

УДК 581.4

МОДЕЛИ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ РАСТЕНИЙ В СВЕТЕ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ДАННЫХ, НА ПРИМЕРЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *MINUARTIA* S.L. (CARYOPHYLLACEAE). I. МОНОПОДИАЛЬНЫЕ МОДЕЛИ

© 2024 г. С. Г. Шатова*, А. С. Зернов**

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991 Россия

*E-mail: zaychenko_so@mail.ru

**E-mail: zernov72@yandex.ru

Поступила в реакцию 26.03.2024 г.

После доработки 12.08.2024 г.

Принята в печать 28.10.2024 г.

В последнее время большая роль в таксономии растений отводится молекулярно-генетическим данным. Однако сравнение последовательностей отдельных хлоропластных и ядерных генов или же целых геномов порой приводит к новым и не вполне ожидаемым результатам в области таксономии растений. Одним из таких таксонов оказался род *Minuartia* s.l. После публикации филогенетических данных этот род подвергся таксономической ревизии ввиду того, что, согласно кладистическим представлениям, оказался парафилетической группой. В результате были выделены новые роды и восстановлены ранее упраздненные, в частности *Cherleria* L., включающий 19 видов. Род *Cherleria* представляет особый интерес ввиду значимых габитуальных отличий его представителей. Отсюда возникает острая необходимость в поиске новых таксономически значимых признаков, которые могли бы внести ясность в отношения между внутривидовыми таксонами. Для этих целей изучены биоморфологические характеристики представителей шести модельных видов *Cherleria*. В работе выявлены биоморфологические характеристики, наиболее значимые для использования в таксономических целях: модель побегообразования, морфология подушки, характер ветвления побегов, наличие или же отсутствие специализированных вегетативных побегов для захвата пространства, стратегия роста и строение монокарпического побега. При анализе биоморфологических признаков изученных видов выявлены четыре стратегии роста: стратегия центробежного разрастания; стратегия центробежного разрастания с редким появлением радиально направленных боковых специализированных побегов полурозеточного типа; стратегия векторного разрастания путем активного ветвления на ранних этапах развития с последующим “затуханием” процесса образования боковых осей; стратегия векторного разрастания с помощью полурозеточных плагиотропных побегов с последующим заполнением внутреннего пространства подушки за счет ортотропных розеточных побегов. Сопоставление молекулярно-генетических и биоморфологических данных, полученных нами, позволяет выделить биоморфологические апоморфии: моноподиальная плагиотропно-полурозеточная–ортотропно-розеточная модель побегообразования со специализированными полурозеточными побегами для захвата территории, наличие дициклических монокарпических побегов, — а также плезиоморфии: моноподиальная розеточная модель побегообразования, формирование плотно заполненной подушки, моноциклические просто устроенные монокарпические побеги. Основываясь на этих данных, сделано предположение о том, что моноподиальная розеточная модель побегообразования была исходной для рода *Cherleria*.

DOI: 10.31857/S0044459624060053, EDN: TQKYKV

Молекулярно-генетический анализ показал, что *Minuartia* является высоко полифилетической группой (Fior et al., 2006; Harbaugh et al., 2010; Greenberg, Donoghue, 2011; Dillenberger, Kadereit, 2014). В результате р. *Minuartia* s.l. подвергся таксономической ревизии (Dillenberger, Kadereit, 2014) и был разделен на 11 новых родов. Выделение новых таксонов основывалось на анализе последовательностей участков ядерных и хлоропластных генов, а также морфологических особенностях представителей. Однако не для всех представителей из выделенных клад были определены общие морфологические черты, свидетельствующие об их близкородственном положении на филогенетическом древе. Особого внимания заслуживает р. *Cherleria* L., включающий в себя около 17 видов (Moore, Dillenberger, 2017). Этот род характеризуется крайним морфологическим разнообразием, отражающим, вероятно, существенные различия в условиях обитания входящих в него видов. Центр разнообразия *Cherleria* находится на Балканском полуострове, однако виды встречаются еще и в высоких горах Средней Европы, Кавказа и Северной Америки, а также в Арктике. Представители рода экологически разнородны, обитают при разных температурном и гидрорежимах, разной длине дня во время вегетационного периода, заселяют разные типы субстратов.

Биоморфология — учение о жизненной форме растений, о его биоморфе. Биоморфа формируется в процессе онтогенеза в результате роста и развития растений в определенных условиях среды (Серебряков, 1964). Иными словами, облик растения формируется в процессе фило- и онтогенеза таким образом, чтобы быть наиболее приспособленным к внешним условиям, в которых развивается растение. Из этого следует, что понятие об эволюционном развитии таксона неотъемлемо связано с развитием его морфологических черт. На важность изучения биоморфологических характеристик в целях таксономии и систематики обращали внимание многие исследователи (Серебряков, 1962, 1964; Хохряков, Мазуренко, 1968; Шафранова, 1968; Барыкина, 1971). К настоящему моменту для р. *Minuartia* s.l. выявлено несколько моделей побегообразования, а также определены разные стратегии развития на примере кавказских представителей рода (Зайченко, Зернов, 2021). Но несмотря на эти успехи, габитуальная разнородность представителей сравнительно недавно выделенных и восстановленных старых

родов, таких как *Cherleria*, заявляет о необходимости поиска новых таксономически значимых признаков. Источником новых характеристик для описания таксонов может служить изучение биоморфологии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование построено на сравнительном изучении биоморфологии нескольких, выбранных в качестве модельных, видов *Cherleria* (табл. 1). Модельные виды отбирались по следующим критериям: положение вида в системе рода, экологические особенности, географическое распространение и доступность материала. Всего нами рассмотрено шесть видов: *C. arctica* (Steven ex Ser.) A.J. Moore & Dillenb., *C. baldaccii* (Halácsy) A.J. Moore & Dillenb., *C. biflora* (L.) A.J. Moore & Dillenb., *C. doerfleri* (Hayek) A.J. Moore & Dillenb., *C. garckeana* (Asch. & Sint. ex Boiss.) A.J. Moore & Dillenb., *C. sedoides* L.

