

БОТАНИКА BOTANY

УДК 582.948
ББК 28.59

Ольга Дмитриевна Никифорова,
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
(630090, Россия, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101),
e-mail: Nikiforovansk@yandex.ru

Морфологические особенности однолетников в семействе *Boraginaceae* на примере видов рода *Myosotis* L.

Род *Myosotis* s. str. насчитывает более 100 видов, из них треть видов является однолетниками, видовое разнообразие которых проявляется в Средиземноморье.

Обсуждаются морфологические признаки однолетних видов рода *Myosotis*. Выявлено, что однолетние виды в наибольшей степени проявляют гипертрофированные, сцепленные признаки своих предковых палеогеновых родов *Trigonotis* Stev. и *Exarrhena* R. Br. Подтверждены основные положения теории М. Г. Попова о гибридном происхождении таксонов семейства *Boraginaceae* и соматической редукции тела. У однолетников происходит уменьшение (редукция) размеров цветка и его частей (венчика, пыльников и сводиков), а также размеров зремов. У однолетних видов пыльцевые зёрна более крупные, а сужение в области экватора более слабое, наибольшее разнообразие типов пыльцевых зёрен отмечено у однолетних видов секции *Discolores*. Оказалось, что одно-двулетние виды секций рода *Myosotis* являются высокоплоидными, а многолетние – большей частью диплоидными видами.

У однолетних видов из секций *Myosotis* и *Stoloniferae* проявляются гипертрофированные признаки восточноазиатско-гималайского рода *Trigonotis*, а в секциях *Sylvaticae* и *Discolores* – признаки австрало-новозеландского рода *Exarrhena*, что показывает гибридную природу рода *Myosotis* и его секций.

Ключевые слова: однолетние виды, род *Myosotis*, семейство *Boraginaceae*, соматическая редукция.

Olga Dmitrievna Nikiforova,
Doctor of Biology, Leading Researcher,
Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences
(ul. Zolotodolinskaya 101, Novosibirsk, 630090 Russia),
e-mail: Nikiforovansk@yandex.ru

Morphological Features of Annuals in the *Boraginaceae* Family on the Example of the Genus *Myosotis* L.

The Genus *Myosotis* s. str. has more than 100 species, one-third of which are annuals, the species diversity occurs in the Mediterranean.

We discuss the morphological characteristics of annual species of the genus *Myosotis*. It has been revealed that the annual species show hypertrophied, coupled symptoms characteristic of the ancestral Paleogene genera *Trigonotis* Stev. and *Exarrhena* R. Br. The most fundamental tenets of M. G. Popov's theory about hybrid origin of taxa *Boraginaceae* family and somatic reduction of the body are affirmed. In annuals a decrease (reduction) of the size of the flower and its

parts (corolla, anthers and fornicies), as well as the size of erems take place. In the annual species pollen grains are larger, and the restriction in the area of equator is weaker, the greatest variety of types of pollen grains is observed in annual species of section *Discolores*. It turned out that annual and biennial species of sections of the genus *Myosotis* are polyploid and perennials are mostly diploid species.

The annual species of the sections of *Myosotis* and *Stoloniferae* have hypertrophied signs of East Asian-Himalayan genus *Trigonotis*, sections *Sylvaticae* and *Discolores* have signs of Australian-New Zealand genus *Exarrhena*, which shows the hybrid nature of the genus *Myosotis* and its sections.

Keywords: annual species, genus *Myosotis*, family Boraginaceae, somatic reduction.

В поддержку теории М. Г. Попова [11] о гибридном происхождении таксонов семейства *Boraginaceae* Juss. предлагаем рассмотреть одно из основных положений теории гибридогенеза, а именно, проявление соматической редукции жизненных форм в результате эволюции покрытосеменных. В качестве доказательной базы рассматриваются морфологические признаки однолетних видов рода *Myosotis* L. Согласно идее М. Г. Попова, соматическая эволюция каждой филии сопровождается редукцией сомы, тела, которую можно представить в виде редукционного ряда эволюции покрытосеменных: дерево → лиана → (кустарник) → многолетняя трава → однолетник. Как отмечал Попов [10], данная схема – это нить Ариадны в лабиринте филогенетических отношений родов. С этой точки зрения однолетнюю форму жизни можно рассматривать как конечный этап эволюции любой филии.

В настоящее время данную схему (нисходящая линия эволюции) поддерживают большинство современных ботаников. В развитие этой идеи существенный вклад внесли наши отечественные ботаники [5; 10–13; 15–23 и др.]. Существует и противоположная, менее распространённая гипотеза «восходящей линии эволюции» от трав к деревьям [6; 23], а также компромиссная, т. е. обе линии эволюции рассматриваются как равновероятные события [3; 4; 14].

Род *Myosotis* s. str. насчитывает более 100 видов, которые объединены в 8 секций и являются травянистыми гигрофитными, мезофитными или ксеромезофитными растениями [8]. Треть видов – однолетники, при этом секции *Discolores* O.D. Nikif., частично *Stoloniferae* O.D. Nikif. включают только однолетние виды, распространённые большей частью в Средиземноморье. В бореальных секциях *Myosotis* и *Sylvaticae* (Popov ex Riedl) Tzvelev преобладают многолетние виды с незначительным участием одно-двулетних. Напротив, секции *Alpestres* (T. N. Pop.) O.D. Nikif. и *Mediterraneae* O.D. Nikif. включают только многолетние виды. Однолетность характерна для многих древнесредиземноморских и средиземноморских таксонов [2]. Поэтому род *Myosotis* оказывается эволюционно продвинутым в той же степени, как *Cerastium* L., *Alyssum* L., *Veronica* L.

