



ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ



СОДЕРЖАНИЕ

Том 85, номер 6, 2024

(воспроизводится в журнале “Current Contents”)

Морфогенетические эффекты длительной селекции линий американской норки (<i>Neogale vison</i> Schreber, 1777) по признакам оборонительного поведения: внутри- и межвидовые аспекты <i>А. Г. Васильев, М. В. Чибирик, М. А. Некрасова, М. А. Степанова, О. В. Трапезов</i>	425
Биомаркеры стресса у массовых прибрежных амфипод и двустворчатых моллюсков в условиях градиента солености и загрязнения (Белое море) <i>Н. А. Березина</i>	445
Стратегия “биологического хеджирования ставок” в ценопопуляциях <i>Heracleum mantegazzianum</i> Sommier & Levier (Apiaceae) на Европейском Северо-Востоке России <i>И. В. Далькэ, Р. В. Малышев, И. Г. Захожий, И. Ф. Чадин</i>	460
Структура индивидуальной изменчивости морфологических признаков пыльцы рода <i>Physalis</i> L. (Solanaceae) и способы ее интерпретации (генезис или морфоз) <i>А. Е. Пожидаев, В. В. Григорьева, А. Н. Семенов</i>	474
Модели побегообразования растений в свете молекулярно-генетических данных, на примере представителей <i>Minuartia</i> s.l. (Caryophyllaceae). I. Моноподиальные модели <i>С. Г. Шатова, А. С. Зернов</i>	503

CONTENTS

Vol. 85, No. 6, 2024

(Indexed in “Current Contents”)

- Morphogenetic effects of long-term selection of American mink (*Neogale vison* Schreber, 1777) strains on characters of defensive behavior: Intra- and interspecific aspects
A. G. Vasil'ev, M. V. Chibiryak, M. A. Nekrasova, M. A. Stepanova, O. V. Trapezov 425
- Biomarkers of stress in common coastal amphipods and bivalves under salinity gradient and pollution influence (the White Sea)
N. A. Berezina 445
- Bet-hedging strategies in *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) populations in European Northeast Russia
I. V. Dalke, R. V. Malyshev, I. G. Zakhozhiy, I. F. Chadin 460
- The structure of individual variability of pollen morphological features of the genus *Physalis* L. (Solanaceae) and methods of its interpretation (genesis or morphoses)
A. E. Pozhidaev, V. V. Grigoryeva, A. N. Semenov 474
- 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 503
-
-

УДК 574.3:575.2:576.3

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ДЛИТЕЛЬНОЙ СЕЛЕКЦИИ ЛИНИЙ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*NEOGALE VISON SCHREBER, 1777*) ПО ПРИЗНАКАМ ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ: ВНУТРИ- И МЕЖВИДОВЫЕ АСПЕКТЫ

© 2024 г. А. Г. Васильев^{1, *}, М. В. Чибиряк¹, М. А. Некрасова²,
М. А. Степанова^{2, 3}, О. В. Трапезов^{2, 4, **}

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

²Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН
пр. акад. Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090 Россия

³Новосибирский государственный аграрный университет
ул. Добролюбова, 160, Новосибирск, 630039 Россия

⁴Новосибирский государственный университет
ул. Пирогова, 1, Новосибирск, 630090 Россия

*E-mail: vag@ipae.uran.ru

**E-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 10.02.2024 г.

После доработки 10.08.2024 г.

Принята в печать 23.11.2024 г.

Со времен Чарльза Дарвина изучение механизмов доместикации животных как модели быстрых эволюционных преобразований имеет общеприкладное значение. Методы геометрической морфометрии (ГМ) позволяют оценить морфогенетические изменения, происходящие при доместикации. На примере экспериментальных линий американской норки *Neogale vison*, селектированных на агрессивное и ручное поведение, с помощью методов ГМ между ними установлены существенные различия по центроидным размерам и форме нижней челюсти. В качестве контролей использовали клеточных неселектированных и диких норок канадской популяции. Селекция привела к увеличению центроидных размеров мандибул у агрессивных и их уменьшению у ручных норок. Наибольшие различия по форме мандибул с учетом зубного ряда проявились между линиями агрессивных и ручных норок, а половые различия выражены в меньшей мере. Дестабилизация развития мандибул, косвенно оцененная по величине объема внутригруппового морфопространства (V_m) вдоль первых трех канонических осей, оказалась наиболее выражена у самцов и самок линии ручных норок, что прямо согласуется с теорией дестабилизирующего отбора Д.К. Беляева. Наименьшие значения V_m у обоих полов линии агрессивных норок также отражают ограничение нормального развития. Таким образом, после 16–17 поколений селекции норок на агрессивное и ручное поведение обнаружены морфогенетические эффекты, выраженные в дивергенции формы их нижней челюсти, сопровождающиеся дестабилизацией развития и отражающие высокую скорость экспериментальной доместикации (по Д.К. Беляеву). Дифференциация линий агрессивных и ручных американских норок по форме мандибул превышает уровень половых различий и сопоставима со степенью морфологического расхождения между клеточными и дикими канадскими особями вида. Она сопровождается морфологическим хиатусом и формально близка к подвидовому рангу внутривидовых морфологических различий (речь не идет о “рукотворных” подвидах) по сравнению с морфологической дивергенцией американской норки от другого вида — колонка *Mustela sibirica*. Морфогенетические эффекты селекции американской норки по оборонительной реакции на человека демонстрируют высокий адаптационный и эволюционный потенциалы этого инвазивного вида.

DOI: 10.31857/S0044459624060016, EDN: TREKRX

Начиная с работ Дарвина (Darwin, 1868), изучение механизмов domestikации животных как модели быстрых эволюционных преобразований имеет общебиологическое значение. В первую очередь это обусловлено необходимостью моделирования и выявления процессов быстрой эволюции видов при снижении ценотического контроля из-за усиления антропогенного воздействия на естественные сообщества в сочетании с климатогенными изменениями и инвазиями чужеродных видов (Дгебуадзе, 2014). Домestikация видов в составе биоты некоторыми авторами рассматривается как один из аспектов прямого и косвенного антропогенного влияния на биоту (Kaiser et al., 2015).

Проблема domestikации животных и связанных с ней морфологических изменений привлекала внимание многих исследователей (Беляев, 1972; Belyaev, 1979; Трут, 1981; Беляев, Трут, 1989; Трапезов, 2012; Kaiser et al., 2015; Singh et al., 2017). В исследованиях научной школы Д.К. Беляева (Трапезов, 1987; Беляев, Трут, 1989; Харламова и др., 2000; Трут и др., 2021) обосновано влияние отбора по признакам оборонительного поведения на изменчивость ряда видов млекопитающих: серебристо-черная лисица *Vulpes vulpes fulvus* (Canidae: Carnivora), серая крыса *Rattus norvegicus* (Muridae: Rodentia) и американская норка *Neogale vison* Schreber, 1777 (Mustelidae: Carnivora).

Д.К. Беляев считал, что геном может действовать в стрессовых условиях как система, способная продуцировать изменчивость (Belyaev, 1979). Результаты экспериментальной domestikации привели Д.К. Беляева к идее *дестабилизирующего отбора* как антитезы отбора стабилизирующего (Belyaev, 1979). Существо его концепции заключалось в том, что движущий отбор, направленный на признаки, изменчивость которых в сильной степени сопряжена с изменчивостью функционального состояния регулятивных систем онтогенеза, обладает дестабилизирующей функцией.

При domestikации лисиц в результате селекции известны появление пегости в окраске, изменение формы хвоста и ушей, изменение вокализации, гормонального фона, а также размеров и пропорций черепа (Трут и др., 1991, 2021; Трапезов, 2012). “Домestikационный синдром” как комплекс морфологических признаков, типичных для domestikцированных животных, обсуждается со времен Дарвина (Darwin, 1868). В последнее время предполагается, что гормональные и морфогенетические изменения, возникающие при domestikации, связаны с ранним

формированием клеток нервного гребня (NCC — neural crest cell), при изначальном дефиците которых, вероятно, развивается “домestikационный синдром” (Wilkins et al., 2014), причем прекурсивно затрагивается развитие ряда тканей, включая пигментные клетки, а также надпочечник, зубы и кости лицевой части черепа.

Интродукция американской норки (*Neogale vison*) из разных районов Канады и США в Европу ради получения новых пушно-меховых ресурсов привела к формированию устойчивых локальных популяций этого чужеродного вида в новых условиях (Данилов, Туманов, 1976; Кораблев и др., 2018; Gálvez-López et al., 2022). При этом изменился состав автохтонных сообществ и резко сократилась численность популяций некоторых аборигенных видов. Американская норка, ставшая конкурентом европейской норки *Mustela lutreola* (Mustelidae: Carnivora), во многих местах вытеснила этот аборигенный автохтонный вид (Maran et al., 1998; Pödra et al., 2013; Кораблев и др., 2018).

Микроэволюционный потенциал американской норки и ее способность к быстрым селективным изменениям можно оценить на животных, содержащихся на зверофермах. Подходящей моделью для решения этой задачи могут служить линии *N. vison*, созданные на экспериментальной звероферме ИЦиГ СО РАН (г. Новосибирск) путем длительной селекции по признакам оборонительного поведения. В итоге проведенного отбора на агрессивное и ручное поведение у американской норки проявились изменения в окраске мехового покрова (Трапезов, 1987, 2012), напоминающие сходные явления у аналогичных линий серебристо-черных лисиц (Трут и др., 2021). На начальной стадии селекции для агрессивных и ручных норок были выявлены межлинейные изменения размеров осевого черепа и нижней челюсти (Харламова и др., 2000).

Межлинейные различия отражают главным образом результаты селекции по признакам оборонительного поведения норок, т.е., с одной стороны, формирование агрессивной линии, а с другой — линии с выраженными свойствами “доместицированных” особей. Известно, что у дикой американской норки достаточно велики половые различия (Gálvez-López et al., 2022). Поэтому планировалось оценить, каковы по сравнению с ними межлинейные различия, а также изменяется ли у клеточных линий селектированных животных степень полового диморфизма по сравнению с неселектированными.

Нерешенными остались также вопросы о том, в какой мере и в каком направлении изменился морфогенез экспериментальных групп американских норок после длительной селекции по признакам оборонительного поведения, и каков размах этих морфологических изменений по сравнению с различиями между клеточными и дикими формами, а также заведомо другими видами куньих.

Подчеркнем, что ответы на поставленные вопросы крайне важны в общебиологическом отношении, поскольку разные виды могут быть подвержены доместикизации в разной степени (Lord et al., 2020; Трут и др., 2021). В настоящее время еще недостаточно известно, каковы морфогенетические проявления этих изменений у американской норки (Gálvez-López et al., 2022). До сих пор не ясно, насколько общи эффекты, наблюдаемые при “доместикационном синдроме” (Wilkins et al., 2014) как для американской норки, так и ряда других доместичированных видов млекопитающих.

В последние десятилетия в биологии широко применяются методы геометрической морфометрии (ГМ) (Rohlf, Slice, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011; Singh et al., 2017), позволяющие отдельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов. ГМ допускает возможность морфогенетической интерпретации морфологических изменений конфигурации объектов (Zelditch et al., 2004; Sheets, Zelditch, 2013). Это позволяет применить методы ГМ для оценки морфогенетических изменений на примере нижней челюсти экспериментальных линий американских норок. Выбор нижней челюсти в качестве объекта исследования обусловлен тем, что селекция на агрессивное и ручное поведение неизбежно должна была ее затронуть, поскольку сила укуса, а следовательно, проявление агрессии во многом зависят от конфигурации мандибулы и ее зубного ряда (Gálvez-López, Cox, 2022). Селективный процесс часто приводит к морфогенетическим перестройкам, поэтому важно оценить, в какой степени стабилен процесс развития морфологических структур у экспериментальных линий норок по сравнению с неселектированными животными.