Для описания жизненных форм взрослых растений использовали широко принятую в отечественной биоморфологии терминологию (Современные подходы..., 2008; Актуальные проблемы..., 2012). Растения анализировали с позиции системного подхода (Серебряков, 1952), моделей побегообразования (Серебрякова, 1977, 1981, 1987), модульной организации (Шафранова, 1980, 1981, 1993; Бигон и др., 1989; Шафранова, Гатцук, 1994; Гатцук, 1994, 1995; Савиных, 2008), структурно-функциональной зональности побегов (Troll, 1964). Изучали ритм сезонного развития по методике И.Г. Серебрякова (1954, 1964). Растения схематично зарисовывали, данные по строению побегов фиксировали на схемах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

***C. arctica*.** Растение образует плотную, заполненную подушку. В начале развития происходит активный рост побегов из пазушных почек, в результате чего образуется множество боковых осей, нарастающих моноподиально (рис. 1). При этом все образующиеся побеги обладают укороченными междоузлиями. Таким образом, модель побегообразования *C. arctica* **моноподиальная розеточная** с базитонией. Отмершие листья в глубине подушки сохраняются и обеспечивают ее плотное заполнение. Разрастание подушки в пространстве происходит в центробежном направлении, путем равномерного наращивания боковых осей.

Таблица 1. Модельные виды *Cherleria* и их характеристика

Название вида	Систематическое положение внутри рода <i>Minuartia</i> (McNeill, 1962)	Молекулярно-филогенетические данные (Moore, Kadereit, 2013; Dillenberger, Kadereit, 2014)	География вида	Гербарный образец
<i>C. arctica</i>	Sect. <i>Spectabiles</i> Subsect. <i>Spectabiles</i> Ser. <i>Spectabiles</i>	<i>Cherleria</i> , клада В	Азиатская и Американская Арктика	MW0067815
<i>C. baldaccii</i>	Sect. <i>Spectabiles</i> Subsect. <i>Laricifoliae</i> Ser. <i>Laricifoliae</i>	<i>Cherleria</i> , клада С	Эндемик Греции и Албании	B100683288
<i>C. biflora</i>	Sect. <i>Spectabiles</i> Subsect. <i>Spectabiles</i> Ser. <i>Spectabiles</i> (тип)	<i>Cherleria</i> , клада А	Встречается в Евразийской и Американской Арктике, редко в горах восточной и западной частях Северной Америки, с экклавами в высокогорных районах Европейских Альп, Кавказа, Азиатского монгольского и китайского Алтая	MW0067732
<i>C. doerfleri</i>	Sect. <i>Spectabiles</i> Subsect. <i>Laricifoliae</i> ser. <i>Laricifoliae</i> (предположительно, относится к <i>M. baldaccii</i>)	<i>Cherleria</i> , клада С	Растет в альпийских районах Греции и Албании, на карбонатных субстратах	WU0059964
<i>C. garckeana</i>	Sect. <i>Spectabiles</i> Subsect. <i>Laricifoliae</i> Ser. <i>Laricifoliae</i>	<i>Cherleria</i> , клада С	Балканский полуостров и прилегающая к нему Малая Азия	K000395887
<i>C. sedoides</i>	Sect. <i>Spectabiles</i> Sub. <i>Cherleria</i>	<i>Cherleria</i> , клада С	Широко распространен в высокогорьях Европы (на северо-западе Шотландии)	MW0765826

Формирование монокарпических побегов (МК) происходит из пазушных почек розеточных побегов после периода покоя. МК развиваются моноциклически, т.е. за один вегетационный сезон, и обладают ортотропным ростом. МК, как правило, представлен терминальным цветком на длинной цветоножке с двумя прицветничками.

***C. baldaccii*.** Растение на ранних этапах онтогенеза формирует моноподиально нарастающий побег с укороченными междоузлиями, который через несколько вегетационных сезонов переходит к формированию полурозеточной плагиотропной части и образованию полурозеточных плагиотропных побегов из пазушных почек розетки (с сохранением моноподиального характера нарастания всех осей). Таким образом, модель

побегообразования *C. baldaccii* — **моноподиальная плагиотропно-полурозеточная—ортотропно-розеточная** с мезотонией (рис. 2). После формирования плагиотропных полурозеточных побегов из их пазушных почек формируются множественные полициклические розеточные побеги, которые обладают апогеотропным ростом. В дальнейшем на этих розеточных побегах будут развиваться монокарпические побеги. Таким образом, формирование внешних контуров подушки происходит в первую очередь благодаря нарастанию плагиотропных побегов в радиальном направлении от центра к периферии для захвата доступного пространства (рис. 3а, б). Задача таких побегов “отбежать” от центра формирования подушки на максимально доступное расстояние. Укоренения диагеотропных осей

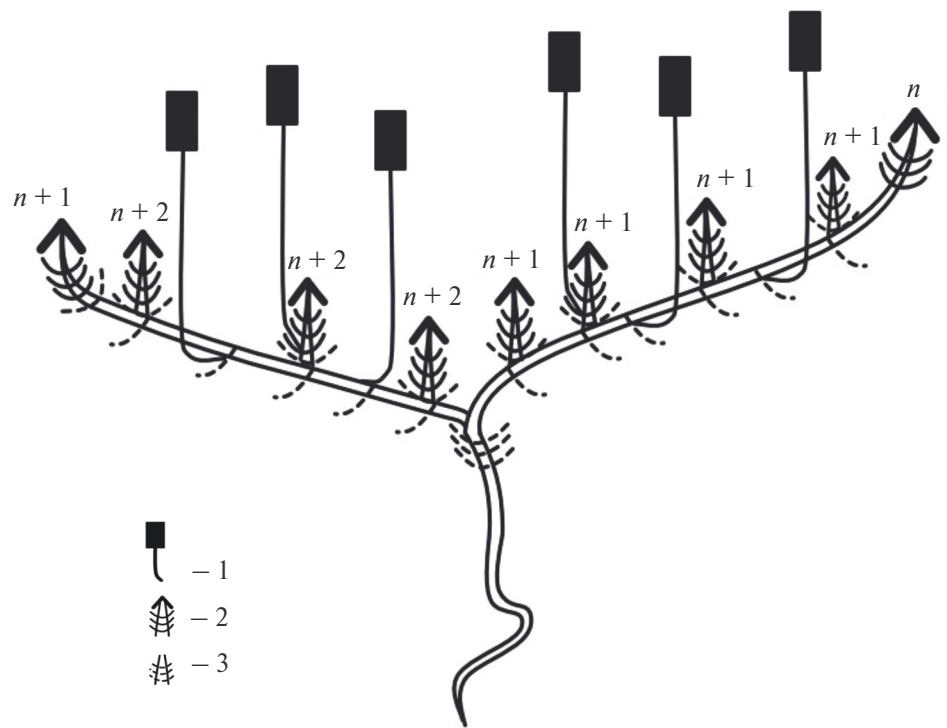


Рис. 1. Схема строения побегов *C. arctica*: 1 – монокарпический побег; 2 – облиственный побег розеточного типа; 3 – побег розеточного типа с отмершими листьями. $n, n + 1, n + 2$ – порядок ветвления осей побега.

