Сибирский экологический журнал, 3 (2020) 310–321

УДК 582.736
DOI 10.15372/SEJ20200305

Об архитектурных моделях однолетних астрагалов (*Astragalus* L., Fabaceae)

А. К. СЫТИН, Л. В. РЯЗАНОВА, Д. Д. СЛАСТУНОВ

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2
E-mail: andrey.sytin.bin@gmail.com

Статья поступила 30.12.2019

После доработки 09.01.2020

Принята к печати 13.01.2020

АННОТАЦИЯ

Проблема изучения биоморфологического и таксономического разнообразия – одна из актуальных задач современной биологии. В статье приводятся результаты по архитектуре однолетних *Astragalus*. Проанализированы жизненные формы 33 видов, произрастающих в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. С помощью структурного подхода выявлен ряд устойчивых состояний, понимаемых нами как звенья процесса морфогенеза. Установлено, что анцестральный тип однолетних *Astragalus* (удлиненный цветонос, несущий вытянутую ось соцветия, которая модифицируется в направлении редукции осевых структур: укорочения цветоноса, сокращения междоузлий соцветия и длины цветоножек до полностью сидячих, "звездообразно" собранных агломераций плодов – диаспор, способствующих распространению семян) – один из специализированных модусов эволюции репродуктивных органов однолетних *Astragalus*. Выявлено, что различия в соотношениях вегетативных и генеративных побегов указывают на четыре варианта архитектурных моделей однолетних *Astragalus*: 1) долихобластоботрическая (dolichoblastus dolichobotrys); 2) брахибластоботрическая (brachyblastus brachybotrys); 3) синтетоботрическая (hemirhodacoblastus synthetobotrys); 4) астерокарпоботрическая (chamaeblastus asterocarpobotrys). Предположено, что последовательность типологически различимых обособленных биоморфологических категорий может быть истолкована в филогенетическом аспекте как вектор прогрессивного развития от анцестральных форм к возрастанию специализации и возникновению специфических структурных признаков. Значительная часть изученных видов относится к первой (долихобластоботрической) архитектурной модели. Эта модель, с наиболее примитивными признаками удлиненных моноподиальных вегетативных побегов и соцветий, парадоксально включает и ряд монотипных секций, таксономически выделяемых по признакам крайне специализированных типов плодоношений и экстравагантным аберрациям поверхности плодов. Результаты показали, что этот диссонанс эволюционной корреляции соответствует закономерности, подтверждающей концепцию мозаичной эволюции, и принципу гетеробатмии (эволюционной разновозрастности признаков).

Ключевые слова: однолетние астрагалы, архитектурные модели, эволюционная морфология, адаптация, таксономия.

Однолетние монокарпические травы, широко распространенные в пустынях Северного полушария Земли, – чрезвычайно интересный объект для изучения закономерностей адаптивной эволюции. В гипотезе трансформации осевых органов покрытосеменных растений от древесных к травянистым они представляются наиболее специализированной,

© Сытин А. К., Рязанова Л. В., Сластунов Д. Д., 2020

терминальной группой [Тахтаджян, 1964]. Приспособительная стратегия этих растений – эфемеров и терофитов – определяется сокращением жизненного цикла и ускорением темпов репродуктивного процесса. Оба вектора составляют адаптивный модус, позволяющий организму эффективно использовать краткий период благоприятных экологических условий в засушливом аридном климате.

Однолетние астрагалы составляют небольшую часть (около 90 видов) наиболее крупного (2500–3000 видов) среди цветковых растений рода *Astragalus* L. Старого Света и несколько меньшим числом однолетних видов, обитающих в Северной Америке. Занимаясь изучением систематики однолетних астрагалов (ОА), мы встретились с рядом неясных моментов в области их биологии и экологии. Сравнительный анализ фенетических признаков и критическая ревизия их таксономической значимости определили целесообразность рассмотрения вегетативной и репродуктивной сферы растений в совокупности, как органическую целостность. Выяснилось, что ритмы онтогенеза однолетних астрагалов и специализация функциональной организации структурных элементов соцветий, а также число, размеры и расположение на оси соцветий плодов образуют устойчивые коррелятивные связи. Повторяющиеся в разных таксонах типологические паттерны мы рассматриваем как архитектурные модели жизненных форм ОА. Соцветия однолетних астрагалов рацемозные (ботрические), моноподиальные, брактеозные кисти. Этот конструктивно однообразный морфологический тип, тем не менее, подвержен пластичным трансформациям и, в сочетании с вариантами формы, длины и расположения бобов, а также особенностями структуры перикарпа, создает функциональное разнообразие способов распространения семян – важнейшей стратегии сохранения и расселения видов.

Цель исследования – разработка подхода формализации биологического разнообразия однолетних астрагалов биоморфологическими методами и сопоставление полученных результатов с таксономическими и филогенетическими методами. Задачей исследования стало выявление устойчивых типов жизненных форм однолетних растений, соответствующих понятию “архитектурная модель” в традициях морфологической школы И.Г. и Т. И. Серебряковых [Серебрякова, 1971, 1983, 1987].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами изучены 33 вида ОА с территории бывшего СССР. Большинство их относится к эфемерам-монокарпикам, обитающим в аридных областях Средней Азии, Закавказья и Крыма. Эта группа достаточно полиморфна и таксономически представлена рядом олигомонотипных секций, объем, состав и филогенетические связи которых остаются дискуссионными. Основу методологического подхода составляет представление о растении как целостном организме, морфологические элементы которого характеризует “динамическая согласованность и функциональная гармония” [Беклемишев, 1994, с. 53]. Тело растения является биологической системой, образованной сочетанием закономерно и регулярно повторяющихся взаимосвязанных и взаимозависимых структурных элементов – метамеров [Шафранова, Гатцук, 1994]. В представлении о ритмах и формах побегообразования мы следуем положениям, разработанным Т. И. Серебряковой [1977] и ее школой. Для изучения биоморфологии соцветий однолетних астрагалов наиболее целесообразным представлялся структурный подход, утвержденный основополагающими работами Вильгельма Тролля, в частности, его концепции синфлоресценции [Troll, 1957, 1964]. В представлении о соцветии и побеговой системе как морфодинамической целостности мы придерживаемся методических положений, разработанных Т. В. Кузнецовой [Кузнецова и др., 1992], впоследствии дополненной А. К. Тимониным [Кузнецова, Тимонин, 2017]. Этот подход предполагает строгое определение значений признаков и ограничения конструктивных элементов побеговых систем, а также комбинаторного распределения их в пространстве логических возможностей. Понятие об архитектурных моделях (АМ) растений, введеное в классических работах по изучению тропических деревьев [Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978], развито исследованиями по архитектуре растений [Barthélémy, Caraglio, 2007]. Парадигма АМ, подхваченная лидером отечественной школы биоморфологии Т. И. Серебряковой, развивалась на основе изучаемых ею способов побегообразования тра-