М. Г. Попов утверждал, что первоначальные (меловые по возрасту) семейства покрытосеменных растений были тропическими и лигнозными (древесными) растениями. На следующем этапе эволюции гибридизация между древесными родами приводила к образованию лианых и кустарниковых видов и родов, отдалённая гибридизация между кустарниковыми и лианными родами давала многолетние травы, отдалённые (межобластные) скрещивания между многолетними травами порождали однолетники [11].

Семейство *Boraginaceae* представлено в основном травянистыми одно-многолетними видами, поэтому, по мнению М. Г. Попова, оно является вторичным по происхождению и возникло в палеогене в результате гибридизации древних тропических древесных видов, ныне семейств Паслёновых (*Solanaceae* Juss.) и Кордиевых (*Cordiaceae* R. Br. ex Dumort.) [11]. Основанием для данного предположения являются признаки основных филий семейства, часть из которых имеет цветки Кордиевого типа, а часть – Паслёнового.

Проведённые нами исследования по систематике и филогении рода *Myosotis* полностью подтверждают гибридное происхождение таксонов семейства *Boraginaceae*, в частности рода *Myosotis* [7]. Нами выявлено, что бореальные секции рода *Myosotis* (*Myosotis*, *Sylvaticae* и *Alpestres*) проявляют морфологические признаки двух субтропических, палеогеновых по возрасту, родов – мезоморфного восточноазиатско-гималайского *Trigonotis*

Stev. и ксероморфного австрало-новозеландского рода *Exarrhena* R. Br. В секциях рода *Myosotis* эти признаки комбинируются следующим образом: две секции – типовая *Myosotis* и секция *Stoloniferae* в наибольшей степени проявляют признаки рода *Trigonotis*, а секции *Mediterraneae*, *Discolores* и подсекция *Decumbentes* O.D. Nikif. секции *Sylvaticae* – рода *Exarrhena*. Например, брахиморфный тип венчика (короткая трубка, не превышающая длину чашечки, пыльники и столбик спрятаны в трубке венчика), опушение чашечки короткими прямыми и прижатыми волосками и мезоморфный облик растений – эти признаки в целом характерны для рода *Trigonotis*. Напротив, такие признаки, как длиннотрубчатый венчик, трубка которого длиннее чашечки, пыльники и столбик выставляются из трубки, наличие в опушении чашечки крючковатых, серповидных и оттопыренных, прямых, седых, длинных волосков, ксероморфный облик растений, – признаки рода *Exarrhena*. Следовательно, для бореального рода *Myosotis* палеогеновые роды *Trigonotis* и *Exarrhena* будут являться предковыми или родительскими таксонами, от которых в неогене, следующую геологическую эпоху, он получил и наследовал признаки этих родов.

Формирование бореальных таксонов (родов, секций и даже семейств) началось в конце третичного периода, когда глобальные по масштабу орографические процессы, изменившие облик Земли и повлёкшие за собой глобальные изменения климатических и соответственно экологических условий жизни для растений, породили не менее громадные по масштабу формообразовательные гибридационные процессы, что привело к образованию новых таксонов.

Гибридация многолетних, генетически неоднородных таксонов способствовала при соответствующих условиях произрастания (избыток тепла и дефицит влаги) образованию в веере расщепления в основном однолетних таксонов. В Южной Европе, Средиземье и Средней Азии отмечено многообразие однолетних родов, секций и видов, характерных для семейства *Boraginaceae*. Например, в роде *Myosotis* 2 секции и несколько подсекций представлены только однолетними южноевропейскими и средиземноморскими видами, у которых доминирующими являются признаки рода *Exarrhena*: длиннотрубчатость венчика, сильно крючковатые волоски на чашечке, густо опушенные листья.

М. Г. Попов [11] наглядно показал, что последняя, финальная стадия соматической редукции покрытосеменных, – образование однолетников – представляет ряд интересных морфологических особенностей, которые наглядно проявляются у однолетников семейства *Boraginaceae*. Именно у однолетних форм легко увидеть самые поразительные и гипертрофированные отклонения от обычной, типовой морфологии в цветке и эремов по сравнению с их многолетними предковыми формами. По его мнению, в связи с уменьшением сомы, размеров тела и продолжительности жизни происходит: 1) уменьшение (редукция) размеров цветка; 2) увеличение размеров эремов (орешков в терминологии Попова); 3) гипертрофированное проявление на органах растения, особенно на плодах и чашечке, разного рода выростов, морщин, трихонных образований, крючков и т. п.

Все вышеперечисленные особенности морфологических признаков однолетних видов чётко проявляются в роде *Myosotis*. Кроме того, нами выявлены новые морфологические особенности однолетников при изучении микроморфологических признаков пыльцевых зёрен (п. з.) и кариотипов, а также их экологии. Рассмотрим более детально эти особенности.

Редукция цветка и его частей. У всех, без исключения, однолетних видов рода *Myosotis* наблюдается уменьшение размеров венчика по сравнению с их ближайшими многолетними родственниками. Например, у многолетних видов секции *Sylvaticae* венчик 5–7 мм диам., у однолетних *M. arvensis* и *M. lazica* – 3–4 мм. В типовой секции у многолетнего вида *M. palustris* венчик 6–7 мм диам., у его однолетнего родственника *M. caespitosa* – 3–4 мм, при этом окраска венчика меняется от синего до светло-голубого оттенка. Наибольшей редукции подверглись венчики видов секции *Discolores*, у которых он очень мелкий, лопасти венчика 1–3 мм диам., едва выставляются из чашечки, они менее ярко окрашены, у европейского вида *M. discolor* они имеют светло-жёлтую окраску, а у однолетнего североамериканского вида *M. virginica* окраска венчика редуцируется до беловатых оттенков (см. рис. 1).