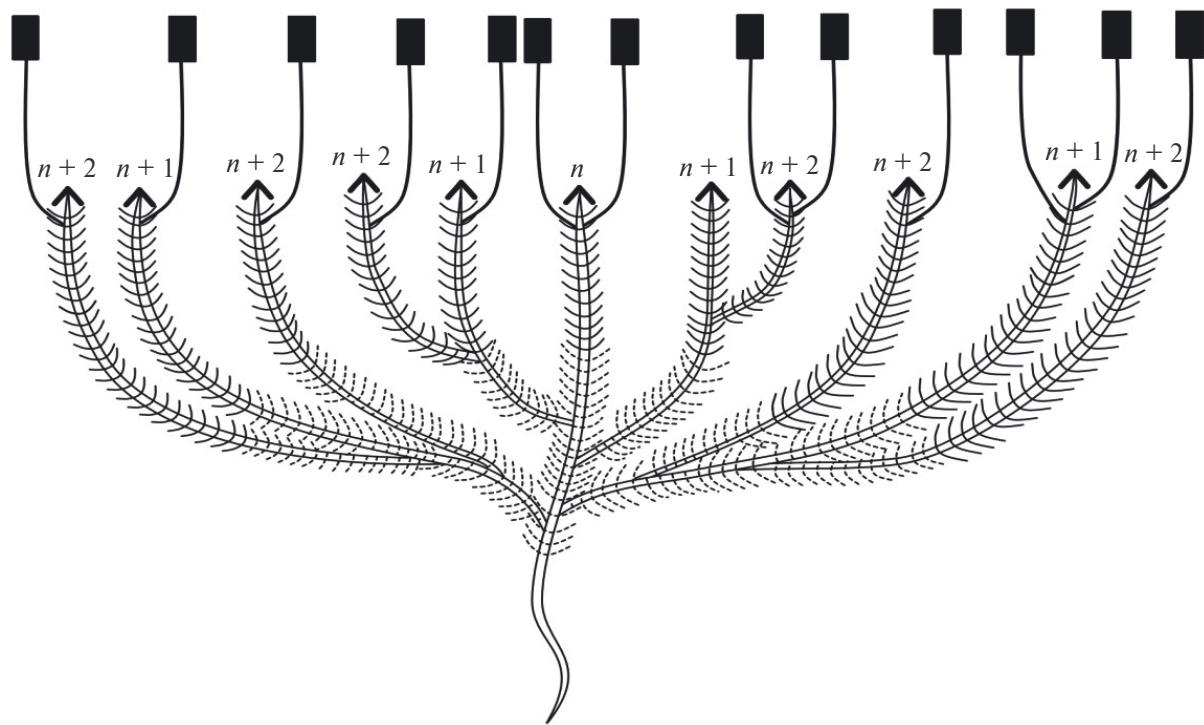


Рис. 2. Схема строения побегов *C. baldaccii*.

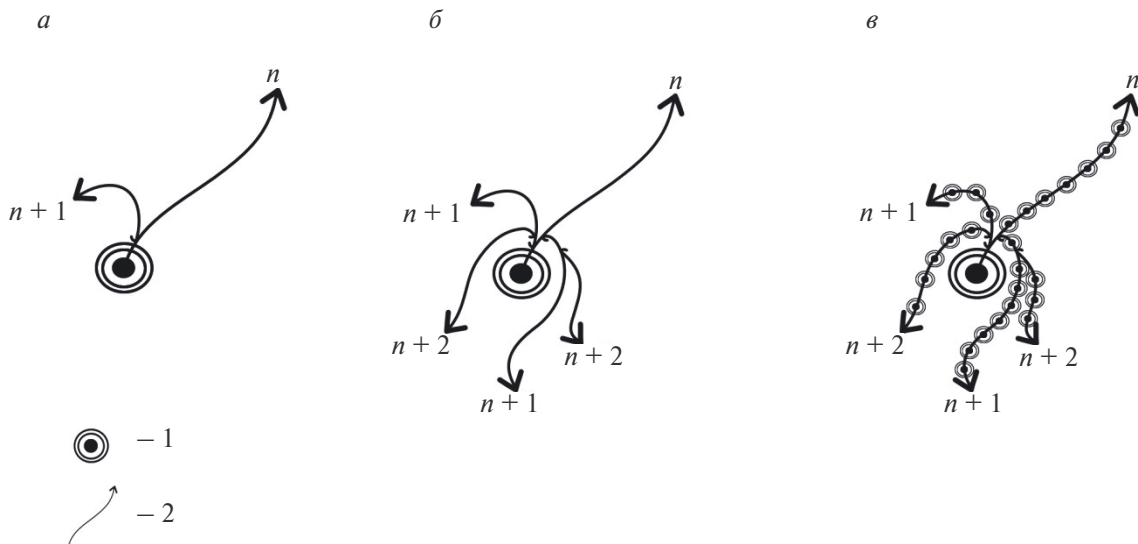


Рис. 3. Схема образования подушки *C. baldaccii*: а, б — нарастание плагиотропных побегов в радиальном направлении от центра к периферии, в — формирование пазушных апогеотропных розеточных побегов. 1 — розеточный побег, 2 — безрозеточный побег.

не происходит. При этом стоит отметить, что плагиотропные полурозеточные побеги в процессе роста лишь на ранних этапах осуществляют вегетативное разрастание (рис. 3а, б). После формирования плагиотропных полурозеточных побегов происходит наращивание числа пазушных апогеотропных розеточных побегов, обеспечивающих заполнение центра подушки (рис. 3в).