вянистых растений [Серебрякова, 1977, 1979, 1981; Актуальные проблемы..., 2012]. Архитектурные подходы к малолетним растениям разрабатывает М. В. Марков [2012]. Отметим начало сотрудничества систематика А. Г. Еленевского и морфолога Н. П. Савиных в изучении биологии некоторых видов однолетних вероник, завершившегося созданием монографии, посвященной изучению жизненных форм и эволюции рода *Veronica* [Савиных, 2006]. Особенности подходов к биоморфологии однолетних растений плодотворно развиваются в серии фундаментальных работ, намечающих перспективы направлений дальнейшего изучения архитектурных моделей [Савиных, Черемушкина, 2015; Савиных и др., 2015].

Таксономическое изучение крупнейшего рода цветковых растений *Astragalus* [Сытин, 2009] требовало расширения подходов и методов к традиционной систематике. Проект изучения фенетических признаков ОА по специальной программе, имевшей целью составление электронного многовходового определительного ключа [Сытин и др., 2017], потребовал тщательной формализации терминов описательной морфологии. В основе исследования положено изучение гербарных фондов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Гербария биологического факультета МГУ (MW), Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (MHB), Института ботаники Академии наук Азербайджана (BAK), Института ботаники Национальной Академии наук Армении (ERE), Института ботаники Академии наук Республики Узбекистан (TASH). Оригинальный материал собран в экспедициях в Крым (2015, 2016), Азербайджан (2017), Узбекистан (2018), Казахстан (2015). В полевых условиях велись наблюдения за экологией, изменчивостью и структурой побеговых систем ОА в различных экологических условиях разнообразных местообитаний. Впервые в изучении однолетних астрагалов применен метод исследования морфологических структур с помощью высококачественных изображений, полученных с разрешением до 120000 dpi на специально разработанной фотоустановке, с применением технологии сшивки по фокусу. Использование новых технологических методов позволило наблюдать характер опушения побегов, цветков и плодов ОА, провести классификацию трихом и использовать эти признаки для диагностических целей, также впервые удалось изучить строение семян и получить данные о тонких морфологических структурах однолетних астрагалов, важные для установления спектра морфологической изменчивости. На основе полученных изображений разработана иерархическая классификация рядов признаков ОА, которая может быть экстраполирована на другие группы рода *Astragalus*. Особую ценность имело воспроизведение типовых материалов и аутентиков, способствовавшее достоверности данных и уменьшению вероятности неверного определения. Результаты исследования составили основу базы данных по признакам ОА: http://morph.botdb.ru/#!astragalus/stand_opred, на которую было получено свидетельство Роспатента о государственной регистрации базы данных № 2019620689 от 10.05.2018. ОА представлены также в базе данных гербария Отдела высших растений БИН РАН (LE) изображениями сканированных образцов: http://herbariumle.ru/?t=occ&s=Astragalus&f=identifications. Важным этапом работы являлся сравнительный анализ морфологических признаков для составления матрицы, при этом наибольшие трудности возникли именно с описанием жизненных форм, что повлекло необходимость специального изучения. Избранный нами метод включал следующие этапы работы: 1) анализ комбинаторного распределения признаков и побегов и соцветий ОА в пространстве логических возможностей с применением компьютерных технологий; 2) кластеризация особенностей структур метамеров в побегах различных видов ОА как внутри-, так и межвидовая; 3) анализ границ изменчивости структур метамеров; 4) выявление основных архитектурных моделей на основе разнообразия структур системы метамеров; 5) критический анализ адекватности выделения архитектурных моделей путем изучения побеговых систем в различных экологических условиях разнообразных местообитаний с применением ГИС-технологий.

В этой работе мы придерживаемся понимания объемов секций ОА, принятого в последней монографической обработке рода [Podlech et al., 2013].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Применение структурного подхода морфодинамической корреляции побеговых систем и структуры соцветий выявило ряд устойчивых состояний, понимаемых нами как звенья процесса морфогенеза. Различия в соотношениях вегетативных и генеративных побегов указывают на четыре варианта архитектурных моделей (АМ).

Номенклатура названий АМ растений находится в стадии становления. Мы предлагаем двухсоставные названия, призванные отразить двуединство системы вегетативных побегов и соцветий ОА. Во избежание использования занятых терминов мы привлекли слова древнегреческого корня, набранного латиницей. При этом русское название АМ, подчеркивающее габитуальный облик растения, может быть несколько облегчено, дабы избежать труднопроизносимых звуков, противных духу языка.

1. Долихобластоботрическая модель (“dolichoblastus dolichobotrys” или “dolichoblastobotrys”)* (рис. 1).

К этой группе относятся длиннопобеговые однолетние травы с характерными ортотропными моноподиальными побегами, как правило – одиночными. Немногочисленные паракладии, возникающие в базальной части осевого лидирующего материнского побега (рис. 1, *д*), могут быть видоспецифичны, но нередко возникают в условиях достаточного увлажнения; соцветия – удлиненные пазушные кисти на удлиненном цветоносе; бобы многочисленные, многосемянные, прямостоячие или повисающие (рис. 1, *в*, *г*).