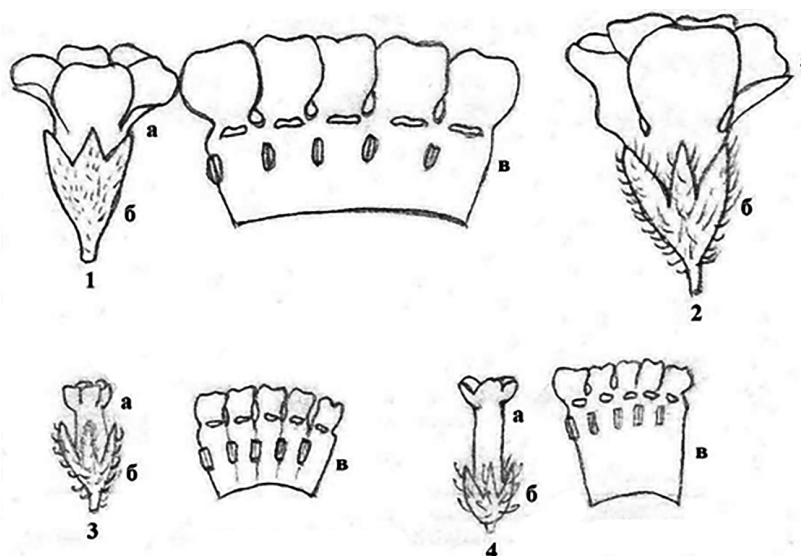


Рис. 1. Размеры венчика и чашечки в роде *Myosotis* у однолетних и многолетних видов: 1 – *M. palustris* (многолетник); 2 – *M. baicalensis* O.D. Nikif. (многолетник); 3 – *M. stricta* (однолетник); 4 – *M. discolor* (однолетник); а – венчик; б – чашечка; в – венчик в развёрнутом виде

Уменьшение размеров пыльников. Пыльники у видов рода *Myosotis* имеют особую морфологию, которая резко отличает их от других родов семейства *Boraginaceae*. Они состоят из двух частей: фертильной и полупрозрачного придатка (см. рис. 2). У евразийских видов форма и размеры придатка стабильны и не имеют систематического значения, но размеры фертильной части у видов разных секций варьируют: у многолетних видов они колеблются от 0,5 до 0,7 (0,8) мм. Самые крупные пыльники, до 0,8 мм, имеют многолетние виды *M. variabilis* M. Angelis и *M. kernerii* Dalla Torre et Sarnth – из подсекции *Decumbentes* секции *Sylvaticae*. Нами выявлено, что у всех однолетних видов пыльники значительно мельче по сравнению с их многолетними родственниками. Самые мелкие пыльники отмечены у однолетних видов секций *Discolores* и *Litorales* Popov ex T.N. Pop. – их размеры колеблются от 0,2–0,45 мм (см. табл.). У видов рода *Exarrhena* пыльники значительно крупнее (0,9–1,1 мм дл.) по сравнению с пыльниками рода *Myosotis*, но сходной морфологии, а у видов рода *Trigonotis* пыльники не имеют полупрозрачного придатка, а к трубке венчика прикрепляются с помощью короткого связника.

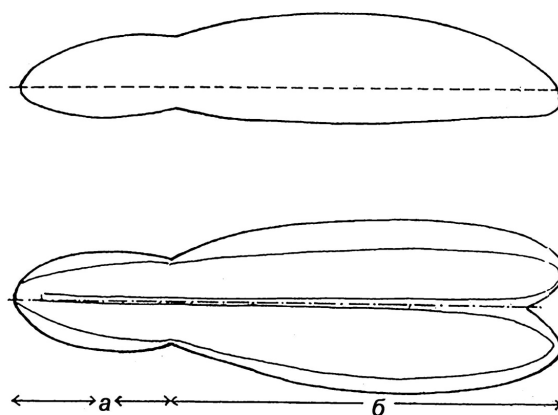


Рис. 2. Схематическое изображение пыльника рода *Myosotis* [28]: а – придаток; б – фертильная часть пыльника

Размеры фертильной части пыльников у некоторых видов рода *Myosotis*

Название вида/секция	Размеры пыльника (мм)	Название вида/секция	Размеры пыльника (мм)
Секция <i>Myosotis</i> <i>M. palustris</i> L. (многолетник)	0,5–0,6	Секция <i>Discolores</i> (однолетники)	–
<i>M. nemorosa</i> Besserg (многолетник)	0,6	<i>M. discolor</i> Pers.	0,35–0,4
<i>M. laxa</i> Lehm. (двулетник)	0,5	<i>M. personii</i> Rouy	0,35
<i>M. caespitosa</i> K.F. Schultz (однолетник)	0,3–0,35	<i>M. abyssinica</i> Boiss. et Reut.	0,3
Секция <i>Sylvaticae</i> <i>M. sylvatica</i> (многолетник)	0,65	<i>M. virginica</i> (L.) Britton	0,2–0,25
<i>M. krylovii</i> Serg. (многолетник)	0,6–0,7	<i>M. ramosissima</i> Rochel	0,25–0,3
<i>M. arvensis</i> (L.) Hill (однолетник)	0,4–0,45	<i>M. stricta</i> Link ex Roemer et Schultes	0,25–0,3
<i>M. lazica</i> Попов (однолетник)	0,4	<i>M. minutiflora</i> Boiss. et Reut.	0,3–0,35
Секция <i>Litorales</i> <i>M. litoralis</i> Stev. ex Bieb. (однолетник)	0,35	<i>M. refracta</i> Boiss.	0,25
<i>M. ucrainica</i> Czern. (однолетник)	0,45–0,55	–	–
Секция <i>Stoloniferae</i> <i>M. stolonifera</i> (A. DC.) Gay ex Leresche et Levier (однолетник)	0,3	–	–
<i>M. welwitschii</i> Boiss. et Reuter (многолетник)	0,65–0,7	–	–