МК безрозеточные, обладают анизотропным ростом (рис. 4). Первый вегетационный сезон МК находится в состоянии ассимилирующего побега, на второй сезон переходит к формированию генеративных органов. Таким образом, МК развиваются в течение двух вегетационных периодов, т.е. являются дициклическими. Соцветие представлено дихазием с двумя или большим количеством цветков, нередко МК имеет лишь один терминальный цветок. Благодаря хорошо развитой зоне верхнего торможения с удлиненными междоузлиями флоральные элементы эффективно выносятся над поверхностью подушки для более успешного экспонирования.

***C. biflora*.** Растение образует плотную моноподиально нарастающую плоскую, шпалерную подушку (рис. 5). Многолетние вегетативные побеги имеют исключительно розеточное строение. Модель побегообразования — **моноподиальная розеточная** с базитонией. Вегетативное разрастание происходит на ранних этапах онтогенеза, в результате чего образуется небольшое число

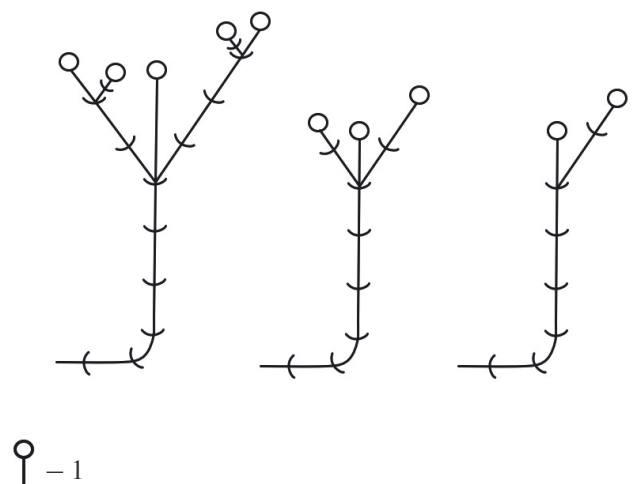
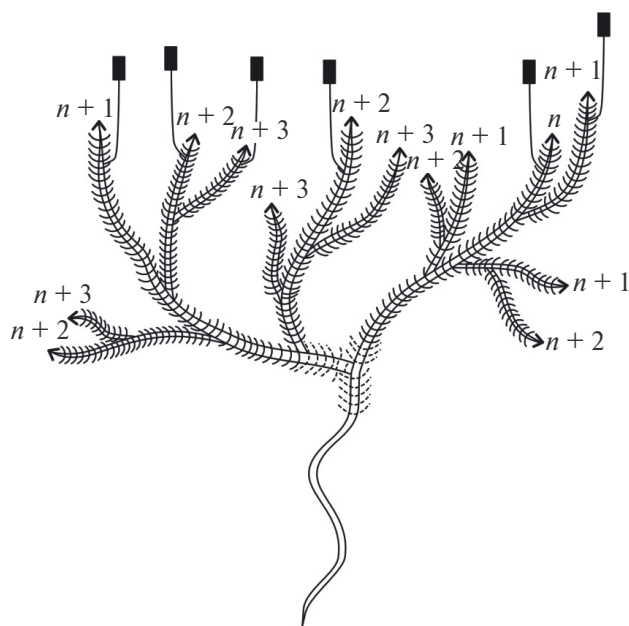


Рис. 4. Схема строения МК *C. baldaccii*. 1 — цветок.

осей ($n + 1$, $n + 2$). На следующих этапах развития захват территории растением осуществляется исключительно в центробежном направлении, путем формирования новых побегов на периферии подушки. Таким образом, со временем самая старая часть подушки — центральная — будет отмирать, а само растение распадется на несколько партикул.

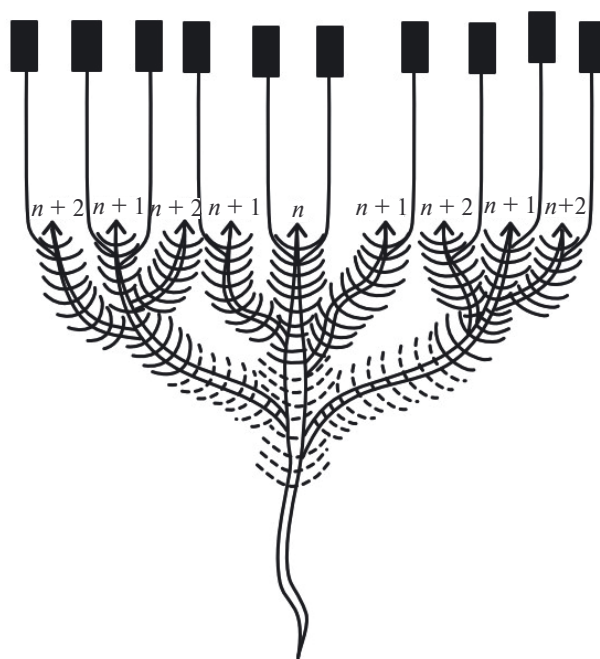
МК устроены крайне просто и имеют либо одиночный цветок с прицветничками, либо два цветка в составе монохазия или три в составе дихазия. Соцветия брактеозные. МК

Рис. 5. Схема строения побегов *C. biflora*.

моноциклические и развиваются из пазушных почек розеточного побега.

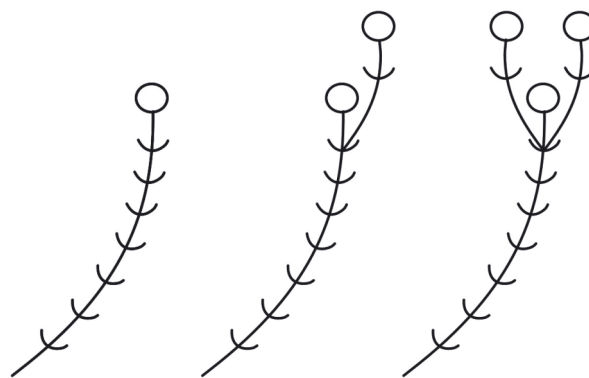
***C. doerfleri*.** Растение в процессе развития образует плотную подушку, состоящую из густо олиственных побегов. Отмершие листья сохраняются на стеблях в основании побегов. Нарастание моноподиальное, однако на ранних этапах онтогенеза из пазушных почек на побеге первого порядка (n) появляются побеги второго порядка ($n+1$) с анизотропным характером роста, которые активно растут в разных направлениях, захватывая ближайшую территорию (рис. 6). С увеличением порядка ветвления побегов рост осей начинает замедляться. На осях четвертого-пятого порядков ($n+3$, $n+4$) вегетативное разрастание прекращается, вероятно, в связи с нехваткой пространства внутри подушки для развития дополнительных побегов. Модель побегообразования — **моноподиальная розеточная** с мезотонией. Развитие подушки в онтогенезе растения происходит одновременно во многих плоскостях и направлениях.