Цель работы — оценить соотношения межлинейных и половых различий при сравнении изменчивости размеров и формы нижней челюсти по итогам селекции американской норки на агрессивное и ручное поведение с линией

неселектированных (контрольных) особей, используя методы геометрической морфометрии. Основным интересом состоял в оценке направлений и размаха морфогенетических изменений, связанных с селекцией и доместикацией вида, а также в сопоставлении размаха изменений экспериментальных клеточных линий американской норки с величиной ее удаления в морфопространстве от дикой канадской популяции и заведомо другого вида (колонка) при оценке фенотипической пластичности и микроэволюционного потенциала вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужила краниологическая коллекция, полученная в ходе работ по селекции линий американской норки на агрессивное и ручное поведение на экспериментальной звероферме ИЦиГ СО РАН под руководством д.б.н. О.В. Трапезова, а также линия контрольных неселектированных животных (см. Трапезов, 1987, 2012). Селекция по признакам оборонительного поведения через 16–17 поколений привела в одном направлении к формированию линии агрессивных норок, а в противоположном — к линии ручных. Параллельно поддерживалась линия неселектированных клеточных особей. Общий коллекционный материал представлен 436 экз., но в данной работе использовали 180 экз. нижних челюстей особей клеточного разведения. Случайным образом из имеющейся большой музейной коллекции в каждой из трех линий были сформированы выборки, разделенные по полу и равные по числу наблюдений ($n = 30$).

В качестве контрольной группы, относительно которой можно судить о направлениях селективных преобразований морфогенеза американских норок, использовали клеточных неселектированных животных, содержащихся одновременно с экспериментальными линиями. Это позволяет выявить направления их фенотипических изменений и степень взаимной дифференциации в морфопространстве, т.е. иметь условные точки отсчета селективных изменений для агрессивных и ручных самцов и самок *N. vison*. Все особи клеточного содержания являются сеголетками, однородны в возрастном отношении (7 мес.) и получены в одном и том же сезоне (ноябрь). Известно, что в возрасте 7 мес. особи обоих полов у американской норки уже во многом приближаются по размерам и пропорциям к зрелым особям. Выборки клеточных

самцов и самок неселектированных сеголеток были сформированы параллельно в том же возрасте. Дополнительным контролем послужила выборка самцов диких американских норок, добытая в 1933 г. в провинции Альберта (Wood Buffalo Park, Conibear Lake) в Канаде (число изученных мандибул $n = 20$) в возрасте от 1+ до 3+. Коллекция была передана в музей ИЭРиЖ УрО РАН в конце 50-х годов XX века при обмене с Национальным музеем Канады. Этот материал позволяет оценить степень изменения размеров и формы мандибул у клеточных американских норок по сравнению с одной из диких популяций вида.

При оценке “эволюционной значимости” морфологических различий между линиями селектированных клеточных норок необходимо было соотнести их также с размахом заведомо межвидовых различий. Для сравнения с американской норкой использовали серии мандибул сходных по возрасту взрослых самцов другого вида — колонка *Mustela sibirica* (Mustelidae: Carnivora) ($n = 20$). Материал добыт охотниками на Среднем Урале и передан в музей ИЭРиЖ УрО РАН в 50–60-х годах прошлого века. Сравнение клеточных самцов трех линий с самцами диких американских норок из Канады и самцами другого вида при случайном выравнивании всех выборок по числу наблюдений ($n = 20$) дает возможность корректно оценить относительный размах внутривидовой дифференциации линий *N. vison* относительно дивергенции от *M. sibirica*.

Общий дизайн работы предполагал два этапа сравнений. На первом этапе на равных по числу наблюдений ($n = 30$) выборках самцов и самок трех линий (агрессивных, неселектированных и ручных) клеточных американских норок мы планировали соотнести межлинейные и половые различия, отдельно анализируя изменчивость центроидных размеров и формы мандибул. При этом предполагалось провести межгрупповые сравнения центроидных размеров раздельно для выборок самцов и самок, используя однофакторный дисперсионный анализ, а далее на объединенном материале на основе двухфакторного дисперсионного анализа оценить соотношение влияния факторов “линия” (strain — S), “пол” (gender — G) и их взаимодействия ($S \times G$). Для оценки различий в изменчивости формы мандибулы использовали дискриминантный и канонический анализы. Последовательно оценили влияние факторов “пол” (дискриминантный анализ), “линия” (канонический анализ) и их

сочетанное влияние на изменчивость формы мандибул (канонический анализ). Оценки неустойчивости морфогенеза получили на основе сравнения объемов внутригруппового морфопространства (V_m) (Vasil'ev, 2021) на случайно выравненных по числу наблюдений ($n = 30$) выборках самцов и самок трех линий клеточных норок.

Второй этап работ предполагалось провести исключительно на выборках самцов, выравненных по числу наблюдений ($n = 20$), что было обусловлено ограниченной доступностью музейных материалов из природных популяций. При этом планировали соотнести размах морфологических различий между самцами клеточных линий агрессивных, ручных и неселектированных норок со степенью их дифференциации от самцов дикой канадской популяции американской норки, а также от выборки самцов другого вида — колонка. На данном этапе также использовали данные о центроидных размерах (дисперсионный анализ) и форме мандибул (канонический и кластерный анализы).

Цифровые фотографии нижней челюсти американских норок и колонка с буккальной стороны выполнили с помощью фотоаппарата Canon EOS6000, установленного на штативе, при разрешении 1809×1179 пикселей. На фотографиях ветвей нижних челюстей (рис. 1) разместили 23 метки-ландмарки (landmarks — LM), а также 25 полуландмарок (semi-landmarks — SM), соответствующих трем кривым (curves), и две масштабирующие ландмарки на делениях измерительной линейки (ruler). В программе MorphoJ 1.7a (Klingenberg, 2011) провели генерализованный прокрустов анализ (GPA) с применением метода наименьших квадратов (Rohlf, Slice, 1990). Процедура GPA включала суперимпозицию конфигураций ландмарок: трансляцию, масштабирование и ротацию с последующим вычислением прокрустовых координат (Procrustes coordinates). Косвенную оценку размеров мандибул выполнили на основе вычисления их центроидного размера (centroid size — CS) как квадратного корня из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой из ландмарок (Rohlf, Slice, 1990). Для приведения к одному масштабу в программе CoordGen6f пакета IMP (Zelditch et al., 2004) использовали ландмарки, размещенные на делениях линейки, для представления CS в миллиметрах. Оценку вероятной аллометрии мандибул норок согласно существующим рекомендациям (Zelditch et al., 2004) выполнили

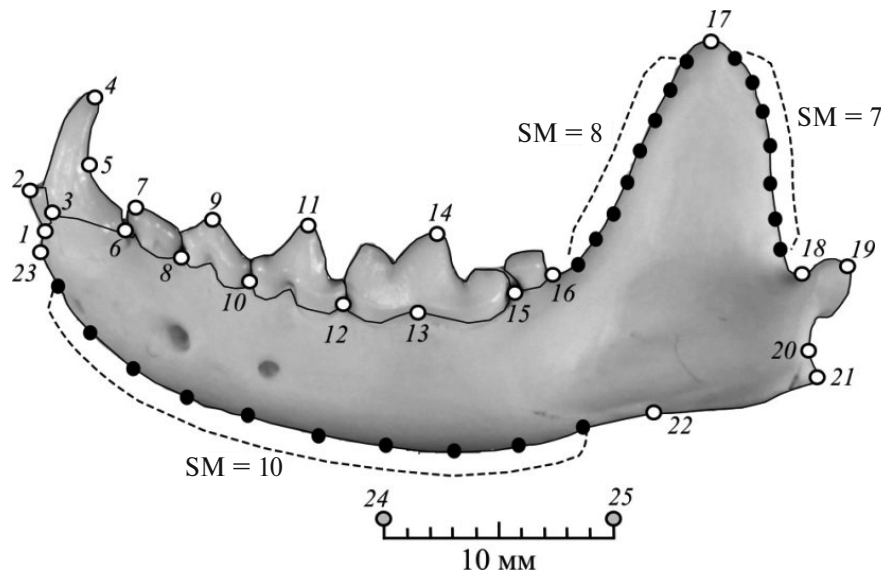


Рис. 1. Локализация меток-ландмарков – LM (1–23), полуландмарков – SM (черные кружки) и масштабирующих ландмарков (24–25) на фотографии нижней челюсти американской норки с буккальной стороны.

на основе регрессии первой главной компоненты (PC1) на значения натурального логарифма CS отдельно по каждой выборке самцов и самок в каждой линии. Межгрупповые различия конфигураций нижней челюсти и ее зубного ряда оценили на основе дискриминантного и канонического анализов прокрустовых координат.

Предварительно с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way ANOVA) оценили устойчивость расстановки оператором ландмарков и формирования кривых в виде полуландмарков, используя их повторное размещение. Показано, что между повторными расстановками как ландмарков, так и полуландмарков межгрупповые различия были статистически незначимы (для фактора повторной расстановки ландмарков $p = 0.5598$, для фактора повторного размещения полуландмарков вдоль кривых $p = 0.9995$, а при взаимодействии факторов – $p = 0.9972$). Полученный результат указывает на стабильность расстановки меток оператором и не требует использования усредненных значений координат ландмарков.

Поскольку два фактора изменчивости – “линия” (S) и “пол” (G) – могли оказывать параллельное влияние на ростовые процессы и во избежание влияния ошибки первого рода, мы применили двухфакторный дисперсионный анализ центроидных размеров (CS) мандибул между изученными линиями с учетом их половой принадлежности. Выраженность полового диморфизма

центроидного размера оценили по формуле: $SDM = |(x_F / x_M) - 1| \times 100$ (Россолимо, Павлинов, 1974), где x_F – среднее значение CS у самок, а x_M – у самцов.

По итогам канонического анализа вычисляли матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D), характеризующие степень дифференциации выборок. Для оценки степени половых различий при многомерном сравнении формы черепа использовали квадратированные обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между выборками самцов и самок в каждой линии с оценкой их значимости. Дополнительно вычисляли матрицу Прокрустовых дистанций (Pd), по которой для каждой выборки рассчитывали средние меры уникальности – MMU (mean measure of uniqueness; Васильев, 2005). Оценку корреляции матриц D и Pd проводили на основе теста Мантеля (Mantel test). По матрице Pd на основе метода невзвешенного парного группирования выборок по средним значениям (UPGMA) выполнили кластерный анализ.

Для косвенной оценки уровня внутригрупповой нестабильности морфогенеза использовали показатель Vm – объем внутригруппового морфопространства (Vasil’ev, 2021), заключенного внутри выпуклой оболочки (convex hull; Blonder, 2018), построенной по множеству наружных краевых ординат конкретной группы. Данный метод дополняет хорошо известные методы оценки флуктуирующей асимметрии (FA)

как косвенной меры стабильности развития (Zakharov, 1992; Palmer, 1994). Расчет V_m проведен по значениям первых трех канонических переменных (CV1–CV3), вычисленных по прокрустовым координатам. Число наблюдений для выборок самцов и самок всех линий клеточных норок было предварительно выравнено после процедуры случайной выбраковки и в каждой из них составило $n = 30$. Поэтому показатель V_m позволяет получить сопоставимые между выборками характеристики рассеивания ординат особей в морфопространстве. Чем больше значение V_m и в большей мере наблюдается рассеивание их ординат в морфопространстве, указывающее на расширение веера морфогенетических траекторий (Vasil'ev, 2021), тем менее стабильно протекает развитие группы особей. В благоприятных условиях, т.е. при минимальном стрессе в процессе развития, величина V_m меньше, чем при неблагоприятных условиях.