Морфологические особенности сводиков. На голубом фоне венчика сводики резко выделяются яркими жёлтыми бархатистыми структурами, которые располагаются в зеве, месте перехода трубки в отгиб. Однако, у однолетних видов они менее заметны, а у *M. virginica* они почти редуцированы до едва заметной складки, и венчик становится почти воронковидным. У основания сводиков просматриваются полупрозрачные многочисленные бахромчатые выросты (папиллы). У большинства евразийских много- и однолетних видов они длинные и хорошо заметные. Только однолетние виды секции *Discolores* имеют короткие и мелкие папиллы, как у видов рода *Exarrhena*.

Морфологические особенности чашечки. У видов рода *Myosotis* чашечка колокольчатая, со сросшимися на разную глубину долями, опушенная волосками разной формы, в цветку 1–5 мм дл., при плодах (постфлорально) увеличивается до 4–6 мм дл. При этом отмечено, что у однолетних видов она увеличивается сильнее, чем у многолетних. Так, у многолетнего вида *M. palustris* чашечка в цветку 2–3 мм дл. при плодах 5–6 мм дл., а у однолетних видов близкого родства – *M. caespitosa* и *M. baltica* Sam. чашечка в цветку около 2 мм дл., а постфлорально разрастается до 4–5 мм дл. и 6–7 мм дл. соответственно. Особенно увеличиваются размеры чашечки у однолетних видов секции *Discolores*. Например, у *M. discolor*, *M. stricta*, *M. ramosissima* чашечка в цветку 1–1,5 мм дл., а при плодах 4–5 мм дл. Кроме того, наблюдается постфлоральное изменение формы чашечки. Так, у *M. stricta* к концу цветения сросшаяся часть чашечки заметно вздувается, а её доли на верхушке смыкаются, и чашечка приобретает форму бутылки. У других видов чашечка у основания расширяется, а её доли расходятся.

Но наибольшей редукции у однолетних видов подвергся признак «опушение чашечки волосками разной формы». У видов рода *Myosotis* встречается 2 типа опушения: в секциях *Myosotis* и *Stoloniferae* чашечки опушены прямыми короткими прижатыми щетинками, как у всех видов рода *Trigonotis* (см. рис. 3). В секциях *Sylvaticae*, *Mediterraneae* и *Discolores* чашечки опушены сильно крючковатыми щетинистыми волосками с примесью на долях прямых или серповидно оттопыренных волосков, которые обычно встречаются у австрало-новозеландского рода *Exarrhena* (см. рис. 4). Для видов секции *Alpestres* отмечено промежуточное состояние признака, когда чашечка опушена полукрючковидными, серповидными

ми, оттопыренными прямыми волосками. Как видно, признак «опушение чашечки волосками разной формы» наиболее полно показывает гибридную природу рода *Myosotis*. Он находится в корреляции с морфологией эремов и пыльцевых зёрен, а также основным числом хромосом.

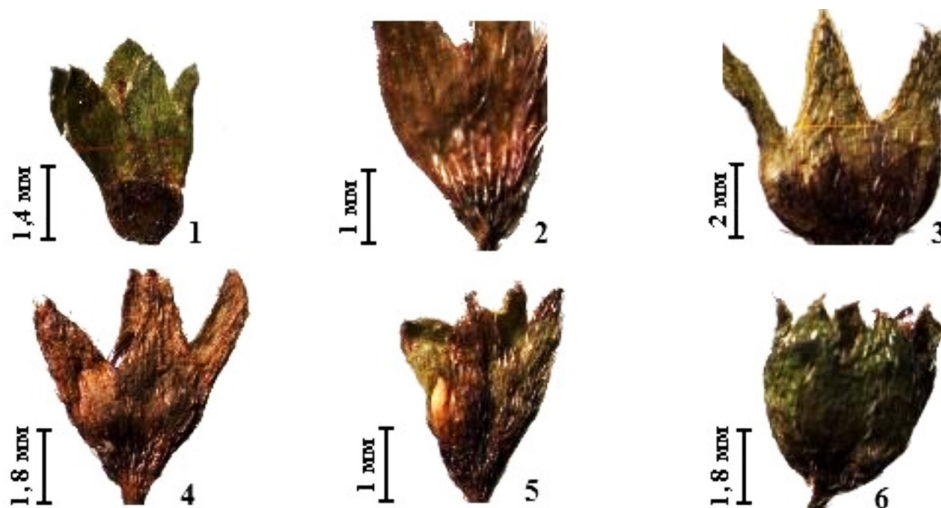


Рис. 3. Форма и опушение чашечки у некоторых видов секции *Myosotis*:
1 – *M. baltica*; 2 – *M. nemorosa*; 3 – *M. praecox* Hulphers; 4 – *M. caespitosa*;
5 – *M. rehsteineri* Wartm.; 6 – *M. palustris*

Исследования показали, что в тригонотисовой линии эволюции (в секциях *Myosotis* и *Stoloniferae*) отсутствуют различия в опушении чашечки многолетних и однолетних видов, но в экзареновой филии, вектор которой направлен к признакам рода *Exarrhena*, наблюдаются существенные отклонения и гипертрофированность данного признака у однолетних видов. Например, в секции *Sylvaticae* у многолетних видов крючковые волоски мягкие и расположены у основания, при плодах остаются мало изменёнными, а у его однолетнего родственника *M. arvensis* крючковые волоски на чашечке более многочисленные и расположены по всей поверхности чашечки, а при плодах становятся более жёсткими.