МК образуются из пазушных почек близ верхушек розеточных побегов и растут ортотропно. Первый вегетационный сезон МК находятся в фазе ассимилирующего розеточного побега, на следующий сезон переходят к цветению, таким образом, МК являются дициклическими. Во время цветения МК занимает псевдотерминальное положение. МК представлено

Рис. 6. Схема строения побегов *C. doerfleri*.

или одним терминальным цветком, двуцветковым монохазием или же дихазием с небольшим числом флоральных элементов (обычно из трех цветков) (рис. 7).

***C. garckeana*.** Растение образует рыхлую моноподиально нарастающую подушку. В начале своего развития ось первого порядка (n) имеет укороченные междоузлия, а затем происходит формирование метамеров с хорошо выраженными междоузлиями. Такой побег продолжительное время нарастает плагиотропно, одновременно с этим из пазушных почек образуются апогеотропные розеточные побеги ($n+1$). Вегетативное разрастание осуществляется за счет плагиотропных моноподиально нарастающих

Рис. 7. Схема строения МК *C. doerfleri*.

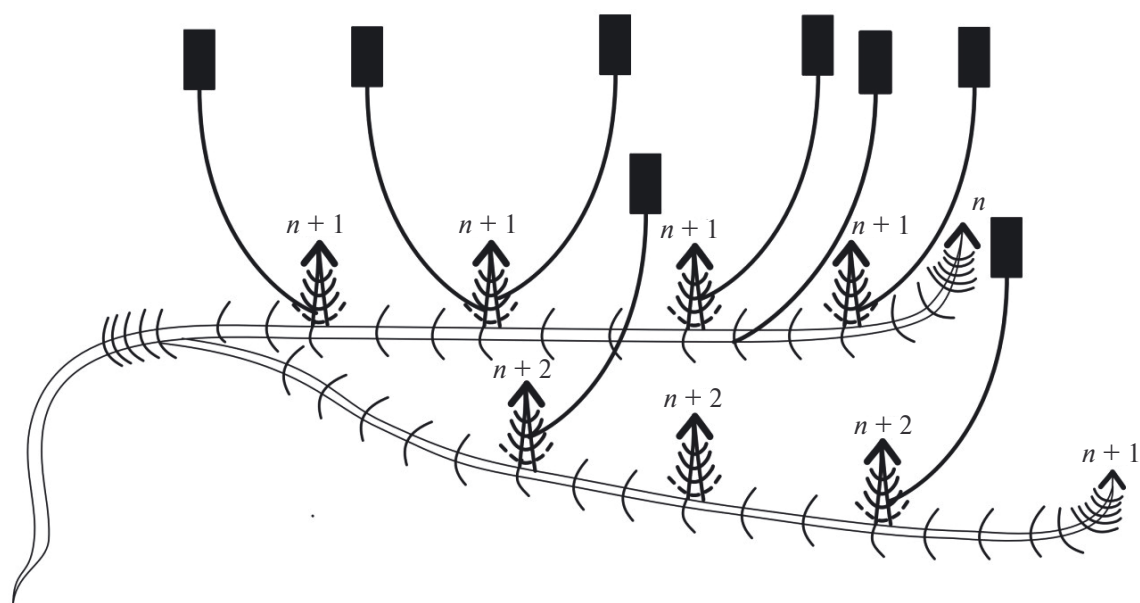


Рис. 8. Схема строения побегов *C. garckeana*.

