепре в административных границах г. Киева (Украина), методами цитогенетического и молеку-

лярно-филогенетического анализов. Виды, произрастающие на острове, в какой-то мере изолированы от остальных видов этого рода, встречающихся в регионе, что улучшает модель для изучения. Кроме того, именно с Труханова острова или прилежащих островов Днепра был описан вид *C. acerifolium* Andr. (Andrzejowski, 1862; Dvořák, 1987). Изученные образцы собраны 24–25 сентября 2015 г. (сборы и наблюдения проводились также в августе – сентябре 2015 и 2016 гг.) в северо-западной части Труханова острова, на приречных аллювиальных песках (типичные местообитания *C. acerifolium*) и прилежащих рудерально-песчаных участках, где преобладали морфотипы из цикла *C. strictum* Roth s. l.

Из семян 9 образцов (9 отдельных растений) были выращены растения. Потомство образцов 1 и 8 имело по два морфологических типа. Образцы 1, 2, 3 были определены морфологически как *C. acerifolium*. Образцы 4, 5 и 6 были предварительно определены как *C. strictum* s. l., хотя они морфологически различались, а образцы 7, 8 и 9 – как предположительно гибридные. С 11 образцов (плюс два морфологических типа 1 и 8-го образцов) были взяты корни, которые использовались для кариологического анализа, в результате которого было установлено их число хромосом. Вероятно, растения, полученные их семян образцов 1 и 8, представленные двумя морфологическими типами, являются результатом гибридизации или расщепления в F₂. Образцы 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9 – тетраплоиды с 2n=36. Образец 4 – гексаплоид и имеет набор хромосом 2n=54. Образцы 4, 5 и 6 отличаются друг от друга морфологически.

Молекулярно-филогенетический анализ на основании сравнения участков ITS1,2 ядерной рибосомальной ДНК показал идентичность последовательностей **родительских** образцов 1, 2, 3, 7 и их кластеризацию с гексаплоидом, определенным как *C. jenssejense* Aellen et Pijñ (Северодвинск, Белое море). Эта клада является сестринской по отношению к кладе, которая включает образцы 4, 6 и образцы из других регионов, определенные как *C. album* L. и *C. strictum*. Последовательности ITS1,2 ядерной рибосомальной ДНК всех образцов этой клады идентичны. Образцы 1, 2, 3, 7, определяемые как *C. acerifolium*, отличаются от образцов 4 и 6, определяемых как *C. album* и *C. strictum*, 4 нуклеотидами в последовательностях участков ITS1,2 ядерной рибосомальной ДНК. Образцы 8 и 9 имеют четыре полиморфных локуса, в которых присутствуют два типа нуклеотидов обоих предполагаемых родительских видов – *C. acerifolium* и *C. strictum* s. l. (табл. 1).

**Варьирующие позиции нуклеотидных последовательностей
потенциальных родительских видов и их гибридов**

Номер позиции в выравнивании	(<i>C. × kioviense</i> nom. provis.)	<i>C. acerifolium</i>	<i>C. strictum</i> <i>s. l.</i>
431	G+C=S	G	C
443	T+C=Y	T	C
565	T+C=Y	C	T
617	A+G=R	A	G

На хроматограммах сиквенсов высота двух пиков в одной позиции одинакова. Отсюда следует, что образцы 8 и 9 являются спонтанными гибридами *C. acerifolium* и *C. strictum s. l.* и, очевидно, новым гибридным таксоном. Один из авторов ранее по сборам и наблюдениям из Киева указывал на наличие таких гибридов (Мосякин, 1996, 2012) и обозначил их в гербарии KW под предварительным названием *C. × kioviense* nom. provis. На филогенетическом дереве изученные нами гибриды локализуются в кладе с *C. acerifolium*.

Молекулярно-филогенетический анализ на основании сравнения участков ITS1,2 ядерной рибосомальной ДНК **растений, выращенных из семян**, показал идентичность последовательностей образцов 1а, 2, 3, 7 и их идентичность с родительскими образцами *C. acerifolium*, кроме образца 1б, который и морфологически и генетически является *C. strictum*. Образцы 4, 5 и 6 морфологически и генетически соответствуют родительским. Образец 8а морфологически и генетически является *C. acerifolium*.

Для более определенных выводов необходимо изучить типовой материал *C. acerifolium*, поскольку, по предварительным данным (В. Kolano, устное сообщение) в Польше по берегам Вислы (и, очевидно, в Прибалтике) распространен близкий к *C. acerifolium* диплоид *C. klinggraeffii* Aellen (= *C. hastatum* (C. Klinggr.) Murr, nom. illeg.), а на севере России по побережью Белого моря и Северной Двины и в Сибири по побережьям рек распространен морфологически сходный и генетически близкий гексаплоидный вид (локализуется в кладе с *C. acerifolium*). Ранее он обычно определялся как *C. jensisejense*, но теперь, после лектотипификации этого названия образцом из родства *C. karoi* (Murr) Aellen (Uotila, Lomonosova, 2016), планируется нами к описанию под новым видовым названием. Распространение этих восточноевропейских и сибирских видов нуждается в уточнении, так как их часто отождествляют с *C. acerifolium* (Uotila, Lomonosova, 2016) или не выделяют из *C. album* aggr. Типовой материал всех этих таксонов также нуждается в дополнительном изучении.