Усиление крючковатости волосков в опушении чашечки наблюдается у видов однолетней секции *Discolores*. У всех видов секции преобладают крючковые волоски, они расположены по всей поверхности чашечки, у некоторых видов даже на её долях. Крючковые волоски более жёсткие, чем у многолетних видов, а при плодах становятся грубыми и утолщёнными, что не характерно даже для видов рода *Exarrhena*. Кроме того, к концу цветения крючковатость волосков увеличивается, они становятся более многочисленными у основания чашечки и даже на плодоножках. Наибольшая степень гипертрофии данного признака проявляется у двух видов – древнесредиземноморского *M. refracta* и южно-европейского – *M. speluncicola* Wartm. У первого вида крючковатыми волосками опушена не только чашечка, но стебли и плодоножки, а у второго – даже поверхность листьев и стеблей.



Рис. 4. Форма и опушение чашечки у некоторых видов секции *Discolores*:
1 – *M. virginica*; 2 – *M. discolor*; 3 – *M. refracta*

Размеры эремов у многолетних видов колеблются в пределах 1,4–1,7 мм дл. и 0,8–1,2 мм шир. (в самой широкой части эрема). У однолетних видов эремы значительно мельче. Самые мелкие – у *M. sicula* Guss. 0,7–0,9 мм дл., 0,5 мм шир. Наибольшее разнообразие форм и размеров эремов отмечено в секции *Discolores*: у большинства видов секции эремы мелкие, 1–1,2 мм дл., широкоэллиптические, лишь у *M. refracta* они узко эллиптические и до 2,2 мм дл. Также исключением из правила является однолетний вид типовой секции – *M. baltica*, у которого эремы около 2 мм дл., в отличие от многолетнего родственника *M. palustris* – 1,4 мм дл. (см. рис. 5). Средние размеры эремов однолетних видов – 1,0–1,1 мм дл., 0,7–0,8 мм шир. Для сравнения самые крупные эремы у многолетних видов *M. decumbens* Host. и у *M. praecox* Hulphers – 1,9–2,5 мм дл., 1,1 мм шир.

М. Г. Попов [11] утверждал, что в семействе *Boraginaceae* у однолетников эремы значительно крупнее, чем у многолетников. Однако в роде *Myosotis* проявляется противоположная тенденция: у однолетников эремы более мелкие по сравнению с многолетниками. Это даёт основание утверждать, что в семействе *Boraginaceae* размеры эремов могут отклоняться как в сторону их увеличения, так и в противоположную – уменьшения в сравнении с их многолетними родственниками.



Рис. 5. Относительные размеры эремов в разных секциях рода *Myosotis*:
1 – *M. palustris*; 2 – *M. caespitosa*; 3 – *M. baltica* (секция *Myosotis*); 4 – *M. sylvatica*; 5 – *M. arvensis*; 6 – *M. lazica* (секция *Sylvaticae*);
7 – *M. welwitschii*; 8 – *M. sicula* (секция *Stoloniferae*); 9 – *M. discolor*; 10 – *M. refracta* (секция *Discolores*)

Особенности морфологии пыльцевых зёрен. Для большинства видов рода *Myosotis* характерны мелкие, 5–7(10) мкм, коконообразные п. з. с большим или меньшим сужением в экваториальной части. Число борозд 6, из них 3 более широкие – оровые борозды, они равномерно чередуются с безоровыми. Безоровые борозды узколанцетные, края борозд утолщённые, выраженно-гранулированные. Оровые борозды ланцетные, к экватору расширяются, приобретая ромбовидную форму. Оры расположены по экватору, округлые или округло-эллипсоидальные [9].

Изучение морфологии пыльцевых зёрен многолетних и однолетних видов из разных секций рода *Myosotis* показало, что в тех секциях, где однолетние и многолетние виды образуют единый эволюционный ряд, морфология их п. з. сходная, но при этом у однолетних видов п. з. более крупные, а сужение в области экватора более слабое, оровые борозды короче безоровых, поверхность экины с полюсов более слабо перфорированная. Например, у п. з. многолетника *M. palustris* (секция *Myosotis*) полярная ось 5,5–6,2 мкм, экваториальный диаметр в широкой и узкой частях 3,3–3,6×1,9–2,5 мкм; п. з. *M. caespitosa* имеет полярную ось 7,0–7,6 мкм, экваториальный диаметр в широкой и узкой частях 5,1–5,6×3,6–4,9 мкм. В секции *Sylvaticae* у п. з. *M. krylovii* полярная ось 6,3–6,6 мкм, экваториальный диаметр в широкой и узкой частях 3,9–4,5×2,0–2,6 мкм, тогда как у *M. arvensis* полярная ось 7,0–10,0 мкм, экваториальный диаметр в широкой и узкой частях 4,0–5,2×3,5–4,9 мкм.

Как видно, подтверждается вывод J. Grau [26] о том, что однолетние виды имеют более крупные п. з. Однако основной причиной этого является не высокая ploидность кариотипов однолетних видов, как утверждал Grau (хотя данная тенденция проявляется), а гибридогенная природа таксонов рода *Myosotis*.