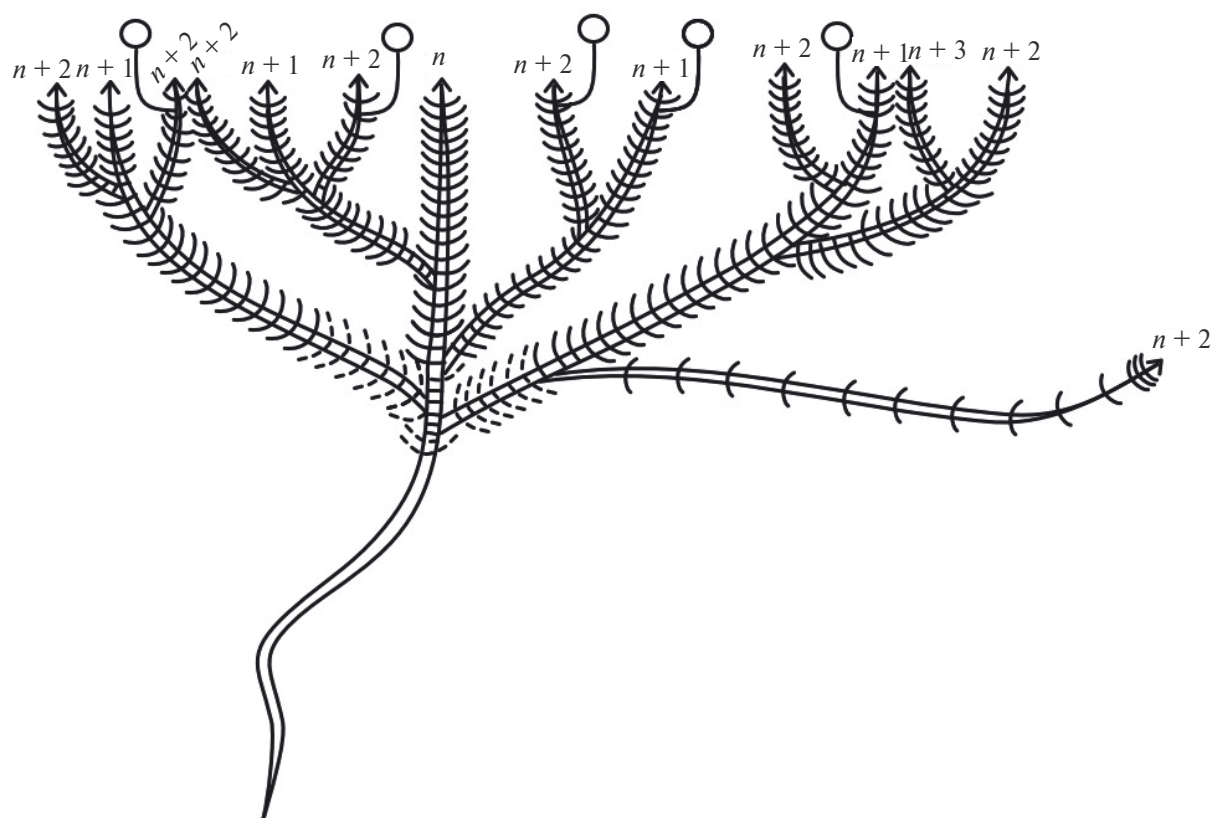


Рис. 9. Схема строения побегов *C. sedoides*.

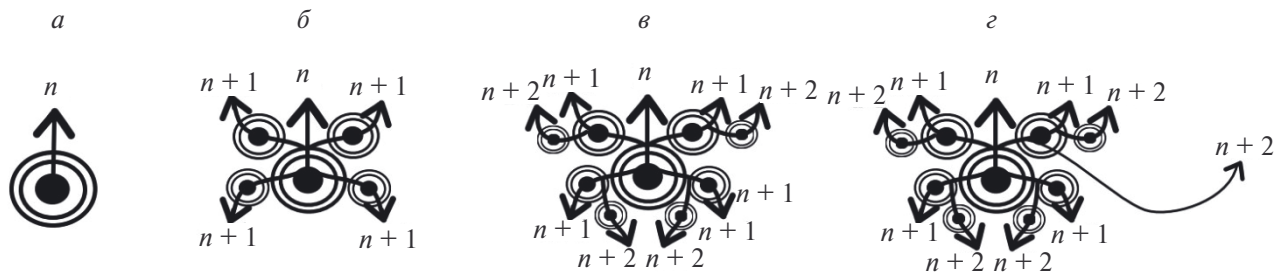


Рис. 10. Схема образования подушки *C. sedoides*: а – формирование побегов розеточного типа, б, в – развитие побегов с укороченными междоузлиями, г – формирование плагиотропного полурозеточного побега.

полурозеточных побегов, которые берут свое начало, как правило, в базальной части побега первого порядка (n). Таким образом, наблюдается последовательное образование полурозеточных побегов и на них пазушных побегов с укороченными междоузлиями (розеточных), следовательно, модель побегообразования у *C. garckeana* **моноподиальная плагиотропно-полурозеточная–ортотропно-розеточная** с мезотонией (рис. 8). Способ формирования подушки схож с таковым у *C. baldaccii*. В начале онтогенеза происходит захват пространства, а затем заполнение подушки за счет развития розеточных побегов (рис. 3).

МК развиваются из почек после периода покоя. Первый вегетационный сезон МК переживают в стадии ассимилирующего побега, на второй сезон переходят к цветению, т.е. МК являются дициклическими. МК обладают анизотропным ростом, хорошо олиственные с сильно развитой зоной обогащения. Из-за анизотропного характера роста МК цветоножки у базально расположенных цветков имеют большую длину, чем у верхних флоральных элементов. Это позволяет экспонировать цветки на более-менее одинаковой высоте от субстрата.

***C. sedoides*.** Растение образует сплошную почвопокровную подушку (рис. 9). На ранних этапах онтогенеза формируется побег розеточного типа (рис. 10а). Рост оси первого порядка продолжается на протяжении длительного времени, одновременно с этим из пазушных почек развиваются боковые побеги, которые тоже имеют укороченные междоузлия (рис. 10б, в). При этом ось первого порядка всегда характеризуется более продуктивным ростом. Таким образом, *C. sedoides* имеет **моноподиальную розеточную** модель побегообразования с мезотонией. Отмершие листья в основании побегов сохраняются внутри подушки на протяжении долгого времени и обеспечивают ее плотное заполнение.

После формирования небольшой подушки в онтогенезе наступает этап, при котором

растение образует побеги с более выраженными междоузлиями полурозеточного типа, осуществляющие функцию захвата дополнительной территории, находящейся поблизости от основного растения (рис. 10г). Такие побеги образуются достаточно редко и обладают исключительно плагиотропным ростом.

МК моноциклические, с апогеотропным ростом, развиваются из пазушных почек розеточных побегов и, как правило, представлены одиночным цветком на цветоносе.

ОБСУЖДЕНИЕ

Стратегии роста при моноподиальном нарастании. В табл. 2 приведены основные биоморфологические характеристики, которые были описаны в результатах работы. Из полученных данных можно выделить несколько принципиально отличных стратегий роста:

1. Центробежное разрастание:

а) активное вегетативное разрастание на ранних этапах онтогенеза с формированием моноподиально нарастающей розеточной подушки, а затем крайне медленное равномерное центробежное разрастание путем редкого бокового ветвления на более поздних этапах онтогенеза (*C. arctica* и *C. biflora*);

б) активное вегетативное разрастание на ранних этапах онтогенеза с формированием моноподиально нарастающей розеточной подушки с дальнейшим развитием плагиотропных полурозеточных побегов для расселения и захвата территории в радиальных направлениях (*C. sedoides*).