Эта наименее эволюционно специализированная модель позволяет рассматривать ее как анцестральный тип по отношению к последующим вариантам. К долихобластоботрической модели относятся *A. hamosus* L. (Sect. Bucerates DC.); *A. campylotrichus* Bunge Sect. Campylotrichon Gontsch. (монотипная секция!); *A. dahuricus* (Pall.) DC. Sect. Heterodontus Bunge (монотипная!); *A. ujalensis* Gontsch. Sect. Drepanodes Bunge (монотипная!), вариант – бобы повисающие (*A. guttatus* Banks & Solander Sect. Aulacolobus Boiss. (монотипная!) и др.).

В эту группу, в целом характеризующуюся наиболее примитивным типом вегетативной сферы и соцветий, включаются виды, обладающие наиболее специализированным типом плодоношений, таковыми являются *A. thlaspi* Lipsky (Sect. Thlaspidium Lipsky) с крупными малосеменными бобами, окаймленными крыловидным выростом (см. рис. 8), и *A. dipelta* Bunge (Sect. Dipelta Bunge). Последний вид обладает еще более специализированным пло-

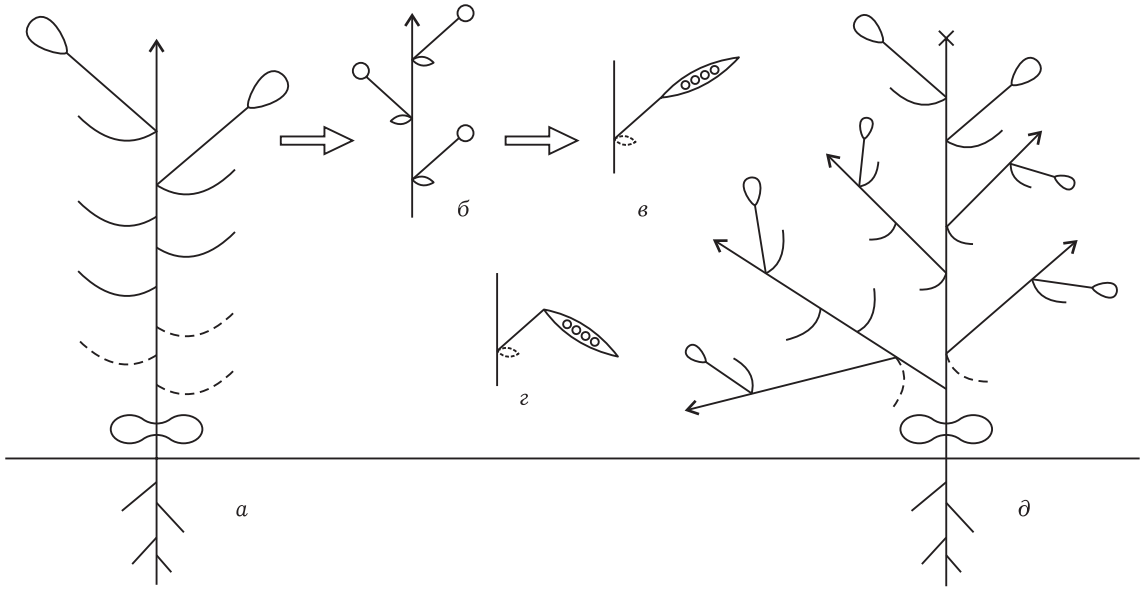

Рис. 1. Долихобластоботрическая модель: *а* – растение с ортотропным моноподиальным побегом; *б* – соцветие; *в* – боб прямостоячий; *г* – повисающий; *д* – осевой побег с паракладиями

* dolichos “длинный”, blastos (или blaste) “росток, побег”, botrys “гроздь (винограда)” (= racemus-кисть).

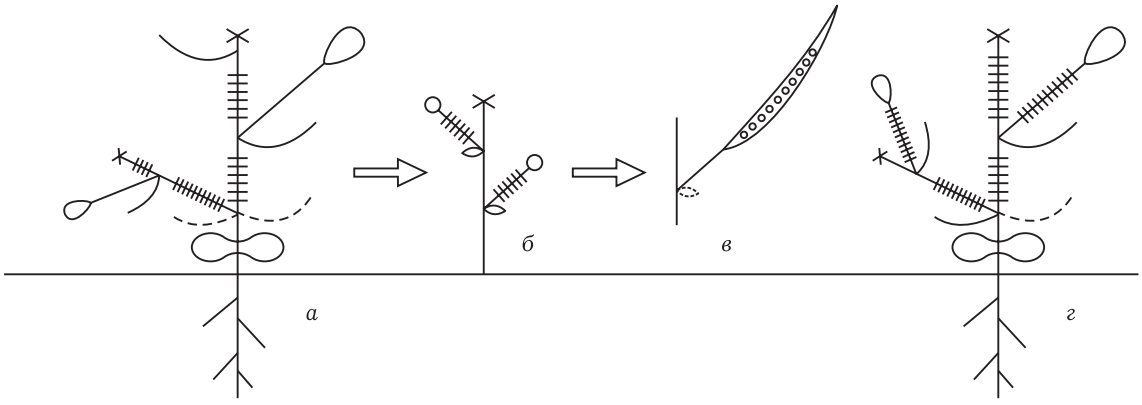

Рис. 2. Брахибластоботрическая модель: *а* – растение с укороченными побегами; *б* – двухцветковое соцветие; *в* – прямостоячий удлиненный боб; *г* – растение с укороченными побегами и сидячими соцветиями

доношением – дробными двойчатыми бобами, (1–2) семянными, распадающимися, подобно мерикарпиям подмаренника (см. рис. 9).