Как и следовало ожидать, наибольшие отклонения в морфологии п. з. проявляются у видов однолетней секции *Discolores*. В секции выявлено четыре типа п. з. Три вида секции (*M. discolor* s. l., *M. personii*, *M. abyssinica*) имеют совершенно особый, *discolor*-тип п. з. – они сфероидальные, крупные, 10–12-бороздно-5–6-оровые, как у видов рода *Exarrhena* [25; 27; 28]. Произрастание в Западной Европе, в том числе и на севере (Скандинавия), родственных *M. discolor*, однолетних видов, которые имеют резко выраженные морфологические признаки австрало-новозеландского рода *Exarrhena*: длиннотрубчатость, опушение чашечки грубыми крючковатыми волосками, а также наличие у них особого типа пыльцевых зёрен “*discolor*-тип” показывает генетическую связь *Myosotis* с родом *Exarrhena*.

Для *M. virginica*, *M. ramosissima*, *M. ruscinoensis* отмечены коконообразные, 8-бороздно-4-оровые п. з. (*vena*-тип). Важно отметить, что данный тип характерен для узкоэндемичных европейских видов *M. ruscinoensis* и *M. ramosissima*, а также для североамериканского вида *M. virginica*, что доказывает древнее родство американских и европейских видов и принадлежность этих видов к самостоятельной эволюционной линии.

Особенности кариотипов однолетников. За последние годы накопилось достаточно литературных сведений, позволяющих оценить важность данного признака для таксономии рода *Myosotis*. Выявлено, что основное хромосомное число является признаком секционного ранга и коррелирует с признаками чашечки и зремов. Оказалось, что одно-двухлетние виды всех секций рода *Myosotis* являются высокоploидными видами, а многолетние – большей частью диплоидами. К примеру, основное ХЧ для видов секции *Myosotis* $x = 11$. Многолетний евразийский вид *M. palustris* и реликтовый вид Карпат *M. nemorosa* диплоиды, у них $2n = 22$. Однолетние виды секции являются высокоploидными, например, у *M. caespitosa* $2n = 44, 66$, у *M. baltica* $2n = 88$.

В секции *Sylvaticae* проявляется та же закономерность, которая отмечена для секции *Myosotis*. У многолетнего вида *M. sylvatica* $2n = 18$, а однолетнего – *M. arvensis* $2n = 54$. Основное ХЧ секции *Stoloniferae* $x = 12$: из 7 средиземноморских видов более половины тетраploидные.

По признакам кариотипа виды секции *Discolores* проявляют полиморфизм, в секции выявлено 4 типа основного ХЧ – $X = 8, 10, 11, 12$. Отмечено, что большинство видов имеет основное число $X = 12$. Более широко распространены высокоploидные виды (*M. discolor*), у которых $2n = 72$. По этому случаю В. Грант [1] отмечал, что у однолетних растений, гибриды которых располагают лишь коротким периодом времени для размножения, гибридизация в условиях свободного скрещивания приводит к интрогрессии, а в условиях самооплодотворения – амфиploидии. У однолетников автогамная система размножения способствует образованию полиploидных комплексов.

Особенности экологии. Однолетние растения обычно играют в сообществах роль пионеров. В. Грант [1] довольно точно прокомментировал, что эта экологическая роль благоприятствует растениям с ограниченными рекомбинационными системами. Близкие виды однолетников, первыми осваивающие новые местообитания, обладают различными наборами сцепленных адаптивных генных комбинаций, связанных с различной последовательностью участков в их хромосомах.

Выявлено, что чем больше морфологических признаков наследовал таксон от предковой группы, тем в большей степени вид будет следовать его экологии. Например, виды рода *Trigonotis* обитают во влажных лесах, лугах, вдоль ручьёв, а в субтропиках они растут в высокогорьях, где находят свой экологический оптимум. Виды секций тригонотисовой филии (секции *Myosotis* и *Stoloniferae*) имеют наиболее выраженные признаки рода *Trigonotis* и следуют экологии предкового рода: они растут в лесах, вдоль ручьёв, в горах – только в лесном поясе. У однолетних видов лесной гигро-мезофитной секции *Myosotis* проявляется экологическая гипертрофия в сторону повышенной влажности.

В отличие от своих многолетних родственников, они предпочитают более влажные местообитания – болотистые луга, прибрежные заводи и т. п. Так, многолетний вид *M. palustris* в Западной Сибири растёт в берёзовых лесах, колках вдоль речек, а однолетний вид *M. caespitosa* расширил экологическую нишу, он обитает на закоряженных болотах и лугах повышенной влажности.

Напротив, виды секций экзаренновой филии (секции *Discolores*, *Litorales* и др.), особенно средиземноморские однолетние виды, следуют экологии рода *Exarrhena* и предпочитают сухие, солнечные, открытые местообитания (секция *Discolores*) или морские засоленные побережья (секция *Litorales*). В Средиземноморье однолетность возникла как приспособительная реакция вида для прохождения полного цикла в крайне неблагоприятных условиях произрастания, которые отклоняются от экологической нормы предковых видов в сторону засушливости.

В заключение следует отметить, что гибридогенные таксоны проявляют деспециализацию в отношении морфологических признаков, которая может быть следствием доминирования у гибридов более древних, а потому и более примитивных признаков их родителей [19; 20–22]. С этой концепцией полностью согласуются наши выводы. Виды секции *Discolores* несут гипертрофированные признаки австрало-новозеландских видов: длинные и грубые крючковатые волоски на чашечке, длинная трубка венчика. И, наоборот, однолетний, широкораспространённый вид *M. caespitosa* (секция *Myosotis*) имеет более выраженные признаки своего родительского предка – рода *Trigonotis*. Стебли у *M. caespitosa* сильно ветвятся от самого основания и почти стелются по земле, как у видов рода *Trigonotis*. Отсюда понятно, что при сравнении только морфологических признаков близких родов или видов можно легко ошибиться, признав древние предковые таксоны за более молодые по сравнению с их деспециализированными потомками.