Для вычисления объемов внутригруппового морфопространства (V_m) использовали надстройку (add-in) CalculateVolume (автор А.Г. Курсанов) для Microsoft Office Excel, написанную на основе встроенной MatLab функции convhull, позволяющей определить объем выпуклой оболочки конечного множества точек (3D convex hull). Вычислить V_m можно также на основе R-программы hypervolume (Blonder, 2019). Для оценки стандартной ошибки измерения V_m ($\pm SE$) применили технику ресэмплинга методом бутстрепа со случайным повторным замещением (bootstrap with replacement) объектов в выборках (Efron, Tibshirani, 1986) на основе 10 повторных циклов.

Однородность выборочных дисперсий определили с помощью теста Левена (Levene's test) для средних значений. При проведении традиционных дисперсионных анализов для проверки соответствия распределения переменных нормальному закону использовали W-тест Шапиро–Уилка (Shapiro–Wilk W-test). Для определения размера эффекта (effect size) применяли показатель η^2 Коэна (Cohen, 1992). При множественном сравнении выборок значимость различий оценили с помощью однофакторного и двухфакторного дисперсионных анализов (One-way and Two-way ANOVA), а также использовали непараметрический аналог ANOVA – H-тест Краскела–Уоллиса при сравнении объемов внутригрупповых морфопространств (V_m) выборок. Парные сравнения выполнили на основе апостериорного Q-теста Тьюки (post-hoc Tukey's Q-test), а при сравнении V_m – с помощью теста

Манна–Уитни (Mann–Whitney test). Для оценки соотношения вкладов факторов “линия”, “пол” и их взаимодействия в межгрупповую изменчивость вдоль канонических переменных применили метод непараметрического многомерного ANOVA (PERMANOVA). Расчеты выполнены на основе пакетов программ TPS (Rohlf, 2017a, b), PAST 4.12 (Hammer et al., 2001), MorphoJ 1.07a (Klingenberg, 2011) и IMP 6.0 (Zelditch et al., 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Дифференциация клеточных американских норок после селекции: соотношение межлинейных и половых различий

1.1. Сравнение центроидных размеров нижней челюсти. Результаты сравнения величин центроидных размеров (CS) мандибул с учетом стандартных ошибок ($\pm SE$) между контрольными (неселектированными) и экспериментальными группами самцов и самок линий норок представлены на рис. 2. На основе однофакторного дисперсионного анализа значений CS самцов трех линий между ними установлены значимые различия ($F = 14.0$; d.f. = 2, 87; $p < 0.0001$; тест Левена – $p = 0.2795$; W-тест Шапиро–Уилка: 0.9819; $p = 0.2441$). При аналогичном сравнении CS между линиями самок также получены достоверные различия ($F = 25.3$; d.f. = 2, 87; $p < 0.0001$;

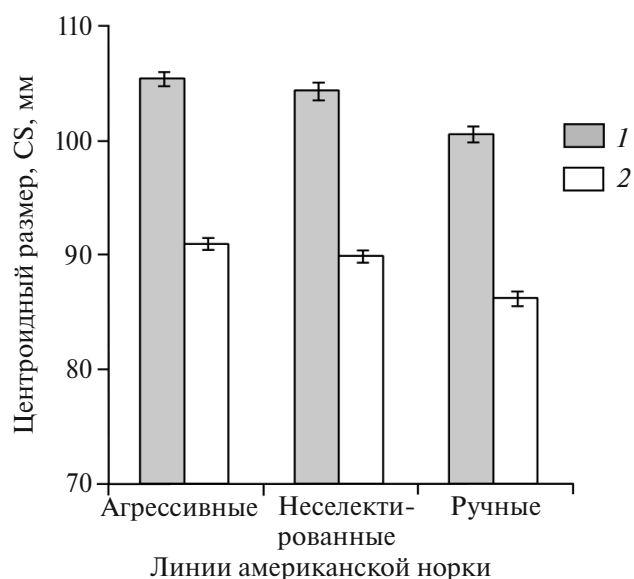


Рис. 2. Сравнение средних центроидных размеров CS (с учетом стандартных ошибок $\pm SE$) между самцами (1) и самками (2) линий агрессивных, неселектированных и ручных клеточных американских норок.

Таблица 1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа центроидных размеров (CS) нижней челюсти самцов и самок линий агрессивных, ручных и неселектированных американских норок с учетом размера эффекта

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	<i>F</i>	Уровень значимости (<i>p</i>)	Размер эффекта (η^2)
Линия (S)	736.300	2	368.100	36.020	<0.0001	0.297
Пол (G)	9310.000	1	9310.000	911.100	<0.0001	0.841
S × G	0.016	2	0.008	0.001	0.9992	0.00001
Остаточная	1778.000	174	10.220			
Общая	11824.316	179				

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены значимые размеры эффекта.

тест Левена — $p = 0.5001$; W-тест Шапиро–Уилка: 0.9799 ; $p = 0.1786$). При парном сравнении значений CS между всеми вариантами выборок самцов и самок разных линий на базе апостериорного Q-теста Тьюки выявлены значимые различия, за исключением сравнений между парами агрессивных и неселектированных, как самцов — $Q = 1.593$ ($p = 0.5006$), так и самок — $Q = 2.23$ ($p = 0.2620$). Самки всех линий имели значимо меньший центроидный размер мандибул, чем самцы ($Q = 36.31$; $p < 0.0001$). Показатель полового диморфизма *SDM* для CS у агрессивных норок составил 13.65, у неселектированных — 13.82, а у ручных — 14.28.

В результате двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 1) установлено, что наибольшее влияние на изменчивость CS оказывает пол, причем доля дисперсии, обусловленной половым диморфизмом норок, составила 78.74% от общей дисперсии. Различия по CS между линиями были тоже значимы, а доля межгрупповой дисперсии составила 6.23%. Влияние взаимодействия факторов “линия” и “пол” ($S \times G$) оказалось пренебрежимо мало и незначимо (см. табл. 1). По принятой Коэном (Cohen, 1992) системе оценок, характеристики размера эффекта (effect size) между линиями превысили средний уровень ($\eta^2 = 0.297 > 0.15$), а половые соответствовали высокому уровню различий ($\eta^2 = 0.841 > 0.50$). Иными словами, различия центроидных размеров мандибул между линиями агрессивных, неселектированных и ручных животных выражены существенно меньше половых.

1.2. Сравнение формы нижней челюсти. Результаты оценки половых различий по форме нижней челюсти у клеточных американских норок, полученные с помощью линейного

дискриминантного анализа прокрустовых координат при сравнении групп самцов и самок (без учета их линейной принадлежности), представлены на рис. 3. В итоге дискриминантного анализа выявлены существенные половые различия по форме нижней челюсти (Лямбда Уилкса (Wilks's Λ) = 0.09393; $D = 6.3713$; T^2 Хотеллинга (Hotelling's T^2) = 1867.3; d.f._{1,2} = 95, 179; $F = 24.888$; $p < 0.0001$). Корректность классификации при

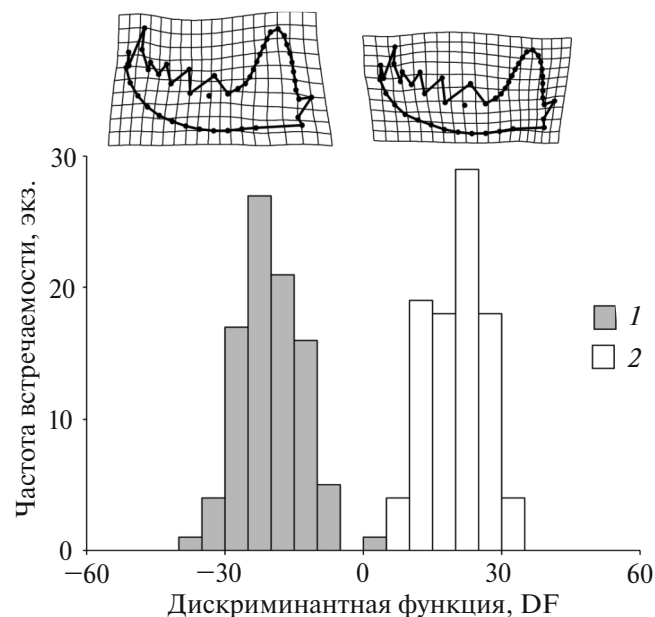


Рис. 3. Итоги линейного дискриминантного анализа (LDA) прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти в выборках самцов (1) и самок (2) американской норки без учета принадлежности к линии. Контурные конфигурации мандибул (outlines), встроенные в сплайны деформационных решеток соответствуют гистограммам распределений сравниваемых выборок.

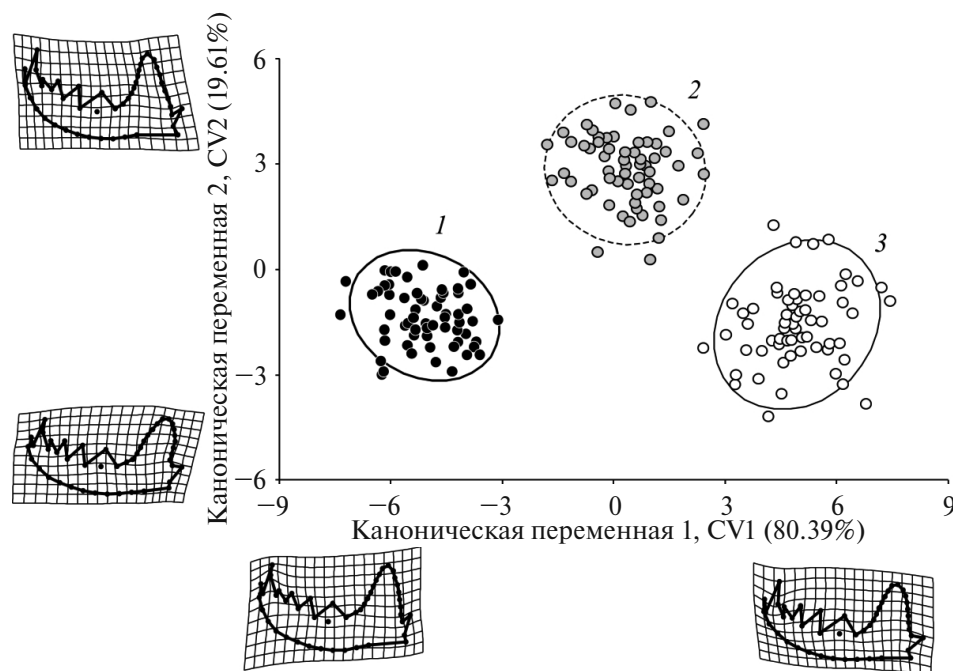


Рис. 4. Результаты канонического анализа (CVA) прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти линий агрессивных (1), неселектированных (2) и ручных (3) американских норков. Контурные конфигурации мандибул (outlines) соответствуют минимальным и максимальным значениям ординат вдоль канонических переменных на этом и последующих рисунках (коэффициент преувеличения (exaggeration coefficient) — 3.0).