Итак, данную долихобластоботрическую модель таксономически представляют шесть монотипных секций. С точки зрения систематики этот вывод чрезвычайно интересен: сочетание примитивных черт в вегетативной побеговой сфере и редких уникальных признаков в генеративной сфере фруктификации можно истолковать как проявление закономерности эволюционной корреляции, подтверждающей концепцию мозаичной эволюции и иллюстрирующей принцип гетеробатмии (эволюционной разновозрастности признаков) в духе концепции А. Л. Тахтаджяна [1966].

2. Брахибластоботрическая модель (“brachyblastus brachybotrys” или “brachyblastobotrys”)* (рис. 2).

У растений, относящихся к этой группе, характерна тенденция к укорочению побега до розетки (*A. commixtus* Bunge) в сочетании с редукцией числа цветков в соцветии до двух, при этом ось соцветия резко укорачивается (*A. camptoceras* Bunge (Sect. Platiglottis Bunge), *A. bacaliensis* Bunge (Sect. Hispiduli Podlech), *A. campylorrhynchus* Fisch. и *A. crenatus* Schult. (Sect. Harpilbus Bunge).

3. Хемиродоакобластно-синтетоботрическая модель (“hemirhodacoblastus synthetobotrys” или “synthetobotrys”)**(рис. 3).

Данная модель характерна для трех видов: *A. persepolitanus* Boiss. (Sect. Sesamei), а также *A. psiloglottis* DC. и *A. oxyglottis* M. Bieb. (Sect. Oxyglottis). Отличительной особенностью этой модели является развитие специализированных боковых генеративных побегов обогащения, возникающих на узлах осевого побега. Ритм развития этих побегов заметно квантированный: флоральная зона, развивающаяся на побеге обогащения, состоит из тесно сближенных соцветий, образующих хорошо заметную “мутовку”. Таких “мутовок”, несущих от (2) 4 до 6–7 цветков, может быть несколько (рис. 4). Причем длина междоузлий, обособляющих “мутовки”, зависит от условий местообитания. Благодаря активности апикальной меристемы их количество может увеличиваться в благоприятные, достаточно влажные периоды сезона.

Полурозеточный побег, иногда заметно удлиняющийся, свойствен широко распространенному в Юго-Западной Азии *A. psiloglottis* DC., тогда как крымский вид *A. oxyglottis* M. Bieb. чаще образует плотную розетку. За счет резкого сокращения длины междоузлий побегов обогащения бобы *A. oxyglottis* собираются в компактные агломерации (рис. 3, *в*). Такие растения, полупогруженные в субстрат, слагающий поверхность аллювиальных террас и глинистых отложений в руслах быстро пересыхающих крымских речек и временных водотоков, существенно отличаются фактурой и многочисленностью плодов от представителей этого же вида, произрастающих на щебнистом мелкоземе горных

* brachys “короткий”.

** hemi – “полу-” rhodax (род. rhodakos) “розетка” (напр., как украшение) (производное от rhodon “роза”), synthetos “сложный” (= compositus).

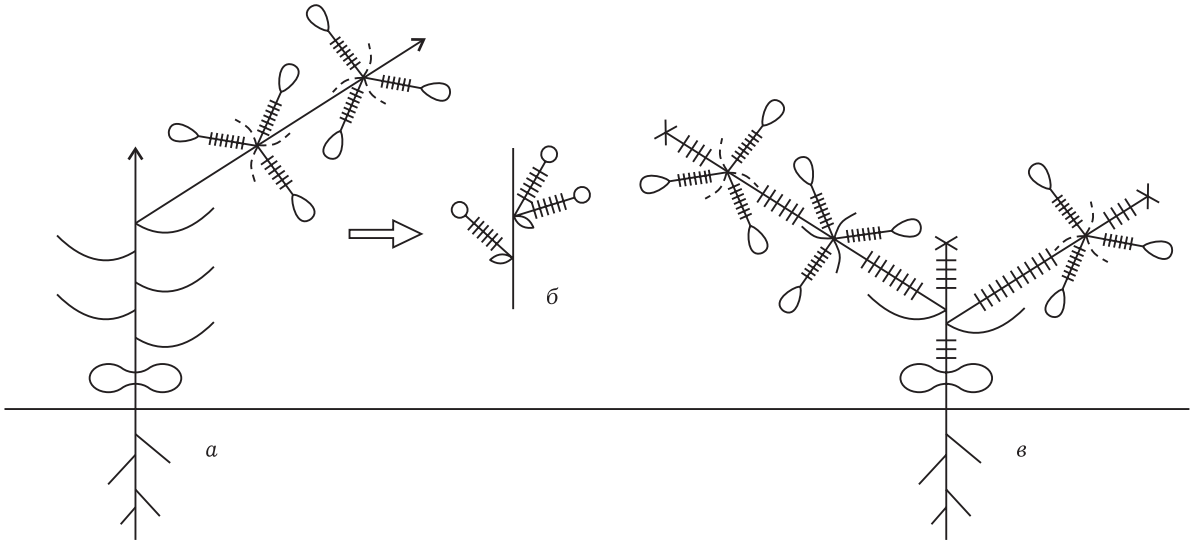

Рис. 3. Хемиродоакобластно-синтетоботрическая модель: *а* – *Astragalus psiloglottis*: полурозеточный побег; *б* – соцветие; *в* – *A. oxyglottis*, розеточный побег

склонов. Сохраняющаяся влажность субстрата обеспечивает трофический резерв для созревающих семян, их дальнейшее сохранение и распространение водным потоком во время паводков. Подобные особенности биоморфологических типов видоспецифичны и дополняют набор диагностических признаков, дискриминирующих *A. psiloglottis* и *A. oxyglottis*. Самостоятельность этих таксонов, относящихся к секции Oxyglottis Bunge, была недавно обоснована [Сытин, Сластунов, 2018].