М. Г. Попов [11] отмечал, что связанность (корреляция) признаков обнаруживают источники гибридогенного процесса; эти ряды корреляций являются стрелками, которые показывают те направления, по которым необходимо искать партнёров скрещиваний, приведших к образованию неполноты гомологий, к аномальной структуре. С одной стороны, чем более отдалённое скрещивание, тем больше проявляется сцепление признаков, с другой – тем более возможно ожидать появления в веере расщепления особых «прадедовских» новообразований, т. е. таких форм, признаки которых не проявлялись у родительских видов. В частности, когда партнёрами отдалённых скрещиваний являются многолетние виды, следует ожидать появления в веере расщепления однолетних видов, а с однолетностью, редукцией сомы всегда будет связана редукция цветка, а нередко и плода.

При редукции плода следует помнить об общем морфологическом законе переноса признаков редуцируемого органа на орган, который расположен в тесном пространственном контакте, например, на чашечку и околоцветник, плотно его охватывающие. Данное заключение хорошо прослеживается в роде *Myosotis*. Например, у видов большинства родов семейства *Boraginaceae* поверхность эремов скульптурирована разной формы шипами, гребнями, морщинами и т. п. Но у видов рода *Myosotis* эремы гладкие и блестящие, зато чашечка опушена крючковатыми волосками, которые у однолетников к концу цветения становятся почти шипами. Поэтому у видов рода мы наблюдаем перенос признака «крючковатые волоски» с эремов на чашечку и разнообразие типов опушения чашечки в разных секциях рода.

Таким образом, изучение однолетних видов даёт необходимый материал для познания филогении таксонов разного ранга, но необходимо отметить и другую сторону данного явления, а именно, гипертрофированность и сцепленность признаков у однолетников в сторону одного из предков часто сильно отличает их от близких многолетних видов и даёт основание выделять в самостоятельные таксоны высокого ранга, вплоть до трибного, что, в конечном счёте, приводит к излишнему дробительству таксонов на более мелкие и часто номоморфные структуры, которые в итоге отвлекают исследователя от решения главной проблемы – выявления родственных связей таксона и познания его генезиса.

Список литературы

1. Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
2. Еленевский А. Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М.: Наука, 1978. 258 с.
3. Жмылев П. Ю. Эволюция жизненных форм растений: суждения и предположения // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 3. С. 232–249.
4. Жмылев П. Ю. Эволюция длительности жизни растений: факты и гипотезы // Журн. общ. биологии. 2006. Т. 67. № 2. С. 107–119.
5. Зозулин Г. М. Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 2. С. 223–233.
6. Недолужко В. А. Древесные растения: проблема эволюции жизненных форм. Владивосток: Изд-во ДВО РАН, 1997. 120 с.
7. Никифорова О. Д. Бореальные секции рода *Myosotis* L. и их генезис // *Turczaninowia*. 2000. Т. 3. Вып. 1. С. 5–24.
8. Никифорова О. Д. Система рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 77–86.
9. Никифорова О. Д. Палиноморфологическое исследование рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) и некоторых родственных ему родов // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 3. С. 44–53.
10. Попов М. Г. Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с.
11. Попов М. Г. Филогения. Флорогенетика. Флорография. Систематика. Избранные труды: в 2 ч. Ч. 2. Киев: Наукова думка, 1983. 477 с.
12. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
13. Серебрякова Т. И. Морфогенез растений и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
14. Старостин Б. А. Продолжительность жизни растений в филогенезе // Бюл. МОИП. Отд-ние биол. 1973. Т. 78. Вып. 5. С. 80–89.
15. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 235 с.
16. Хохряков А. П. Направления эволюции жизненных форм растений в экстремальных условиях // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан: Кн. изд-во. 1973. С. 225–232.
17. Хохряков А. П. О взаимосвязи биоморфологической и таксономической эволюции у растений // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 1. С. 5–18.
18. Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
19. Цвелев Н. Н. О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции // Бюл. МОИП. Отд-ние биологии. 1973. Т. 78. № 2. С. 71–81.
20. Цвелев Н. Н. О возможности деспециализации путём гибридогенеза на примере эволюции трибы *Triticeae* семейства злаков (*Poaceae*) // Журн. общ. биол. 1975. Т. 34. № 1. С. 90–99.
21. Цвелев Н. Н. Гибридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий родов у высших растений // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 193–201.
22. Цвелев Н. Н. О значении гибридизации в эволюции высших растений // Эмбриология цветковых растений (терминология и концепции). СПб.: Изд-во С.-Петербург. гос. хим.-фарм. акад., 2000. Т. 3. С. 137–141.
23. Цвелев Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. М.; СПб.: Изд-во КМК, 2005. 407 с.
24. Юрцев Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 9–44.
25. Blaise S. Problèmes taxonomiques posés par l'homogénéité apparente du genre *Myosotis* L. // *Candollea*. 1972. Vol. 27. P. 65–81.
26. Grau J. Die Cytotaxonomie der *Myosotis alpestris* und der *Myosotis sylvatica*-Gruppe in Europa // *Osterr. Bot. Zeitschr.* 1964. Bd. 111. Hf. 5. S. 561–617.
27. Grau J., Leins P. Pollenkorntypen und Sektions-gliederung der Gattung *Myosotis* // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1968. Bd. 81. Hf. 3-4. S. 107–115.
28. Grau J., Schwab A. Mikromerkmale der Blüte zur Gliederung der Gattung *Myosotis* // *Mitt. Bot. Staatssam. Munchen*. 1982. Bd. 18. S. 9–58.