2. Векторное разрастание:

а) активное вегетативное разрастание с ветвлением до $n + 3$, $n + 4$ порядков и дальнейшим “затуханием” процесса образования

Таблица 2. Основные биоморфологические характеристики модельных видов *Cherleria*

	<i>C. arctica</i>	<i>C. baldaccii</i>	<i>C. biflora</i>	<i>C. doerfleri</i>	<i>C. garckeana</i>	<i>C. sedoides</i>
Модель побегообразования	Моноподильная розеточная	Моноподильная плагиотропно-полурозеточная-ортоотропно-розеточная	Моноподильная розеточная	Моноподильная розеточная	Моноподильная плагиотропно-полурозеточная-ортоотропно-розеточная	Моноподильная розеточная
Морфология подушки	Подушка плотная, заполненная, шпалерная	Рыхлая, объемная	Подушка плотная, заполненная, шпалерная	Плотная, объемная	Рыхлая, объемная	Подушка плотная, заполненная, шпалерная
Характер ветвления	Базитонное	Мезотонное	Базитонное	Мезотонное	Мезотонное	Мезотонное
Наличие специализированных побегов для захвата пространства	Нет	Плагиотропные полурозеточные побеги	Нет	Нет	Плагиотропные полурозеточные побеги	Плагиотропные побеги полурозеточного типа
Стратегия роста	Центробежное разрастание	Векторное разрастание с помощью полурозеточных плагиотропных побегов с последующим заполнением внутреннего пространства подушки за счет ортоотропных розеточных побегов	Центробежное разрастание	Векторное разрастание путем активного ветвления на ранних этапах развития, с последующим “затуханием” процесса образования боковых осей	Векторное разрастание с помощью полурозеточных плагиотропных побегов с последующим заполнением внутреннего пространства подушки за счет ортоотропных розеточных побегов	Центробежное разрастание с редким появлением радиально направленных боковых специализированных побегов полурозеточного типа
МК	Моноциклические, просто устроенные, ортоотропные	Дициклические, анизотропные	Моноциклические, просто устроенные, ортоотропные	Дициклические, ортоотропные	Дициклические, анизотропные	Моноциклические, ортоотропные

боковых осей, ввиду нехватки пространства внутри сформированной моноподиально нарастающей розеточной подушки (*C. doerfleri*);

б) формирование на ранних этапах онтогенеза полурозеточных побегов с хорошо выраженными междоузлиями и исключительно плагиотропным характером роста с последующим развитием на них ортотропных или же анизотропных розеточных побегов (*C. baldaccii* и *C. garckeana*).

Взаимосвязь биоморфологических характеристик и молекулярно-генетических данных. Как видно из полученных данных (табл. 2), наиболее схожими биоморфологическими характеристиками обладают *C. arctica* и *C. biflora*. У представителей двух этих видов наблюдаются одинаковые стратегии роста, отсутствие специализированных побегов для захвата пространства, а также моноподиальная розеточная модель побегообразования. По молекулярно-генетическим данным (Dillenberger, Kadereit, 2014), *C. biflora* (входит в кладу А) имеет базальное положение на филогенетическом древе и является сестринской для всех остальных групп внутри монофилетического р. *Cherleria*. Из этого следует, что данный таксон, эволюционная линия которого отделилась от общего предка раньше других групп, обладает наибольшим количеством плезиоморфных черт. *C. arctica* (входит в кладу В) также занимает базальное положение по отношению к кладе С, к которой относятся все остальные из исследованных видов (табл. 1). Таким образом, можно сказать, что такие признаки, как моноподиальная розеточная модель побегообразования, базитония и стратегия центробежного разрастания, которая приводит к формированию плотной шпалерной заполненной подушки, являются “исходными”, плезиоморфными чертами для этого рода.

Представители *C. baldaccii* и *C. garckeana* обладают принципиально иной стратегией роста. Для быстрого захвата доступной территории на ранних этапах онтогенеза растения образуют полурозеточные плагиотропные побеги с хорошо выраженными междоузлиями. Можно предположить, что наличие подобных побегов является апоморфной чертой, сближающей эти два вида. Предположение о близкородственных отношениях между *C. baldaccii* и *C. garckeana* подтверждается актуальными молекулярно-генетическими данными (Moore et al., 2021), согласно которым эти два

вида занимают сестринское положение на филогенетическом древе.

Представители *C. doerfleri*, образующие плотные объемные подушки с характерной векторной стратегией роста, по своим биоморфологическим характеристикам занимают промежуточное положение между видами с плезиоморфными чертами *C. arctica* и *C. biflora* (моноподиальная розеточная модель побегообразования, отсутствие специализированных побегов расселения, центробежная стратегия роста) и видами с апоморфными признаками *C. baldaccii* и *C. garckeana* (моноподиальная плагиотропно-полурозеточная—ортотропно-розеточная модель побегообразования, наличие специализированных плагиотропных полурозеточных побегов, векторная стратегия роста). При этом следует отметить, что на филогенетическом древе положение *C. doerfleri* остается не до конца очевидным, ввиду различных топографий деревьев в зависимости от выбора метода анализа данных.

Представители вида *C. sedoides* обладают розеточной моноподиально нарастающей моделью побегообразования и формируют плотно заполненную шпалерную подушку, в чем очевидно сходство с представителями видов *C. arctica* и *C. biflora*. Однако стратегия разрастания их различна, в частности, наличием “расселяющих” вегетативных побегов полурозеточного типа, которые осуществляют захват пространства в векторном направлении. Таким образом, у *C. sedoides* также наблюдается ряд переходных черт. Положение *C. sedoides* на филогенетическом древе тоже не является однозначным.

ВЫВОДЫ

1. К наиболее значимым биоморфологическим характеристикам для использования в таксономических целях внутри р. *Cherleria*, относятся: модель побегообразования, стратегия роста, морфология подушки, наличие или отсутствие специализированных плагиотропных побегов для захвата территории, строение МК и ритмика его развития.
2. У видов *Cherleria* имеются две группы стратегий роста — с центробежным и с векторным разрастанием при моноподиальном характере нарастания побегов.
3. Исходя из молекулярно-генетических данных, можно предположить, что такие биоморфологические признаки, как моноподиальная розеточная модель побегообразования и стратегия