Рис. 4. A. psiloglottis Stev. ex DC.: "мутовчатое" расположение бобов

4. Хамебластно-астерокарпоботрическая модель ("chamaeblastus asterocarpobotrys")* (рис. 5).

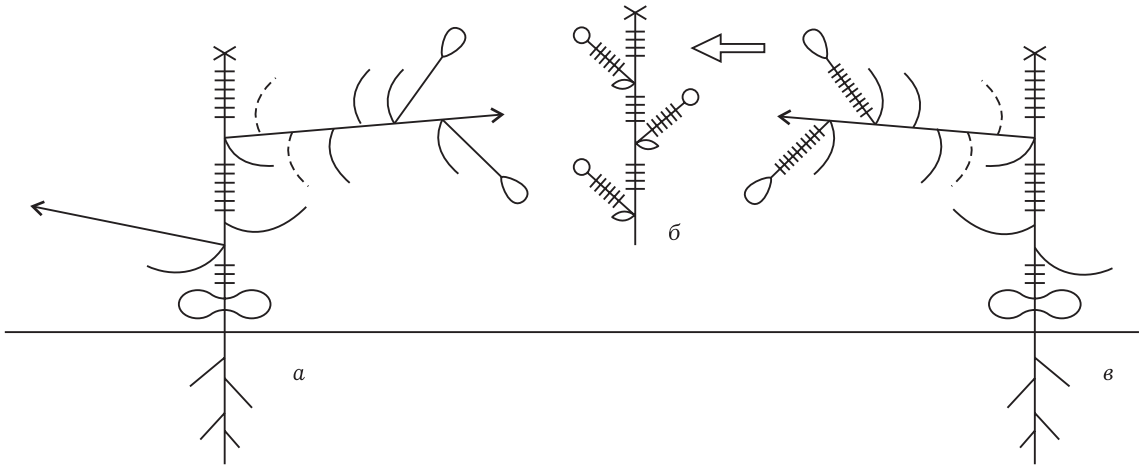

Рис. 5. Хамебластно-астерокарпоботрическая модель: плагиотропные побеги и звездчатые агломерации бобов. *а* – соцветие на удлиненном цветоносе; *б* – соцветие; *в* – сидячие соцветия *A. tribuloides*

* chamai "на земле" (как формант chamai- приблизительно равно русскому "низко-"), aster "звезда", carpos "плод".

Рис. 6. Astragalus asterias Stev. ex Ledeb.: звездчатые агломерации бобов в соцветии на цветоносе

Рис. 7. Astragalus tribuloides Delile: звездчатые агломерации бобов в сидячем соцветии

В этом паттерне наблюдается быстрая редукция осевого побега и превалирование в онтогенезе плагиотропных побегов обогащения, несущих немногоцветковые (4–5) соцветия, при плодоношении представляющие звездчатые агломерации бобов, расположенных на удлиненном цветоносе (*A. asterias* Steven ex Ledeb.; рис. 6), или сидячие (*A. tribuloides* Delile; рис. 7), оба относятся к секции Sesamei DC. Астерокарпоботрические астрагалы распространены в афро-азиатской пустынной области, от Западной Сахары до китайской провинции Синьцзян на востоке. Отметим габитуальное сходство этих астрагалов с якорцами – *Tribulus terrestris* L. (сем. Zygophyllaceae). Растение, далеко не родственное астрагалам, также обладает непарноперистыми листьями, полегающими ползучими побегами и пятью вооруженными шипами мерикарпиями, составляющими дробный плод. Конвергентное сходство, обусловленное жесткими условиями экстрааридных экосистем, отчасти объясняет параллельное развитие форм, свойственное ОА, которое мы наблюдаем в разных секциях ОА.

ОБСУЖДЕНИЕ

М. В. Марков, основательно изучивший биологию малолетних растений, предпочитает не выделять в них архитектурные единицы. В разделе, посвященном развитию побегового тела растений, он упоминает образ, найденный Б. А. Юрцевым: “пластический слепок онтогенеза”, отражающий временную ритмическую последовательность образования метамеров [Марков, 2012, с. 185]. Этот гётеанский образ довольно точно очерчивает специфику нашего объекта: “побеговое тело <...> (по крайней мере, на более ранних этапах онтогенеза) – это как бы овеществленные траектории их верхушечных меристем, ритмическая история роста, во многих случаях поддающаяся расшифровке” [Юрцев, 1976, с. 12]. Организм эфемера целостен и индивидуален в буквальном смысле (*individuus* (лат.) – неразделенный, неделимый) и ограничен малым числом слагающих его метамеров. Вместе с тем даже краткий (1–2 месяца) жизненный цикл ОА детерминирован дискретной программой поливариантности онтогенеза, определяемой системой генетических механизмов, регулируемых факторами внешней среды. Однолетние астрагалы защищены от их жесткого воздействия, но и зависимы от них более своих многолетних родственников.

Термин “онтобиоморфа” в понимании А. П. Хохрякова [1981], т. е. внешний облик растения в определенном онтогенетическом состоянии, применим для однолетних астрагалов благодаря им же обсуждаемым принципам акселерации: ОА парадоксально сочетают признаки ювенильных растений – длительно сохраняющиеся семядоли с весьма специализированными типами фруктификации. Неотенией (т. е. ювенилизацией) отмечена вегетативная сфера ОА. Она определяет не только срок жизни организма, но и характер приспособленности. Являясь, по сути, одной из экоморфологических адаптаций, в силу ее эволюционной значимости, она может считаться ароморфозом, определяющим тече-

ние чрезвычайно краткосрочного онтогенеза ОА, позволяющего им быть доминантами некоторых типов растительности аридных зон. Одним из признаков ювенильной стадии развития главного осевого побега является длительность функционирования зеленеющих при прорастании пары семядолей. У некоторых видов семядоли сохраняются на побеге вплоть до плодоношения.