дискриминации полов составила 99%, а после проведения процедуры кросс-валидационной (cross-validation) проверки на основе джекнаиф (jackknife) тестирования объектов она сохранилась высокой — 95.6%. На рис. 3 видно, что нижняя челюсть самцов имеет относительно более высокое тело, увеличенные клыки, смещенные в каудальном направлении угловой и сочленовный отростки и в краниальном направлении — венечный отросток. Мандибула самок отличается от таковой у самцов противоположными чертами строения и более грацильна.

Сравнение объединенных по полу выборок трех линий клеточных норков провели с помощью канонического анализа прокрустовых координат мандибул (рис. 4). Межгрупповая изменчивость вдоль обеих канонических переменных оказалась значимой ($p < 0.0001$). На рисунке видно, что эллипсоиды, объединяющие 95% внутригрупповой дисперсии линий норков, последовательно расположены вдоль первой канонической оси: слева — объединенная выборка агрессивных норков, в середине — неселектированных, а справа — ручных. Выборки практически не перекрываются, причем области рассеивания ординат агрессивных и ручных норков полностью разобщены в морфопространстве, т.е. между ними

наблюдается четкий морфологический hiatus. На рис. 4 видно, что форма мандибул и зубов агрессивных норков отличается от таковой у ручных относительно более высоким телом, удлиненным клыком и отклонившимся в дорзальном направлении сочленовным отростком. У ручных норков наблюдаются противоположные тенденции.

Результаты канонического анализа прокрустовых координат при оценке взаимной дифференциации формы нижней челюсти между самцами и самками разных линий клеточных норков в общем морфопространстве представлены в табл. 2. Межгрупповая изменчивость вдоль всех пяти канонических осей оказалась статистически значимой ($p < 0.0001$). В табл. 2 приведены соотношения значений центроидов выборок с учетом стандартных ошибок, а также величин межгрупповых дисперсий и оценок их значимости вдоль первых трех канонических переменных (CV1–CV3). Первые три канонические переменные характеризуют около 89.6% межгрупповой дисперсии, т.е. достаточно полно отражают основную изменчивость формы мандибул сравниваемых выборок. Результаты канонического анализа в виде взаимного размещения эллипсоидов выборок в общем морфопространстве представлены на рис. 5.

Таблица 2. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, отражающих изменчивость формы мандибул самцов и самок линий агрессивных, неселектированных и ручных американских норок вдоль первых трех канонических переменных

Линия, пол, статистические характеристики	Каноническая переменная		
	CV1	CV2	CV3
Центроиды выборок ($\pm SE$)			
АМ – агрессивные самцы	4.916 $\pm$ 0.163	2.480 $\pm$ 0.208	1.268 $\pm$ 0.166
АФ – агрессивные самки	5.274 $\pm$ 0.179	–2.424 $\pm$ 0.170	–3.545 $\pm$ 0.161
NM – неселектированные самцы	–0.496 $\pm$ 0.179	4.410 $\pm$ 0.172	0.607 $\pm$ 0.168
NF – неселектированные самки	0.091 $\pm$ 0.191	–4.326 $\pm$ 0.174	4.034 $\pm$ 0.209
ТМ – ручные самцы	–4.611 $\pm$ 0.210	2.789 $\pm$ 0.174	–0.704 $\pm$ 0.205
ТФ – ручные самки	–5.501 $\pm$ 0.158	–2.934 $\pm$ 0.184	–1.739 $\pm$ 0.168
Итоги канонического анализа			
Λ Уилкса (Wilks’s Λ)	0.0001	0.0012	0.0152
Собственные числа	18.8025	12.0971	6.0473
Доля дисперсии, %	45.58	29.32	14.66
Число степеней свободы (d.f.)	25	16	9
Критерий хи-квадрат (χ^2)	1712.05	1191.47	743.11
Уровень значимости	$p < 0.00001$	$p < 0.00001$	$p < 0.00001$

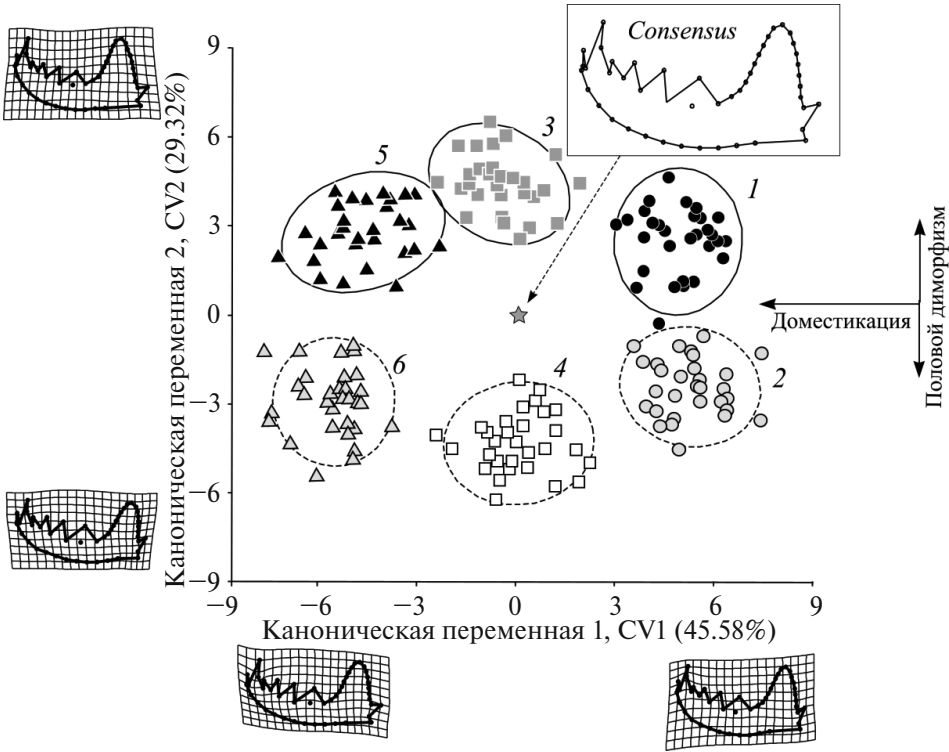


Рис. 5. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти самцов (нечетные номера) и самок (четные номера) агрессивных (1, 2), неселектированных (3, 4) и ручных (5, 6) американских норок. Стрелки – направления межгрупповой изменчивости, соответствующие факторам “линия” и “пол”.

Таблица 3. Оценка значимости результатов непараметрического многомерного двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way PERMANOVA) канонических переменных (CV1–CV5), характеризующих различия в изменчивости формы мандибул самцов и самок линий агрессивных, неселектированных и ручных американских норок

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	<i>F</i>	Уровень значимости (<i>p</i>)
Линия (S)	3892.30	2	1946.20	388.96	< 0.0001
Пол (G)	1922.20	1	1922.20	384.18	< 0.0001
Взаимодействие (S × G)	1116.70	2	558.34	111.59	< 0.0001
Остаточная (Residual)	870.60	174	5.00		
Общая (Total)	7801.80	179			

Таблица 4. Матрица обобщенных расстояний Махаланобиса (*D*) между выборками из линий агрессивных (самцов – AM, самок – AF), неселектированных (самцов – NM, самок – NF) и ручных (самцов – TM, самок – TF) американских норок (все дистанции статистически значимы – *p* < 0.0001)

Выборки норок	AM	AF	NM	NF	TM	TF
AM	0	7.847	7.989	10.021	10.474	12.484
AF	7.847	0	10.145	9.777	12.063	11.538
NM	7.989	10.145	0	9.856	6.432	9.844
NF	10.021	9.777	9.856	0	10.456	8.563
TM	10.474	12.063	6.432	10.456	0	7.010
TF	12.484	11.538	9.844	8.563	7.010	0

Вдоль первой канонической переменной (CV1), на которую пришлось около 45.6% межгрупповой дисперсии, проявились различия между линиями (см. табл. 2, рис. 5). Вторая каноническая ось (CV2), характеризующая 29.3% дисперсии, в основном отражает половые различия. Судя по знакам центроидов выборок (табл. 2), все центроиды агрессивных норок размещены в области положительных значений CV1, а у ручных – отрицательных. У всех групп самцов вдоль CV2 наблюдаются отрицательные величины центроидов, а у всех групп самок – положительные. Соответственно, все полигоны изменчивости групп самок расположены в верхнем ряду в области положительных значений CV2 (рис. 5). Вдоль третьей канонической переменной (CV3) проявились различия (около 14.7% дисперсии) между выборками самцов разных линий и одновременно выражена их нивелировка у соответствующих выборок самок.

Для общей оценки соотношения влияния данных факторов на проявление изменчивости формы нижней челюсти провели двухфакторный непараметрический многомерный дисперсионный анализ (Two-way PERMANOVA) всех пяти канонических переменных (CV1–CV5). Результаты анализа приведены в табл. 3. Из таблицы следует, что фактор “линия” (S) по совокупности

канонических переменных наиболее весомо влияет на изменчивость формы мандибул, а фактор “пол” (G) по величине воздействия ему уступает, о чем можно судить по соотношению долей, соответствующих факторам дисперсий (доля дисперсии, обусловленной фактором S – 49.89%, а фактором G – 24.64%). Интересно, что взаимодействие факторов (S × G) также значимо (доля его дисперсии – 14.31%), т.е. в данном направлении изменчивости половые различия по форме мандибул у представителей разных линий норок проявились по-разному.

В результате расчетов ни в одной из отдельно изученных выборок самцов и самок линий норок клеточного содержания значимой регрессионной зависимости между формой мандибулы (по PC1) и размерами центроида (CS) не обнаружили. Доли объясненной регрессии колебались при этом от 1.09 до 7.82%, а уровень их значимости – от *p* = 0.5754 до *p* = 0.1279, поэтому выявленные межгрупповые различия формы мандибул норок не обусловлены эффектами аллометрии.

На основе матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (табл. 4) оценены парные межгрупповые дистанции. Из таблицы следует, что при сравнении выборок как самцов, так и самок

наибольшие различия выявлены между линиями агрессивных и ручных норок, а неселектированные занимают между ними промежуточное положение. Половые различия по форме мандибулы у всех линий высоко значимы. Наибольшая степень полового диморфизма (табл. 4) обнаружена у неселектированных норок ($D^2 = 97.14$), наименьшая — у ручных ($D^2 = 49.14$), промежуточная по величине — у агрессивных ($D^2 = 61.58$).

1.3. Оценка объема внутригруппового морфопространства как показателя нестабильности развития. Результаты множественных межгрупповых сравнений объемов внутригрупповых морфопространств (V_m) вдоль первых трех канонических переменных, полученные отдельно для самцов и для самок трех линий клеточных американских норок на основе Н-теста Краскела—Уоллиса, представлены в табл. 5. В обоих случаях как у самцов, так и у самок выявлены значимые межгрупповые различия. У обоих полов минимальные средние значения V_m наблюдаются в линии агрессивных норок, а наибольшие — в линии ручных. Промежуточные средние значения V_m обнаружены в линии неселектированных клеточных норок. С помощью теста Манна—Уитни установлено, что как у самцов, так и у самок при множественном парном сравнении выборок все межлинейные различия по V_m статистически значимы (уровни значимости между выборками самцов: $p < 0.01349$ — $p < 0.00054$; между выборками самок: $p < 0.01598$ — $p < 0.00052$).