References

1. Grant V. Vidoobrazovanie u rastenij. M.: Mir, 1984. 528 s.
2. Elenevskij A. G. Sistematika i geografija veronik SSSR i priležashhih stran. M.: Nauka, 1978. 258 s.
3. Zhmylev P. Ju. Jevoljucija zhiznennyh form rastenij: suzhdenija i predpolozhenija // *Zhurn. obshh. biologii*. 2004. T. 65. № 3. S. 232–249.
4. Zhmylev P. Ju. Jevoljucija dlitel'nosti zhizni rastenij: fakty i gipotezy // *Zhurn. obshh. biologii*. 2006. T. 67. № 2. S. 107–119.
5. Zozulin G. M. Shema osnovnyh napravlenij i putej jevoljucii zhiznennyh form semennyh rastenij // *Bot. zhurn.* 1968. T. 53. № 2. S. 223–233.
6. Nedoluzhko V. A. Drevesnye rastenija: problema jevoljucii zhiznennyh form. Vladivostok: Izd-vo DVO RAN, 1997. 120 s.
7. Nikiforova O. D. Boreal'nye sekcii roda *Myosotis* L. i ih genезis // *Turczaninowia*. 2000. T. 3. Vyp. 1. S. 5–24.
8. Nikiforova O. D. Sistema roda *Myosotis* (*Boraginaceae*) // *Bot. zhurn.* 2001. T. 86. № 12. S. 77–86.
9. Nikiforova O. D. Palinomorfologicheskoe issledovanie roda *Myosotis* (*Boraginaceae*) i nekotoryh rodstvennyh emu rodov // *Bot. zhurn.* 2002. T. 87. № 3. S. 44–53.

10. Popov M. G. Osnovy flороgenetiki. M.: Izd-vo AN SSSR, 1963. 135 s.
11. Popov M. G. Filogenija. Florogenetika. Florografija. Sistematika. Izbrannye trudy: v 2 ch. Ch. 2. Kiev: Naukova dumka, 1983. 477 s.
12. Serebrjakov I. G. Jekologicheskaja morfologija rastenij. M.: Vyssh. shk., 1962. 378 s.
13. Serebrjakova T. I. Morfogenez rastenij i jevoljucija zhiznennyh form zlakov. M.: Nauka, 1971. 360 s.
14. Starostin B. A. Prodolzitel'nost' zhizni rastenij v filogeneze // Bjul. MOIP. Otd-nie biol. 1973. T. 78. Vyp. 5. S. 80–89.
15. Tahtadzhjan A. L. Osnovy jevoljucionnoj morfologii pokrytosemennyh. M.; L.: Nauka, 1964. 235 s.
16. Hohrjakov A. P. Napravlenija jevoljucii zhiznennyh form rastenij v jekstremal'nyh uslovijah // Pochvy i rastitel'nost' merzlotnyh rajonov SSSR. Magadan: Kn. izd-vo. 1973. S. 225–232.
17. Hohrjakov A. P. O vzaimosvjazi biomorfologicheskoi i taksonomicheskoi jevoljucii u rastenij // Zhurn. obshh. biol. 1980. T. 41. № 1. S. 5–18.
18. Hohrjakov A. P. Jevoljucija biomorf rastenij. M.: Nauka, 1981. 168 s.
19. Cvelev N. N. O znachenii stepeni specializacii taksonov dlja ih dal'nejshej jevoljucii // Bjul. MOIP. Otd-nie biologii. 1973. T. 78. № 2. S. 71–81.
20. Cvelev N. N. O vozmozhnosti despecializacii putjom gibridogeneza na primere jevoljucii tribu Triticeae semejstva zlakov (Poaceae) // Zhurn. obshh. biol. 1975. T. 34. № 1. S. 90–99.
21. Cvelev N. N. Gibridizacija kak odin iz faktorov uvelichenija biologicheskogo raznoobrazija i genomnyj kriterij rodov u vysshih rastenij // Biologicheskoe raznoobrazie: podhody k izucheniju i sohraneniju. SPb., 1992. S. 193–201.
22. Cvelev N. N. O znachenii gibridizacii v jevoljucii vysshih rastenij // Jembriologija cvetkovykh rastenij (terminologija i koncepcii). SPb.: Izd-vo S.-Peterb. gos. him.-farm. akad., 2000. T. 3. S. 137–141.
23. Cvelev N. N. Problemy teoreticheskoi morfologii i jevoljucii vysshih rastenij. M.; SPb.: Izd-vo KMK, 2005. 407 s.
24. Jurcev B. A. Zhiznennye formy: odin iz uzlovyh ob'ektov botaniki // Problemy jekologicheskoi morfologii rastenij. M.: Nauka, 1976. S. 9–44.
25. Blaise S. Problèmes taxonomiques posés par l'homogénéité apparente du genre *Myosotis* L. // Candollea. 1972. Vol. 27. P. 65–81.
26. Grau J. Die Cytotaxonomie der *Myosotis alpestris* und der *Myosotis sylvatica*-Gruppe in Europa // Osterr. Bot. Zeitschr. 1964. Bd. 111. Hf. 5. S. 561–617.
27. Grau J., Leins P. Pollenkorntypen und Sektions-gliederung der Gattung *Myosotis* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1968. Bd. 81. Hf. 3-4. S. 107–115.
28. Grau J., Schwab A. Mikromerkmale der Blute zur Gliederung der Gattung *Myosotis* // Mitt. Bot. Staatssam. Munchen. 1982. Bd. 18. S. 9–58.

Статья поступила в редакцию 14.12.2015