Наиболее чувствительные взаимодействия адаптивных механизмов однолетних астрагалов обнаруживаются в связях ритмов системы побегов-метамеров и структуры соцветий. В представлении о соцветии и побеговой системе как морфодинамической целостности мы следуем положениям, разработанным Т. В. Кузнецовой [Кузнецова, Тимонин, 2017], отметившей, в частности, что простые брактеозные кисти в роде *Astragalus* претерпевают ряд значительных трансформаций, оставаясь вариантами одной типологической структуры. Соцветия ОА – рацемозные (ботрические) моноподиальные брактеозные кисти. Этот конструктивно однообразный морфологический тип, тем не менее, подвержен пластичным трансформациям и в сочетании с разнообразием формы бобов, а также экстраординарными особенностями структуры перикарпа (утолщений киля, бороздчатости, наличия выростов, вооружения шипикам и гребнями, особенностями вскрывания швов) организует функциональные различия способов распространения семян, обеспечивающих стратегии сохранения и расселения видов. Структура соцветий определяет и типологические признаки архитектурных моделей. Анцестральный тип – удлиненный цветонос, несущий вытянутую ось соцветия, цветки и бобы, сидящие на более или менее заметных цветоножках, – трансформируется в направлении укорочения междоузлий оси и цветоноса до полностью сидячих "звездообразно" собранных агломераций плодов – диаспор, способствующих распространению семян – наиболее специализированного модуса эволюции ОА. Широта полиморфизма соцветий может быть интерпретирована как показатель примитивности таксона [Кузнецова, Тимонин, 2017, с. 77].

Сопоставление данных молекулярной систематики [Azani et al., 2017] с результатами нашего исследования привело к некоторым интересным филогенетическим сближениям. Так, например, неопределенное таксономическое положение в системах рода *Astragalus* занимал средиземноморско-иранский вид *A. hamosus*. Э. Буассье (1872 г.) рассматривал его в особом подроде *Epiglottis* Boiss. В этом же статусе он представлен во "Флоре СССР" [1946]. Благодаря наличию двуконечных волосков этот однолетний астрагал занимал некое промежуточное положение между подродами *Astragalus* и *Cercidothrix*. Д. Подлех [Podlech et al., 2013] в своей схеме филогенетических отношений рода выводил секцию Bucerates, к которой относится *A. hamosus*, из секции Xiphidium (=Dissitiflori), что, безусловно, вызывает возражение с точки зрения презумпции о невозможности возникновения филума из высокоспециализированной группы, которой представляется эволюционно продвинутая секция Dissitiflori. Положение в системе рода *A. hamosus*, однолетника с двуконечными волосками, оставалось неясным. Благодаря исследованиям [Azani et al., 2017] *A. hamosus* занял место в выделенной ими "Hamosa clade". Эта хорошо поддерживаемая группа заключает в себе небольшие и достаточно примитивные секции многолетних астрагалов – Glycyphyllos, Synochreati, Tapinodes и Uliginosi. К последней секции относится мезофильный западно-сибирско-дальневосточный *A. uliginosus* L. Как показали наши исследования, по характеру трихом он сходен с *A. hamosus*, а также близок с ним окраской венчика беловатого с зеленовато-желтым оттенком в основании. Близкими видами являются и северо-американские многолетние анеуплоидные виды *A. canadensis* L. и *A. oreganus* Nutt., также с двуконечными волосками, как и *A. hamosus*. Гипотетическая филогенетическая связь убедительнее объясняет родственные отношения в этой анцестральной примитивной группе многолетних астрагалов, обитающих в бореальных лесных сообществах Голарктиса, чем родство с высокоспециализированными ксерофильными астрагалами из группы Cercidothrix. По характеру побегов и соцветий эти растения относятся к нашей долихобластоботрической модели, рассматриваемой как группа анцестральная.

Положение об эволюционной гетерохронности признаков подтверждает принадлежащий долихобластоботрической модели и высокоспециализированный *A. thlaspi*. У рас-

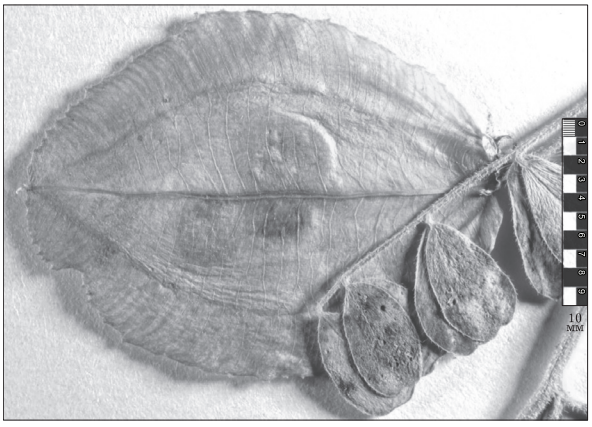

Рис. 8. Крылатые бобы *Astragalus thlaspi* Lipsky

тений этого вида бобы резко сжаты со стороны спинного шва и окружены трансверзально иннервированным крылом (рис. 8).

Они напоминают плоды ярутки (*Thlaspi* L., сем. Brassicaceae) – отсюда и название. На основании этого уникального признака выделена монотипная секция Thlaspidium Lipsky, возведенная М. Р. Расуловой в особый род *Thlaspidium* (Lipsky) Rassulova, дабы резче таксономически очертить морфологическое своеобразие таксона. Филогенетический анализ [Azani et al., 2017] оценивает этот признак как гомоплазию, т. е. сходство, не унаследованное от общего предка, и, таким образом, не считает "ярутковидный" боб основанием для резкого обособления *A. thlaspi* среди однолетних астрагалов.

В этой дискуссии выявляется принципиальное противостояние двух концепций в оценке эволюционной и хронологической значимости признака. Разница подходов фокусирует противоречие между данными молекулярной геномики – пренебрежение яркими морфологическими особенностями растений, которые провоцируют максимальное повышение ранга таксона в эволюционной систематике. Ботаникогеограф Р. В. Камелин [2017] упоминает оба вида однолетних астрагалов как пример *сальтационного эндемизма*, причем относящийся к комплексу эндемичных видов пестроцветных обнажений *A. thlaspi* рассматривает в качестве палеоэндемика Средней Азии наряду со среднегорно-ксерофильно-лесным *A. dipelta*.