В итоге двухфакторного дисперсионного анализа значений V_m влияние фактора “линии” (S), “пола” (G) и их взаимодействия (S × G) были также статистически значимыми ($p < 0.001$). Однако доля дисперсии, обусловленной влиянием фактора “линия”, составила 54.4%, т.е. оказалась существенно выше доли дисперсии за счет

влияния фактора “пол” — 14.2% и доли дисперсии, связанной с взаимодействием факторов — 7.1%.

2. Дифференциация клеточных и диких американских норок между собой и от другого вида — колонка (на примере самцов)

2.1. Центроидные размеры. При однофакторном дисперсионном анализе центроидных размеров мандибулы самцов трех линий клеточных особей, дикой канадской популяции и колонка выявлены значимые различия ($F = 117.1$; d.f. = 4, 95; $p < 0.00001$; тест Левена — $p = 0.1351$; W-тест Шапиро—Уилка: 0.9832; $p = 0.2339$). При множественном парном сравнении на основе Q-теста Тьюки установлено, что различия между всеми клеточными и дикой выборками американской норки обусловлены меньшими размерами нижней челюсти у линии ручных норок ($CS = 100.68 \pm 0.99$). В то же время самцы дикой канадской выборки близки по размерам мандибулы ($CS = 105.23 \pm 0.66$) к самцам линий агрессивных (105.25 ± 0.72) и неселектированных (103.89 ± 0.93) клеточных норок и статистически от них не отличаются (соответственно, $Q = 0.027$, $p = 0.9998$ и $Q = 1.609$, $p = 0.6678$). При этом данные выборки по размерам мандибул значимо (от $p = 0.0399$ до $p = 0.0014$) отличаются от более мелких самцов линии ручных норок. Размер нижней челюсти самцов колонка достоверно меньше по величине CS (85.58 ± 0.58) по сравнению со всеми сравниваемыми группами самцов американской норки ($p < 0.0001$).

2.2. Сравнение формы мандибул и иерархия отношений выборок по степени их морфологической дифференциации. Рассмотрим результаты сравнения по форме мандибулы самцов клеточных линий американской норки с выборками канадских диких самцов этого вида и самцов заведомо другого вида (колонка) с помощью

Таблица 5. Результаты сравнения объемов внутригрупповых морфопространств (V_m) на основе непараметрического Н-теста Краскела—Уоллиса раздельно для самцов и для самок клеточных линий агрессивных, неселектированных и ручных американских норок (приведены средние значения V_m с учетом стандартных ошибок $\pm SE$)

Линия клеточных норок	Самцы	Самки
Агрессивные	6.20 ± 0.51	9.27 ± 0.38
Неселектированные	8.49 ± 0.61	11.39 ± 0.23
Ручные	12.51 ± 0.54	12.52 ± 0.27
Н-тест Краскела—Уоллиса	22.01	22.08
Число степеней свободы (d.f.)	2	2
Уровень значимости (p)	< 0.0001	< 0.0001

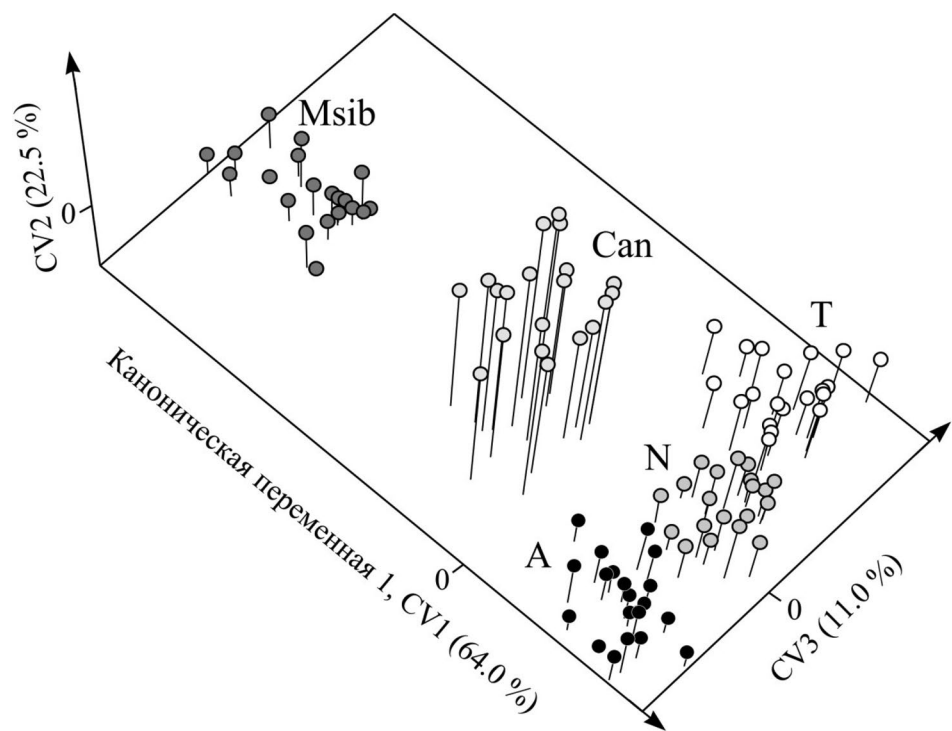


Рис. 6. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти самцов клеточных линий агрессивных (A), неселектированных (N) и ручных (T) американских норок, дикой канадской популяции (Can) этого вида и другого вида — колонка (Msib).

канонического анализа (рис. 6). Из рисунка следует, что размах внутривидовых морфологических различий между клеточными самцами линий агрессивных и ручных американских норок достаточно велик. Он лишь немного меньше того уровня различий в морфопространстве, который проявился между всеми выборками самцов клеточных норок и самцами дикой канадской популяции этого вида. Степень дифференциации самцов колонка от выборок самцов клеточных и диких американских норок существенно превышает размах морфологических различий между последними (рис. 6).

Поскольку корреляция Мантеля между матрицами обобщенных расстояний Махаланобиса (D) и Прокрустовых дистанций (Pd) оказалась существенной ($R = 0.93$; $p = 0.017$), мы использовали в дальнейшем сравнении только матрицу Pd (табл. 6). Величина Pd между выборками агрессивных и ручных норок составила 0.0208, т.е. превысила значения Pd между агрессивными и неселектированными, а также ручными и неселектированными. Наименьшая Прокрустова дистанция выборки самцов диких канадских норок обнаружена с клеточными неселектированными самцами (0.0283), т.е. лишь немного

Таблица 6. Матрица Прокрустовых дистанций (Pd) по форме мандибул и мера средней уникальности (MMU) между выборками самцов агрессивных (A), неселектированных (N) и ручных (T) клеточных американских норок, диких самцов этого вида из Канады (Can) и другого вида — колонка (Msib) (все дистанции статистически значимы — $p < 0.001$)

Выборки	A	N	T	Can	Msib	MMU
A	0.000	0.0136	0.0208	0.0288	0.0557	0.0297
N	0.0136	0.000	0.0180	0.0283	0.0578	0.0294
T	0.0208	0.0180	0.000	0.0301	0.0492	0.0295
Can	0.0288	0.0283	0.0301	0.000	0.0507	0.0345
Msib	0.0557	0.0578	0.0492	0.0507	0.000	0.0534



Рис. 7. Результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы Прокрустовых дистанций (Pd) между выборками самцов клеточных линий агрессивных, неселектированных и ручных американских норок, дикой канадской популяции этого вида и другого вида — колонка. В узлах ветвления указаны значения статистической поддержки (%).

превысила дистанцию между наиболее дифференцированными линиями агрессивных и ручных норок.

Все выборки клеточных линий и дикой канадской популяции американской норки примерно в равной мере удалены от выборки другого вида — колонка. Мера средней уникальности (MMU) для выборки диких канадских норок 0.0345 близка к значению общей средней MMU , равной 0.0353, но меньше него, т.е. центроид этой выборки, располагаясь недалеко от центра общего морфопространства, смещен ближе к центроиду выборок клеточных норок своего вида (см. рис. 6). Показатель MMU , характеризующий уровень морфологического своеобразия (morphological disparity) другого вида — колонка, составил 0.0534.

На рис. 7. представлены результаты кластерного анализа (UPGMA) матрицы Прокрустовых дистанций (Pd). В структуре кластера выделились две клады, характеризующие выборки разных видов — американской норки и колонка. Клада американской норки разделилась на дифференцированную ветвь дикой канадской популяции и субкластер клеточных норок, в котором с относительно высокой статистической поддержкой обособленное положение заняла выборка ручных самцов.

ОБСУЖДЕНИЕ

В рамках многолетнего и уникального по масштабам эксперимента, начатого под руководством Д.К. Беляева (Belyaev, 1979; Беляев, Трут, 1989; Трапезов, 2012; Трут и др., 2021), который

был нацелен на воспроизведение процесса доместикизации у модельных видов млекопитающих, сделана попытка моделирования некоторых моментов эволюционного процесса и оценки связи отбора и изменчивости. Развитие Д.К. Беляевым представлений о роли поведения в механизмах одомашнивания диких животных явилось новой парадигмой в изучении процесса доместикизации и эволюции. Он полагал, что если под давление отбора попадает генетическая компонента, контролирующая поведение и тесно связанная с ключевыми регуляторными локусами, осуществляющими интеграцию развития как единого процесса, то такой отбор способен провоцировать возникновение фенотипических изменений не только в направлении своего действия, но и в других направлениях (Belyaev, 1979; Беляев, Трут, 1989). Наибольшим может быть давление отбора на регуляторные системы организма и чаще проявляется в экстремальных стрессовых условиях. По его представлениям особый дестабилизирующий отбор приводит к увеличению изменчивости, дестабилизации исторически сложившихся паттернов морфогенеза, перестройке и становлению новых адаптивных признаков. Все эти аспекты наблюдались нами в данной работе при анализе изменчивости размеров и формы мандибул на примере экспериментальных линий американской норки.

Обсуждая результаты, полученные в нашем исследовании, следует отметить следующее. Центроидные размеры (CS) мандибул обоих полов у агрессивных клеточных норок в результате селекции возросли по сравнению с особями

контрольной линии неселектированных, а у ручных, напротив, уменьшились. Можно также заключить, что при общем уменьшении мандибул ручных норок у них проявилась тенденция к некоторому усилению полового диморфизма по ее центроидному размеру, а у агрессивных, напротив, — к уменьшению.

Ранее Сидорович с соавт. (Sidorovich et al., 1999) показали, что размеры черепа американских норок, полученных от пушно-меховых звероферм, были крупнее, чем у животных из природных популяций. Сходные выводы были ранее сделаны Линчем и Хайденом (Lynch, Hayden, 1995), изучавшими факторы генетического влияния на изменчивость формы черепа американской норки из диких популяций и фермерских звероводческих хозяйств. На нашем материале на первый взгляд не подтвердилось отмеченное другими авторами увеличение размеров клеточных норок по сравнению с дикими, а также установлено обратное явление — уменьшение CS, характерное для экспериментальной линии ручных. Установлено, что по центроидным размерам мандибул дикие норки не отличаются от агрессивных и неселектированных клеточных. Однако лишь ручные клеточные норки имели достоверно меньшие размеры CS по сравнению со всеми этими группами самцов.