центробежного разрастания, являются плезиоморфными, а моноподиальная плагитропно-полурозеточная—ортотропно-розеточная модель побегообразования и стратегия векторного разрастания — апоморфными.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит экспериментальных исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Актуальные проблемы современной биоморфологии, 2012 / Под ред. Савиных Н.П. Киров: Радуга — ПРЕСС. 610 с.
- Барыкина Р.П., 1971. Особенности первых этапов онтогенеза *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L. // Бот. журн. Т. 56. № 7. С. 921–931.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология: Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 1. 667 с.
- Гатицук Л.Е., 1994. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей. С. 18–19.
- Гатицук Л.Е., 1995. Комплементарные модели побега и их синтез // Бот. журн. Т. 80. № 6. С. 1–4.
- Зайченко С.Г., Зернов А.С., 2021. Биоморфология в таксономии растений, на примере кавказских *Minuartia* s.l. (Caryophyllaceae) // Журн. общ. биологии. Т. 85. № 5. С. 368–381.
- Савиных Н.П., 2008. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров: Вятский государственный университет. С. 47–69.
- Серебряков И.Г., 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука. 391 с.
- Серебряков И.Г., 1954. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах // Доклады совещания по стационарному геоботаническому исследованиям. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 145–159.
- Серебряков И.Г., 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 378 с.
- Серебряков И.Г., 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.: Изд-во АН СССР. Т. 3. С. 146–208.
- Серебрякова Т.И., 1977. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 82. Вып. 5. С. 112–128.
- Серебрякова Т.И., 1981. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: Структура, спектры и эволюция. М.: Наука. С. 161–179.
- Серебрякова Т.И., 1987. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритмы развития высших растений: Межвузовский сб. науч. тр. М.: МГПИ им В.И. Ленина. С. 1–19.
- Современные подходы к описанию структуры растений, 2008 / Под ред. Савиных Н.П., Боброва Ю.А. Киров: ООО “Лобань”. 355 с.
- Хохряков А.П., Мазуренко М.Т., 1968. Типы побегов и их эволюция у жимолостных // Бюл. ГБС. Вып. 70. С. 64–69.
- Шафранова Л.М., 1968. Анатомическая структура побегов *Potentilla fruticosa* L., *P. parviflora* Fisch. и *P. bifurca* L. в связи с переходом от кустарничков к травам у лапчаток (*Potentilla* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Вып. 1. С. 140–154.
- Шафранова Л.М., 1980. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биологии. Т. 41. № 3. С. 437–447.
- Шафранова Л.М., 1981. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука. С. 179–212.
- Шафранова Л.М., 1993. Растение как объект гомологизации // Жизненные формы: онтогенез и архитектура. М.: Прометей. С. 219–222.
- Шафранова Л.М., Гатицук Л.Е., 1994. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки: Межвузовский сб. науч. тр. М.: Прометей. С. 6–7.
- Dillenberger M.S., Kadereit J.W., 2014. Maximum polyphyly: Multiple origins and delimitation with plesiomorphic characters require a new circumscription of *Minuartia* (Caryophyllaceae) // Taxon. V. 63. № 1. P. 64–88.
- Fior S., Karis P.O., Casazza G., Minuto L., Sala F., 2006. Molecular phylogeny of the Caryophyllaceae (Caryophyllales) inferred from chloroplast *matK* and nuclear rDNA ITS sequences // Am. J. Bot. V. 93. P. 399–411.
- Greenberg A.K., Donoghue M.J., 2011. Molecular systematics and character evolution in Caryophyllaceae // Taxon. V. 60. P. 1637–1652.
- Harbaugh D.T., Nepokroeff M., Rabeler R.K., McNeill J., Zimmer E.A., Wagner W.L., 2010. A new lineage-based tribal classification of the family Caryophyllaceae // Int. J. Plant Sci. 171. P. 185–198.

- McNeill J., 1962. Taxonomic studies in the Alsinoideae I: Genetic and infrageneric groups // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. V. 24. P. 79–155.
- Moore A.J., Dillenberger M.S., 2017. A conspectus of the genus *Cherleria* (*Minuartia* s.l., Caryophyllaceae) // Willdenowia. V. 47. № 1. P. 5–14.
- Moore A.J., Kadereit J.W., 2013. The evolution of substrate differentiation in *Minuartia* series *Laricifoliae* (Caryophyllaceae) in the European Alps: *in situ* origin or repeated colonization? // Am. J. Bot. V. 100. P. 2412–2425.
- Moore A.J., Messick J.A., Kadereit J.W., 2021. Range and niche expansion through multiple interspecific hybridization: A genotyping by sequencing analysis of *Cherleria* (Caryophyllaceae) // BMC Ecol. Evol. V. 21. Art. 40.
- Troll W., 1964. Die Infloreszenzen. Bd 1. Jena: Fischer Verlag. 615 p.

Models of shoot formation in plants in light of molecular-genetic data, with representatives of *Minuartia* s.l. (Caryophyllaceae) as a case study.

I. Monopodial models

S. G. Shatova*, A. S. Zernov**

Lomonosov Moscow State University
Leninskie Gory, 1, Bld. 12, Moscow, 119991 Russia

*E-mail: zaychenko_so@mail.ru

**E-mail: zernov72@yandex.ru

Molecular phylogeny has gained a crucial role for plant taxonomy in recent years. In some cases sequence comparison of the chloroplasts or nuclear genes and even whole genomes led to novel and unexpected results in taxonomic positions. For example, after publication of phylogenetic data a genus *Minuartia* s.l. was considered to be a paraphyletic group and subjected to taxonomic revision according to cladistics concepts. As a result, several new genera were identified and some genera were restored including *Cherleria* L., which includes 19 species. The genus *Cherleria* is of particular interest due to significant habitual differences in its representatives. Thus, to clarify the relationships between intergeneric taxa a search for new taxonomically significant traits is needed. For these purposes, the biomorphological characteristics of representatives of six model species of *Cherleria* were studied. In the article the most significant biomorphological characteristics such as the model of shoot formation, the morphology of the cushion, the nature of shoot branching, the presence or absence of specialized vegetative shoots for capturing space, the growth strategy and the structure of the monocarpic shoot are proposed to aid for identification of taxonomic position. Analysis of the biomorphological features of the studied species identified four growth strategies: a) the strategy of centrifugal growth; b) the strategy of centrifugal growth with the rare appearance of radially directed lateral specialized shoots of the semi-rosette type; c) the strategy of vector growth by active branching at the early stages of development, with subsequent “fading” in formation of lateral axes; d) the strategy of vector growth with the help of semi-rosette plagiotropic shoots with the subsequent filling of the internal space of the cushion due to orthotropic rosette shoots. Comparison of molecular phylogeny and biomorphology data allows us to identify biomorphological apomorphies: monopodial plagiotropic-semi-rosette–orthotropic-rosette model of shoot formation with specialized semi-rosette shoots for capturing territory, the presence of dicyclic monocarpic shoots, as well as plesiomorphies: monopodial rosette model of shoot formation, formation of a densely filled cushion, monocyclic, simply arranged monocarpic shoots. Based on these data, we put forward an assumption that for the genus *Cherleria* the initial model of shoot formation was the monopodial rosette model.