В сущности, оба подхода по-разному оценивают темпы эволюционных преобразований – чрезвычайно быстрое в сравнительной геномике и длительное (датируемое плиоценом!) в эволюционной таксономии. Эти полярные расхождения точек зрения классической систематики и молекулярной геномики на один и тот же объект позволяют предполагать, что уникальные дискретные признаки, чрезвычайно значимые для таксономии, могут кодироваться минимальным числом последовательностей нуклеотидов, осуществляющих транскрипции мутантных генов. Интересно, что оба упомянутые Р. В. Камелиным вида характеризуются адаптивно значимыми структурными признаками плодов (двураздельный на длинной ножке (рис. 9) и крылатый (см. рис. 8) бобы), определяющими максимально эффективный аппарат расселения диаспор. Вместе с тем распространение *A. thlaspi* и *A. dipelta* ограничено лишь территорией Афгано-Туркестанской (Горно-Среднеазиатской) провинции Переднеазиатской области (районирование Р. В. Камелина), тогда как менее специализированные ОА распространены значительно шире. Последнее обстоятельство свидетельствует, скорее, в пользу недавнего происхождения этих видов ОА путем быстрого квантового видообразования. При этом необходимо подчеркнуть, что локальная географическая область Горной Средней Азии и Афганистана рождает удивительное разнообразие форм не только астрагалов, но и однолетних растений, относящихся к другим родам и семействам, составляющих автохтонное ядро древнесредиземноморской флоры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применение структурного подхода морфодинамической корреляции побеговых систем и соцветий выявило ряд устойчивых состояний, понимаемых нами как звенья процесса морфогенеза. Анцестральный тип однолетних астрагалов – удлиненный цветонос, несущий вытянутую ось соцветия, – модифицируется в направлении редукции осевых структур: укорочения цветоноса, сокращения междоузлий оси соцветия и длины цветоножек. Различия в соотношениях вегетативных и генеративных побегов указывают на четыре варианта архитектурных моделей однолетних астрагалов: долихобластоботрическая (dolichoblastus dolichobotrys), брахибластоботрическая (brachyblastus brachybotrys), синтетоботри-

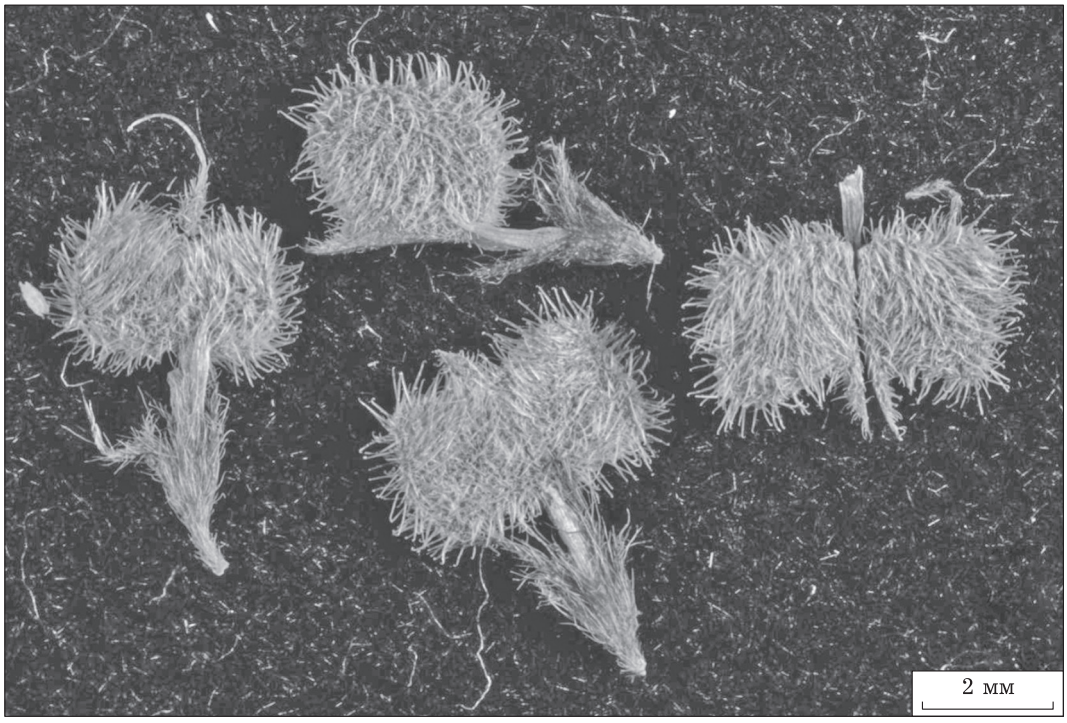

Рис. 9. Двураздельные бобы на ножке *Astragalus dipelta* Bunge

ческая (hemirhodacoblastus synthetobotrys) и астерокарпоботрическая (chamaeblastus asterocarpobotrys). Последовательность типологически различимых обособленных биоморфологических категорий может быть истолкована филогенетически как вектор прогрессивного развития от анцестральных форм к возрастанию специализации и возникновению уникальных структурных признаков. Вместе с тем богато представленная видами первая долихобластоботрическая архитектурная модель, характеризующаяся наиболее примитивной вегетативной сферой удлиненных моноподиальных вегетативных побегов и соцветий, включает ряд монотипных секций, таксономически выделяемых по признакам крайне специализированных типов плодоношений и экстравагантным аберрациям поверхности плодов. Этот диссонанс эволюционной корреляции соответствует закономерности, подтверждающей концепцию мозаичной эволюции, и принципу гетеробатмии (эволюционной разновозрастности признаков).