Тем не менее наши результаты могут и не противоречить данным указанных авторов, поскольку имеют два возможных объяснения. В первую очередь можно предположить, что селекция на звероферме по признакам оборонительного поведения не была специально нацелена на общее увеличение размеров клеточных норок. Поэтому относительно большие размеры мандибул, сформировавшиеся в линии агрессивных норок, могут отражать лишь естественный процесс усиления коррелятивных связей размеров животных с их агрессивным поведением. В этом случае наши результаты не подтверждают приведенные выше данные других авторов. Другое объяснение видится более вероятным: относительно более молодые клеточные сеголетки (7 мес.) сравниваются с дикими канадскими норками несколько большего возраста (1–3+). Поэтому можно предположить, что при достижении клеточными норками такого же возраста, размеры их мандибул теоретически могли бы быть несколько больше, т.е. в этом случае могли подтвердиться выводы об относительно больших размерах клеточных норок по сравнению с дикими. Следовательно, наши данные пока не позволили решить эту задачу.

В недавних исследованиях (Gálvez-López et al., 2022; Gálvez-López, Cox, 2022) на основе методов геометрической морфометрии проведено сравнение центроидных размеров и формы черепа и нижней челюсти американской и европейской норок, включая животных из природных популяций. При этом были выявлены значимые половые различия по форме черепа и нижней челюсти у американской норки, что проявилось и в нашем сравнении по форме нижней челюсти. Обнаруженные нами половые различия по размерам нижней челюсти у клеточных норок, сохранившиеся в итоге селекции, подтверждают стабильность проявления полового диморфизма по центроидным размерам. Однако необходимо отметить, что соотношение межлинейных и половых различий по форме нижней челюсти в результате селекции изменилось в пользу межлинейных. Другими словами, размах различий по форме мандибулы между экспериментальными линиями агрессивных и ручных норок превысил размах половых различий между ними. Наибольшие межгрупповые различия в рассмотренном нами варианте канонического анализа самцов и самок клеточных линий пришлось на различия между линиями, а половые по своей выраженности ушли на второй план. Данный феномен весьма показателен, так как позволяет оценить величину морфогенетического эффекта селекции по признакам оборонительного поведения у норок при сопоставлении его с проявлением характерного для вида полового диморфизма.

Итоги селекции линий клеточных норок сопровождались изменением степени полового диморфизма. Если принять за условную исходную норму степень проявления полового диморфизма у неселектированных клеточных норок ($D^2 = 97.14$), то у обеих экспериментальных линий агрессивных и ручных особей он выражен слабее (см. табл. 4). При этом именно у линии ручных норок половой диморфизм был максимально выражен по центроидному размеру, но минимально проявился по форме нижней челюсти ($D^2 = 49.14$). В то же время в отдельно проанализированных выборках самцов и самок каждой клеточной линии аллометрические эффекты не были выражены, т.е. выявленные нами межгрупповые различия не обусловлены проявлением аллометрии мандибул.

Особый интерес представляет обнаруженная нами возможность надежно различить представителей клеточных линий по форме мандибулы,

которая также позволяет судить о величине морфогенетических последствий селекции по признакам поведения. Морфологический хиатус между полигонами изменчивости клеточных агрессивных и ручных норок проявился как у самцов, так и у самок. Поэтому можно заключить, что в результате селекции по признакам поведения произошло существенное изменение морфогенеза мандибул норок, причем доля межлинейной дисперсии превысила долю дисперсии половых различий. Полученные результаты имеют принципиальное значение, поскольку показывают, что в итоге противоположно направленной селекции по признакам оборонительного поведения степень морфологического расхождения агрессивных и ручных животных превысила размах половых различий, характерных для многих видов кунных (Abramov, Tumanov, 2003; Loy et al., 2004; Кораблев и др., 2013; Gálvez-López et al., 2022).

Судя по средним величинам объемов внутривидовых морфопространств V_m у сравниваемых выборок самцов и самок трех линий клеточных норок и результатам множественных сравнений их значений, полученных при ресемплинге, можно утверждать, что как у самцов, так и у самок проявляется одна и та же закономерность. У представителей линии ручных норок средний показатель V_m наибольший, а у агрессивных — наименьший. Величина данного показателя косвенно позволяет судить о степени дестабилизации развития (Vasil'ev, 2021), поэтому для линии ручных норок можно заключить, что у нее проявляется дестабилизация развития мандибулы у обоих полов. Последнее прямо соответствует теории дестабилизирующего отбора Беляева (Belyaev, 1979). На первый взгляд, противоположная картина наблюдается у особей линии агрессивных норок, где проявилось низкое значение V_m у обоих полов. Однако и этот случай, скорее всего, следует также рассматривать как эффект специфической дестабилизации развития особей линии за счет того, что изменчивость в этой линии жестко ограничена узким диапазоном морфогенетических траекторий в морфопространстве. У самцов линии агрессивных норок этот феномен выражен значимо сильнее, чем у самок. У обоих полов неселектированных норок, в отличие от других линий, наблюдаются промежуточные значения V_m . В данном случае, так же как и в линии агрессивных норок, показатель V_m достоверно больше у самок. Можно предполагать, что у самок всех линий высокие значения V_m отражают большее влияние стресса

на процесс развития по сравнению с самцами. Исключением является группа самцов линии ручных норок, у которых объем V_m непропорционально выше по сравнению с самцами других линий, что также косвенно отражает дестабилизацию развития мандибул у этих представителей линии ручных норок.

В исследованиях Стивенса и Кеннеди (Stevens, Kennedy, 2006) и Н.П. Кораблева с соавт. (2018) установлено, что у пространственно удаленных группировок диких американских норок по ряду краниологических промеров проявляется географическая изменчивость. Поскольку это явление наблюдается в диких популяциях вида, можно сделать вывод о его высокой фенотипической пластичности и способности адаптивно изменять морфогенез в разных экологических условиях. В этой связи возникает вопрос о природе относительно быстрых морфогенетических изменений в результате противоположно направленной селекции американской норки по признакам оборонительного поведения. В качестве возможного объяснения можно предложить гипотезу о существовании в природных популяциях вида преадаптивных модификаций морфогенеза, сцепленных с особенностями поведения.

Пул возможных модификаций исходной гетерогенной линии вполне мог содержать ранее возникшие в истории вида потенциальные варианты морфогенеза и связанных с ним черт поведения, на основе которых осуществилась селекция клеточных линий. Изменение поведения в направлении снижения агрессивности может быть адаптивным для вида в годы с высокой плотностью популяции, благоприятные по трофической и иной ресурсной обеспеченности. Напротив, при низкой численности в годы бескормицы и/или неблагоприятные в погодно-климатическом отношении высокая агрессивность может повышать жизнеспособность особей за счет конкурентного преимущества. Поэтому подобные поведенческие черты, обусловленные изменением гормонального фона и особенностями протекания морфогенеза, могут исторически накапливаться в популяции в потенциально доступном модификационном пуле из года в год и быстро “извлекаться” как особые “морфы” в процессе развития при наступлении определенных экологических условий. Приведенный выше пример стабилизации объема внутривидового морфопространства (V_m) в линии агрессивных норок может служить косвенным доказательством фенотипической

реализации и селективного усиления одной из таких модификаций. Проверка предложенной нами гипотезы, к сожалению, не проста и требует поведенческого тестирования отловленных в природе американских норок по признакам оборонительного поведения в годы высокой и низкой численности популяции.

Возможность различить по морфометрии черепа представителей диких и domesticiрованных (убежавших из звероферм) американских норок продемонстрировали ранее Тамлин с соавт. (Tamlin et al., 2009). Полученные этими авторами результаты указывают на высокую фенотипическую пластичность вида, способность его быстро адаптивно модифицироваться и “откликаться” на давление отбора в природных популяциях. Все это хорошо согласуется с нашими данными о селективном отклике экспериментальных линий клеточных норок за 16–17 поколений по форме мандибулы и зубного ряда. Полученные нами результаты также хорошо согласуются с итогами ранее проведенного многомерного сравнения промеров черепа на линиях клеточных американских норок на начальной стадии селекции (Харламова и др., 2000).

Все самцы линии клеточных норок оказались почти в равной мере удалены в морфопространстве от канадских диких. Это означает, что межгрупповая изменчивость (дифференциация) между клеточными норками в результате селекции по признакам оборонительного поведения имеет другое направление в морфопространстве, чем при расхождении клеточных и диких норок. Тем не менее размах дифференциации между агрессивными и ручными клеточными норками близок к величине их расхождения с дикими. Все это еще раз указывает на высокую фенотипическую пластичность вида и отражает относительно высокую эффективность селекции по поведению. Выявленное нами изменение формы мандибулы, а также нарушение конфигурации и расположения нижнего ряда зубов у клеточных ручных норок, по сравнению с неселектированными, можно связать с проявлением у них признаков “доместикационного синдрома” (Wilkins et al., 2014; Lord et al., 2020).

Анализ селективных процессов, протекающих при domestикации модельных видов, позволяет оценить потенциал их возможных быстрых микроэволюционных перестроек (Drake, Klingenberg, 2010). Морфологические различия в итоге экспериментальной domestикации американской норки достигли высокого уровня

внутривидовой дифференциации, который сопоставим со степенью дифференциации между дикими и клеточными норками за время содержания их на зверофермах. Последнее важно в общебиологическом отношении, поскольку в итоге селекции по поведению у такого вида, как американская норка, появляется возможность быстрых адаптивных фенотипических изменений микроэволюционного масштаба.

Согласно ранее существовавшему таксономическому критерию — “правилу 75%”, рекомендованному Э. Майром (1971), уровень подвидовых различий мог быть признан уже при 75% корректной дискриминации особей сравниваемых фенотипов (однородных в фенотипическом отношении выборок, имеющих общее происхождение). В настоящее время этот формальный критерий уже не применяется и может служить лишь неким количественным ориентиром при оценке уровня внутривидовых морфологических различий. Различия по форме мандибул между клеточными линиями агрессивных и ручных американских норок, между которыми проявился морфологический hiatus, обеспечивают возможность 100% дискриминации их особей, включая самцов и самок. Это прямо указывает на высокий уровень морфологической дифференциации сравниваемых экспериментальных линий, который формально выше, чем 75% Э. Майра. В нашем случае речь не идет о создании “рукотворных” подвидов, но можно заключить, что результаты разнонаправленной селекции американских норок по оборонительному поведению на звероферме привели к быстрому (за относительно малое число поколений) формированию устойчивых изменений морфологии нижней челюсти, формально приближающихся к внутривидовому уровню морфологических различий подвидового ранга.

Согласно Бадяеву (Badyaev, 2014), изменения морфогенеза, вызванные стресс-индуцированными эпигенетическими изменениями, способствуют быстрому формированию “функционально интегрированных адаптивных модификаций”. Известны примеры трансгенерационных эпигенетических эффектов и на поведение животных (Jensen, 2013). Это позволяет предполагать, что в основе механизма быстрых перестроек морфогенеза норок при их содержании на звероферме и в природных условиях могут лежать эпигенетические изменения. Их сохранение и массовое накопление может быть обусловлено трансгенерационным наследованием стресс-индуцированных изменений эпигенетических

профилей ДНК за счет ее метилирования или транспозиции мобильных элементов генома (Jablonka, Raz, 2009; Burggren, 2016; Donelan et al., 2020). Все это может приводить к быстрой фиксации изменений в морфогенезе и поведении. Проявление специфических реакций морфогенеза отражает как эпигенетические (Bošković, Rando, 2018), так и генетические изменения (Kukekova et al., 2018; Трут и др., 2021), возникшие в результате действия направленного отбора. Поэтому фактор регулярного стресса животных на звероферме при контакте с человеком мог активировать эпигенетические перестройки, связанные с морфогенетическими изменениями, которые способны сохраняться трансгенерационно (Donelan et al., 2020) в поколениях линий норок и фиксироваться в их геномах. Дальнейший молекулярно-генетический анализ эпигенетических профилей линий американской норки может прояснить эти вопросы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Длительная противоположно направленная селекция американских норок в искусственных условиях клеточного содержания по признакам оборонительного поведения, так же как и в других аналогичных случаях на примере серебристо-черных лисиц и лабораторных серых крыс, отбираемых на дружелюбное и агрессивное поведение, привела к относительно быстрым характерным изменениям морфогенеза.