Пока не ясно, что следует считать настоящим *C. strictum*. Сохранившийся типовый образец (лектотип) представляет собой небольшой фрагмент растения из Индии, с минимальным набором доступных для изучения морфологических признаков (Dvořák, 1989). До публикации П. Эллена (Aellen 1927) большинство европейских растений из рода *C. strictum* обычно определялись как *C. striatum* (Krašan) Murr, но приоритетным для них, как и утверждал М.М. Ильин (Ильїн, 1952), очевидно, является название *C. betaceum* Andr. (Andrzejowski, 1862). Кроме того, в этот тетраплоидный комплекс входят и другие таксоны (*C. striatiforme* Murr, *C. novopokrovskyanum* (Aellen) Uotila и др.: см. Мосякин, 1996, 2012), в том числе, очевидно, и еще не описанные.

Те образцы, которые мы изучали под условным названием *C. strictum*, хорошо обособлены от *C. acerifolium* как морфологически, так и генетически не менее чем четырьмя заменами в ITS2. Большой морфологический полиморфизм гибридов объясняется тем, что они могут иметь морфологию одного из родителей в F1, расщепляться по морфологии в F2, а также быть результатом обратного скрещивания с одним из родителей. Так, число вариантов расщеплений в F2 описывается формулой $(\frac{3}{4} + \frac{1}{4})^n$, где n – плоидность. Причем при гетерозиготности гибридов более чем по одной паре аллелей, число комбинаций в F2 увеличивается.

Таким образом, в результате анализа нуклеотидных последовательностей участка ITS1 – 5,8S – ITS2 nrDNA нами было достоверно подтверждено наличие недавно возникших спонтанных гибридов *C. acerifolium* и *C. strictum* (*C. ×kioviense* nom. provis.) с Труханова острова на Днепре. Эти результаты подтверждают утверждения (Мосякин, 1996, 2012) о гибридизации упомянутых видов, а также точку зрения о довольно широком распространении современной гибридизации в природе между видами *Chenopodium* с одинаковым уровнем плоидности.

Исследования первого автора по анализу последовательностей ITS проведены в рамках госзадания МГУ имени М.В.Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

Литература

Ильїн М.М. Родина Лободові – Chenopodiaceae // Флора УРСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1952. Т. 4. С. 276–313.

Мосякин С.Л. *Chenopodium* L. // Флора Восточной Европы. СПб: Мир и семья-95, 1996. Т. 9. С. 27–44.

Мосякин С.Л. *Chenopodium* L. // Конспект флоры Восточной Европы. СПб.; М.: Т-во научн. изданий КМК, 2012. Т. 1. С. 280–286.

Aellen P. *Chenopodium strictum* Roth (1821), ein Älterer Name für *Chenopodium striatum* (Kraš.) Murr (1896) // Magyar Bot. Lapok. 1927 (publ. 1929). Vol. 26. S. 105–107.

Andrzejowski A. Enumerationis plantarum sponte in Gubernio Podolico et locis adjacentibus crescentium (Continuatio) [Продолжение исчисления растений Подольской губернии и смежных с нею мест] // Унив. изв. (Киев). 1862. № 7. С. 94–142.

Dvořák F. Study of *Chenopodium acerifolium* Andrz. and *Ch. missouriense* Aellen // Feddes Repert. 1987. Vol. 98 (11-12). P. 561–582.

Dvořák F. Study on *Chenopodium strictum* agg. // Feddes Repert. 1989. Vol. 100 (5–6). P. 197–234.

Krak K., Vít P., Belyayev A., Douda J., Hreusová L., Mandák B. Allopolyploid origin of *Chenopodium album* s. str. (Chenopodiaceae): A molecular and cytogenetic insight // PLoS ONE. 2016. Vol. 11 (8). e0161063. doi: 10.1371/journal.pone.0161063.

Mandák B, Trávníček P, Paštová L, Kořínková D. Is hybridization involved in the evolution of the *Chenopodium album* aggregate? An analysis based on chromosome counts and genome size estimation // Flora. 2012. Vol. 207. P. 530–540.

Uotila P., Lomonosova M.N. Taxonomic circumscription and synonymy of *Chenopodium karoï* and *C. acerifolium* (Chenopodiaceae) // Ann. Bot. Fennici. 2016. Vol. 53 (3–4). P. 223–237.

Научное издание

СИСТЕМАТИКА
И ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ
РАСТЕНИЙ

*Материалы конференции,
посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова
(31 января – 3 февраля 2017 г., Москва)*

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

Материалы конференции
доступны на сайте msu-botany.ru

Подготовка оригинал-макета:
Издательство «МАКС Пресс»
Главный редактор: *Е.М. Бугачева*
Компьютерная верстка: *Н.С. Давыдова*
Дизайн обложки: *В.В. Кононов*

Подписано в печать 10.01.2017 г.
Формат 60х90 1/16. Усл.печ.л. 31[+0,5]. Тираж 150 экз. Изд. № 003.

Издательство ООО «МАКС Пресс»
Лицензия ИД N 00510 от 01.12.99 г.
119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы, МГУ им. М.В. Ломоносова,
2-й учебный корпус, 527 к.
Тел. 8(495)939-3890/91. Тел./Факс 8(495)939-3891.

Отпечатано в ППП «Типография «Наука»
121099, Москва, Шубинский пер., 6.
Заказ №.