В заключение стоит отметить, что биоморфологический подход в изучении однолетних астрагалов важен для различения признаков, определяемых генетическим родством, и признаков экоморфологических адаптаций, возникающих конвергентно (в их числе и параллелизмы). Жесткие условия существования ОА ограничивают пространство возможностей поливариантности развития, канализируют ход эволюции в направлении адаптациогенеза, что провоцирует исследователя к интерпретации морфологических структур в духе функционализма. Синтез подходов открывает новые возможности познания эволюционных стратегий. С помощью архитектурного подхода: 1) впервые выделены модели жизненных форм однолетних астрагалов; 2) опыт выявления вариантов архитектурных моделей показал эффективность синтеза подходов, рассматривающих совокупность вегетативных и генеративных побегов, а также разнообразия плодов как неразрывную целостность адаптивной системы организма; 3) синтез молекулярных данных, систематики и биоморфологии подтверждает концепцию мозаичной эволюции и гетерохронности (гетеробатмии) признаков.

Авторы признательны Алексею Ивановичу Солопову, доктору филологических наук, заведующему кафедрой классической филологии Московского государственного университета за консультации о терминах, обозначающих архитектурные модели.

Статья соответствует теме отдела Гербарий высших растений БИН РАН 1. Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы. Регистрационный № АААА-А19-119031290052-1.

ЛИТЕРАТУРА

Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. Киров: Изд-во ООО "Радуга-ПРЕСС", 2012. 610 с.

Беклемишев В. Н. Методология систематики. М.: Т-во науч. изд. КМК, 1994. 250 с.

Камелин Р. В. Флора пестроцветных обнажений Средней Азии (Краткий анализ и вопросы генезиса) // Turczaninowia. 2017. Т. 20, вып. 4. С. 125–151.

Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветие: морфологическая классификация. СПб.: Изд-во Хим.-фармацевт. ин-та, 1992. 128 с.

Кузнецова Т. В., Тимонин А. К. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2017. 183 с.

Марков М. В. Популяционная биология растений. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 387 с.

Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2006. 324 с.

Савиных Н. П., Шабалкина С. В., Лелекова Е. В. Биоморфологические адаптации гелофитов // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 671–681. [Savinykh N. P., Shabalkina S. V., Lelekova E. V. Biomorphological adaptations of helophytes // Contemp. Probl. Ecol. 2015. Vol. 8, N 5. P. 550–559.]

Савиных Н. П., Черемушкина В. А. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 659–670. [Savinykh N. P., Cheryomushkina V. A. Biomorphology: current status and prospect // Contemp. Probl. Ecol. 2015. Vol. 8, N 5. P. 541–549.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с.

Серебрякова Т. И. Об основных "архитектурных моделях" травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 85, вып. 5. С. 112–128.

Серебрякова Т. И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 6. С. 97–109.

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

Серебрякова Т. И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 5. С. 579–593.

Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений: межвуз. сб. науч. тр. М.: МПГИ им. В. И. Ленина, 1987. С. 3–19.

Сытин А. К. Астрагалы (*Astragalus* L., *Fabaceae*) Восточной Европы и Кавказа: систематика, география, эволюция: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2009. 48 с.

Сытин А. К., Сластунов Д. Д. О восстановлении названия *Astragalus psiloglottis* Stev. ex DC. (Astragalus, Fabaceae) // Новости систематики высших растений. 2018. Т. 49. С. 99–105.

Сытин А. К., Рязанова Л. В., Сластунов Д. Д., Хмарик А. Г. Построение филогенетического дерева однолетних астрагалов на основе компьютерного анализа фенетических признаков // Систематика и эволюционная морфология растений: материалы конф., посвящ. 85-летию со дня рожд. В. Н. Тихомирова. М., 2017. С. 374–377.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 612 с.

Флора СССР. Т. 12 / Н. Ф. Гончаров и др. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 918 с.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.

Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 7.

Юрцев Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 9–54.

Azani N., Bruneau A., Wojciechowski M., Zarre Sh. Molecular phylogenetics of 417 annual Astragalus (Fabaceae) and its systematic implications // Bot. J. Linn. Society. 2017. Vol. 184. P. 347–365.

Barthélémy D., Caraglio Y. Plant Architecture: A Dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. N 99 (3). P. 375–407.

Hallé F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris: Masson, 1970. 178 p.

Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 1978. 444 p.

Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. Teil 2. Die blühende Pflanze, 1957. 420 S.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena: Fischer Verlag, 1964. Bd. 1. 615 S.

Podlech D. Revision von Astragalus L. sect. Caprini DC. (Leguminosae) // Mitt. Bot. Stats. München, 1988. Bd. 25. S. 1–924.

Podlech D., Zarre Sh. (with collaboration of M. Ekici, A. A. Maassoumi, A. Sytin). A taxonomic revision of the genus *Astragalus* L. (Leguminosae) in the Old World. Vol. 1–3. Wien: Naturhistorisches Museum, 2013. 2440 p.

On architecture models of annual astragali (*Astragalus* L., Fabaceae)

A. K. SYTIN, L. V. RYAZANOVA, D. D. SLASTUNOV

Komarov Botanical Institute of RAS
197376, St. Petersburg, Prof. Popov str., 2
E-mail: andrey.sytin.bin@gmail.com, rjazanova@yandex.ru, slastunov@gmail.com

The typological problem of revealing architectural models of annual astragali (*Astragalus* L.) has emerged a close relationship between the shoot system and the structure of inflorescences. The features of the selected four patterns of architectural models are discussed. The synthesis of approaches has given us insight into the evolutionary trends. The application of the method of architectural models provide the means of classifying of life forms of annual astragali. The synthesis of molecular data, taxonomy and biomorphology confirms the concept of mosaic evolution and heterochronism (heterobatmy) of characters.

Key words: annual astragali, architectural models, evolutionary morphology, adaptation, taxonomy.