Дестабилизирующий отбор (в понимании Д.К. Беляева) по оборонительной реакции американской норки на человека привел за 16–17 поколений селекции в линии ручных норок к усилению полового диморфизма по размерам, но его уменьшению по форме мандибул, перестройке морфогенеза нижней челюсти и строения зубов, а также к возрастанию морфогенетической изменчивости и дестабилизации развития самцов и самок (судя по изменчивости объемов внутригруппового морфопространства).

Достигнутые в результате селекции межлинейные различия оказались весьма велики как по центроидным размерам (укрупнение у агрессивных и уменьшение у ручных относительно контрольной линии неселектированных норок), так и по форме мандибул, несмотря на сравнительно небольшое число поколений отбора. Наблюдаемые нами быстрые морфологические изменения гипотетически можно также рассматривать как результат фиксации в процессе селекции заранее имеющих в видовом “веере” модификаций за счет

эпигенетической перестройки и дальнейшего трансгенерационного наследования возникающих эпигенетических изменений, детерминирующих морфотипы, на основе которых могли сформироваться линии норок.

В итоге селекции дифференциация линий клеточных агрессивных и ручных норок сопровождается полным морфологическим хиатусом, который превышает характерный для вида высокий уровень половых различий. При этом межгрупповая изменчивость формы нижней челюсти, характеризующая межлинейные и половые различия, проявилась в общем морфопространстве в несовпадающих разных направлениях.

Проведенное сравнение позволяет соотнести размах морфологических изменений, возникших после селекции и оцениваемых различиями между линией неселектированных (контрольных) и обеими линиями экспериментальных клеточных американских норок, с морфологическими различиями между клеточными и дикими, а также заведомо межвидовыми различиями. Степень морфогенетических изменений, проявившихся у американской норки в ответ на селекцию по признакам оборонительного поведения в целом существенно меньше, чем уровень ее дивергенции от колонка, но превышает половые различия и сопоставима со степенью внутривидовой дифференциации между клеточными и дикими особями. Поэтому можно сделать вывод о существенном изменении морфогенеза мандибул клеточных американских норок в условиях зверофермы. Таким образом, морфогенетические эффекты, возникшие в итоге селекции американской норки по признакам оборонительного поведения, демонстрируют высокий адаптационный и эволюционный потенциалы этого вида. Выявленная фенотипическая пластичность линий при селекции по признакам оборонительного поведения свидетельствует о возможности быстрой выработки адаптаций в локальных популяциях американской норки как инвазивного вида при освоении новых биотопов и расширении ареала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2) и Института цитологии и генетики СО РАН (№ FWNR-2022-0023).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования выполнены на музейном коллекционном материале, исходно полученном на экспериментальной звероферме при ФИЦ ИЦиГ СО РАН с соблюдением правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 г. № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 г. № 2.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны к.б.н. Т.С. Ослиной, Д.С. Сайдагомедовой, Н.А. Лохневой и к.б.н. Ю.В. Городиловой за неоценимую помощь при подготовке материала к цифровому анализу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев Д.К., 1972. Генетические аспекты domestikации животных // Проблемы domestikации животных и растений. М.: Наука. С. 39–45.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н., 1989. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука. С. 155–169.
- Васильев А.Г., 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Данилов П.И., Туманов И.Л., 1976. Куньи Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 256 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., 2014. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Росс. журн. биол. инвазий. № 1. С. 2–8.
- Кораблев М.П., Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., 2013. Популяционные аспекты полового диморфизма в гильдии куньих Mustelidae, на примере четырех видов: *Mustela lutreola*, *Neovison vison*, *Mustela putorius*, *Martes martes* // Изв. РАН. Сер. биол. № 1. С. 70–78.
- Кораблев Н.П., Кораблев П.Н., Кораблев М.П., 2018. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка. М.: Т-во науч. изд. КМК. 452 с.
- Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Россолимо О.Л., Павлинов И.Я., 1974. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* (Mammalia, Mustelidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 79. № 6. С. 23–35.
- Транезов О.В., 1987. Селекционное преобразование оборонительной реакции на человека у американской норки // Генетика. Т. 23. № 6. С. 1120–1127.
- Транезов О.В., 2012. Новые окрасочные мутации у американской норки (*Mustela vison*), наблюдаемые в процессе ее экспериментальной domestikации. Автореф. дис. ... док. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. 34 с.
- Трут Л.Н., 1981. Генетика и фенотипика domestikационного поведения // Вопросы общей генетики / Под ред. Алтухова Ю.П. М.: Наука. С. 323–332.
- Трут Л.Н., Дзержинский Ф.Я., Никольский В.С., 1991. Компонентный анализ краниологических признаков серебристо-черных лисиц (*Vulpes fulvus* Desm.) и их изменений, возникающих при domestikации // Генетика. Т. 27. № 8. С. 1440–1449.
- Трут Л.Н., Харламова А.В., Пилипенко А.С., Гербек Ю.Э., 2021. Эксперимент по domestikации лисиц и эволюция собак с позиции современных молекулярно-генетических и археологических данных // Генетика. Т. 57. № 7. С. 767–785. <https://doi.org/10.31857/S0016675821070146>
- Харламова А.В., Фалеев В.И., Транезов О.В., 2000. Влияние селекции по поведению на краниологические признаки американской норки (*Mustela vison*) // Генетика. Т. 36. № 6. С. 823–828.
- Abramov A.V., Tumanov I.L., 2003. Sexual dimorphism in the skull of the European mink *Mustela lutreola* from NW part of Russia // Acta Theriol. V. 48. P. 239–246.
- Badyaev A.V., 2014. Epigenetic resolution of the ‘curse of complexity’ in adaptive evolution of complex traits // J. Physiol. V. 592. № 11. P. 2251–2260.
- Belyaev D.K., 1979. Destabilizing selection as a factor in domestikation // J. Hered. V. 70. № 5. P. 301–308.
- Blonder B., 2018. Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology // Ecography. V. 41. P. 1441–1455.
- Blonder B., 2019. Hypervolume. R package version 1.0.1. <https://cran.r-project.org/package=hypervolume>
- Bošković A., Rando O.J., 2018. Transgenerational epigenetic inheritance // Ann. Rev. Genet. V. 52. P. 21–41.
- Burggren W., 2016. Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: Re-evaluation and new perspectives // Biology. V. 5. № 24. P. 2–22.
- Cohen J., 1992. A power primer // Psychol. Bull. V. 112. № 1. P. 155–159.
- Darwin C., 1868. Variation of Plants and Animals under Domestikation. L.: J. Murray. 486 p.
- Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M., et al., 2020. Transgenerational plasticity in human-altered environments // Trends Ecol. Evol. V. 35. № 2. P. 115–124.
- Drake A.G., Klingenberg C.P., 2010. Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity // Am. Nat. V. 175. № 3. P. 289–301.

- Efron B., Tibshirani R., 1986. Bootstrap methods for standard errors. Confidence intervals and other measures of statistical accuracy // Stat. Sci. V. 1. P. 54–77.
- Gálvez-López E., Cox P.G., 2022. Mandible shape variation and feeding biomechanics in minks // Sci. Rep. V. 12. № 4997. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-08754-4>
- Gálvez-López E., Kilbourne B., Cox P.G., 2022. Cranial shape variation in mink: Separating two highly similar species // J. Anat. V. 240. № 2. P. 210–225.
<https://doi.org/10.1111/joa.13554>
- Hammer Q., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Jablunka E., Raz G., 2009. Transgenerational epigenetic inheritance: Prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // Quart. Rev. Biol. V. 84. P. 131–176.
- Jensen P., 2013. Transgenerational epigenetic effects on animal behaviour // Prog. Biophys. Mol. Biol. V. 113. P. 447–454.
- Kaiser S., Hennessy M.B., Sachser N., 2015. Domestication affects the structure, development and stability of biobehavioural profiles // Front. Zool. V. 12. Suppl. 1. Art. S19.
<http://www.frontiersinzoology.com/content/12/S1/S19>
- Klingenberg C.P., 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics // Mol. Ecol. Resour. V. 11. P. 353–357.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Kukekova A.V., Johnson J.L., Xiang X., et al., 2018. Red fox genome assembly identifies genomic regions associated with tame and aggressive behaviours // Nat. Ecol. Evol. V. 2. P. 1479–1491.
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0611-6>
- Lord K.A., Larson G., Coppinger R.P., Karlsson E.K., 2020. The history of farm foxes undermines the animal domestication syndrome // Trends Ecol. Evol. V. 35. № 2. P. 125–135.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.10.011>
- Loy A., Spinosi O., Cardini R., 2004. Cranial morphology of *Martes foina* and *M. martes* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae): The role of size and shape in sexual dimorphism and interspecific differentiation // Italian J. Zool. V. 71. P. 27–35.
- Lynch J.M., Hayden T.J., 1995. Genetic influences on cranial form: variation among ranch and feral American mink *Mustela vison* (Mammalia: Mustelidae) // Biol. J. Linn. Soc. V. 55. P. 293–307.
- Maran T., Kruuk H., MacDonald D.W., et al., 1998. Diet of two species of mink in Estonia: Displacement of *Mustela lutreola* by *M. vison* // J. Zool. V. 245. P. 218–222.
- Palmer A.R., 1994. Fluctuating asymmetry analyses: A primer // Developmental Instability: Its Origins and Implications / Ed. Markow T.A. Dordrecht: Kluwer. P. 335–364.
- Pödra M., Gómez A., Palazón S., 2013. Do American mink kill European mink? Cautionary message for future recovery efforts // Eur. J. Wildlife Res. V. 59. P. 431–440.
- Rohlf F.J., 2017a. TpsUtil, file utility program, version 1.74. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook (program).
- Rohlf F.J., 2017b. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook (program).
- Rohlf F.J., Slice D., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Syst. Biol. V. 39. № 1. P. 40–59.
- Sheets H.D., Zelditch M.L., 2013. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // Hystrix. Italian J. Mammal. V. 24. № 1. P. 67–73.
- Sidorovich V.E., Kruuk H., MacDonald D.W., 1999. Body size, and interactions between European and American mink (*Mustela lutreola* and *M. vison*) in Eastern Europe // J. Zool. V. 248. P. 521–527.
- Singh N., Albert F.W., Plyusnina I., et al., 2017. Facial shape differences between rats selected for tame and aggressive behaviors // PLoS One. V. 12. № 4. Art. e0175043.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175043>
- Stevens R.T., Kennedy M.L., 2006. Geographic variation in body size of American mink (*Mustela vison*) // Mammalia. V. 70. № 1–2. P. 145–152.
- Tamlin A.L., Bowman J., Hackett D.F., 2009. Separating wild from domestic American mink *Neovison vison* based on skull morphometrics // Wildlife Biol. V. 15. № 3. P. 266–277.
- Vasil'ev A.G., 2021. The concept of morphoniche in evolutionary ecology // Russ. J. Ecol. V. 52. № 3. P. 173–187.
- Wilkins A.S., Wrangham R.W., Fitch W.T., 2014. The “domestication syndrome” in mammals: A unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics // Genetics. V. 197. № 3. P. 795–808.
<https://doi.org/10.1534/genetics.114.165423>
- Zakharov V.M., 1992. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // Acta Zool. Fenn. V. 191. P. 7–30.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L., 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. N.-Y.: Elsevier Acad. Press. 437 p.

Morphogenetic effects of long-term selection of American mink (*Neogale vison* Schreber, 1777) strains on characters of defensive behavior: Intra- and interspecific aspects

**A. G. Vasil'ev^{a, *}, M. V. Chibiryak^a, M. A. Nekrasova^b,
M. A. Stepanova^{b, c}, O. V. Trapezov^{b, d, **}**

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS
8 March str., 202, Yekaterinburg, 620144 Russia*

^b*Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, SB RAS
Avenue Akad. Lavrentieva, 10, Novosibirsk, 630090 Russia*

^c*Novosibirsk State Agrarian University
Dobrolyubova str., 160, Novosibirsk, 630039 Russia*

^d*Novosibirsk State University
Pirogova str., 1, Novosibirsk, 630090 Russia*

^{*}*E-mail: vag@ipae.uran.ru*

^{**}*E-mail: trapezov@bionet.nsc.ru*

Since the time of Charles Darwin, the study of the mechanisms of domestication of animals as a model of rapid evolutionary transformations has been of general biological importance. Methods of Geometric morphometrics (GM) make it possible to assess the morphogenetic changes that occur during domestication. Using the experimental strains of American mink *Neogale vison*, selected for aggressive and tame behavior, significant differences in the centroid size (CS) and shape of the mandible were established between them. Cage non-selected and wild Canadian minks were used as controls. Selection has led to an increase in the CS of mandibles in aggressive and their decrease in tame ones. The greatest differences in the shape of mandibles were manifested between the aggressive and tame strains. The destabilization of mandible development, indirectly estimated by the volume of within-group morphospace (*V_m*) along the first canonical axes, turned out to be most pronounced in males and females of the tame mink strain, which is directly consistent with the theory of destabilizing selection by D.K. Belyaev. After 16–17 generations of mink selection for aggressive and tame behavior, morphogenetic effects were found, expressed in the divergence of the shape of their mandible, accompanied by destabilization of development, and reflecting the high rate of experimental domestication. The differentiation of the aggressive and tame minks by the shape of the mandibles exceeds the level of sexual differences and is comparable to the degree of morphological divergence between caged and wild Canadian individuals. It is accompanied by morphological hiatus and is formally close to the subspecific rank of intraspecific morphological differences compared with the morphological divergence of the American mink from another species – the Siberian weasel *Mustela sibirica*. The morphogenetic effects of American mink selection by behavior demonstrate the high adaptive and evolutionary potentials of this invasive species.

УДК 574/577:57.042-044+574.632

БИОМАРКЕРЫ СТРЕССА У МАССОВЫХ ПРИБРЕЖНЫХ АМФИПОД И ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В УСЛОВИЯХ ГРАДИЕНТА СОЛЕНОСТИ И ЗАГРЯЗНЕНИЯ (БЕЛОЕ МОРЕ)

© 2024 г. Н. А. Березина

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия
E-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Поступила в редакцию 11.04.2024 г.

После доработки 01.08.2024 г.

Принята в печать 02.10.2024 г.

Исследования биохимических показателей водных организмов важны для понимания механизмов их адаптивных реакций в ответ на воздействие факторов среды. Они также используются в комплексной оценке качества водной среды при воздействии, прежде всего антропогенном загрязнении. Целью работы является сравнительное изучение биохимических показателей морских беспозвоночных, отражающих нейротоксическое воздействие, процесс антиоксидантной защиты и функционирование системы биотрансформации. Эти показатели принято считать “биомаркерами стресса” водных организмов. В качестве модельных были выбраны широко распространенные беломорские виды: *Gammarus oceanicus* (Amphipoda: Malacostraca), *Mytilus edulis* (Mytilida: Bivalvia) и *Mya arenaria* (Myoida: Bivalvia). В конце августа 2015–2016 гг. эти беспозвоночные были отобраны из нескольких локаций литоральной зоны Кандалакшского залива Белого моря, включая дикую литораль в условиях отсутствия видимого антропогенного влияния, и при различном уровне локального загрязнения: в отдалении от городского поселения (залив Малый Питкуль), на диком пляже в районе впадения р. Нивы, в районе порта г. Кандалакши у катерного пирса и у биостанции “Картеш”. В дополнение проведено сравнение моллюсков (*M. edulis*), обитающих на литорали и в сублиторали (в составе аквакультуры мидий на канатах). Наибольшие уровни энзимной активности (каталаза, глутатион-S-трансферазы) и повышенные уровни перекисного окисления липидов, показывающие состояние оксидативного стресса в организме амфипод и моллюсков, были определены для животных, живущих в устье р. Нивы и при локальном загрязнении нефтепродуктами в порту г. Кандалакши. По каждому показателю выявлены межвидовые различия в отклике на воздействие того или иного характера. Анализ главных компонент выявил две группы факторов, объясняющих 81.08% варибельности переменных. Основным фактором влияния оказалась река, снижающая соленость воды и привносящая в море загрязняющие элементы, повышая уровни металлов (меди, цинка и свинца) в воде. Вторым важным фактором воздействия было локальное загрязнение местообитаний нефтепродуктами (моторными лодками), причем именно с этим фактором было связано изменение большего числа биохимических показателей моллюсков и амфипод, свидетельствующих о состоянии стресса организмов. Результаты настоящего исследования подтверждают полезность применения биохимических показателей для оценки состояния морских беспозвоночных в условиях влияния стрессовых факторов среды, включая загрязнение, и высокую индикаторную значимость примененных биомаркеров.

DOI: 10.31857/S0044459624060024, EDN: TQSPUU

Биохимические показатели отражают изменения в обмене веществ организма, как правило, возникшие до момента появления физиологических отклонений от нормы, и позволяют определить начальную фазу воздействия и оценить границы адаптационных возможностей организма в неблагоприятных условиях (Немова, Высоцкая,

2004; Немова и др., 2014). Повышение концентрации ксенобиотиков (химических веществ, чужеродных для живых организмов) в водной среде прямо или косвенно связано с хозяйственной деятельностью человека. От степени функционирования ферментов биотрансформации ксенобиотиков и регуляторных ферментов,

участвующих в реализации защитных реакций организма, зависит устойчивость разных видов гидробионтов к воздействию факторов внешней среды (Немова и др., 2014). Биомаркеры представляют собой молекулярные, биохимические, клеточные и физиологические индикаторы стресса, вызванного загрязнением, измеряемые у организмов, обитающих или подвергающихся воздействию *in situ* (Timbrell, 1998). Биохимические показатели — это своего рода биомаркеры “раннего предупреждения” о стрессе (Lehtonen et al., 2006; Havelková et al., 2008; Lushchak, 2011). Главное преимущество биомаркеров перед физико-химическими методами анализа — способность выявить биологические последствия действия отдельного взятого фактора или их совокупности, а относительно других биологических методов (биотестирования и биоиндикации) — высокая чувствительность и оперативность ответа, т.е. возможность зарегистрировать происходящие в биологической системе изменения на ранних этапах действия факторов и при их низкой интенсивности (Чуйко, 2017).

Среди биомаркеров часто определяют как ферменты биотрансформации ксенобиотиков, так и регуляторные ферменты, являющиеся индикаторами нейротоксического воздействия, процесс антиоксидантной защиты и функционирование системы биотрансформации (Немова, Высоцкая, 2004; Klimova et al., 2019; Golovanova et al., 2019; Berezina et al., 2019). Каталаза (КАТ) является биомаркером, отражающим защитное функционирование системы антиоксидантной защиты. Еще одним широко используемым биомаркером, связанным с антиоксидантной защитой, является глутатион-S-трансфераза (GST), играющая ключевую роль в детоксикации ксенобиотиков. Этот фермент действует в реакциях детоксикации фазы II, конъюгируя промежуточные продукты распада органических загрязнителей с глутатионом. Например, очевидное увеличение экспрессии генов, связанных с клеточным окислительным индексом в теле полихет при окислительном стрессе, что связано с воздействием Cu и Cd в донных отложениях и их повышенными концентрациями в теле полихет (Won et al., 2012).

В случае если система антиоксидантной защиты может адекватно реагировать на повышенное производство активных форм кислорода (АФК), вызванное, например, воздействием химических загрязнителей, происходит окисление макромолекул, которое можно обнаружить

путем измерения уровня перекисного окисления липидов (ПОЛ), показывающего повреждение липидов в биологических мембранах. Повреждение мембранных липидов происходит в процессе, возникающем в результате реакций АФК с образованием гидроперекисей липидов, которые расщепляют двойные связи ненасыщенных жирных кислот. Гидропероксиды липидов затем могут расщепляться до альдегидов, таких как малоновый диальдегид, который легко вступает в реакцию с белками и ДНК. Перекисное окисление липидов служит хорошим индикатором окислительного повреждения моллюсков и полихет под воздействием металлов (Freitas et al., 2012). Окислительный стресс является потенциальным модулятором защитной системы водных организмов, а биомаркеры могут быть полезны в качестве сигналов раннего предупреждения для биомониторинга окружающей среды (Regoli, 1998). Снижение активности (ингибирование) ацетилхолинэстеразы (АХЭ) свидетельствует о нейротоксических эффектах у организмов (Binelli et al., 2006; Nunes, 2011; Ковыршина, Руднева, 2014). Таким образом, биохимические реакции в ответ на стрессовое воздействие достаточно давно используются в качестве индикаторов загрязнения металлами и другими веществами и признаются одними из современных и продвинутых методов мониторинга загрязнений. Однако очевидные межвидовые различия в реакциях на стресс и региональная специфика условий среды, влияющая на базовый уровень биохимических показателей, требуют детальных сравнительных исследований. Сложность активного внедрения биомаркерного метода в программы мониторинга водных объектов определяется тем, что в природных условиях водные организмы, как правило, подвергаются воздействию смеси загрязняющих веществ в сочетании с природными факторами, способными влиять на биохимическую реакцию как аддитивно, так и антагонистически.

Исследования биологического воздействия загрязнения на морскую биоту арктических морей очень скудны по сравнению с морями умеренного климата (Dietz et al., 2019), особенно мало сведений об использовании биомаркеров “раннего предупреждения” о стрессе для организмов, т.е. основанных на биохимических реакциях (Camus et al., 2003; Lysenko et al., 2014). Белое море — уникальная полузамкнутая морская акватория на северо-западе России, служащая транспортными воротами в Арктику.

По климатическим особенностям это море можно рассматривать как модель арктической экосистемы (Филатов и др., 2011). В последние десятилетия экосистема моря, ранее считавшаяся незагрязненной и в значительной степени не тронутой человеческой деятельностью, претерпевает негативные изменения в результате климатических перестроек и растущего антропогенного воздействия. Развитие промышленности, сельского хозяйства, транспорта и туризма является основной причиной поступления биогенных и загрязняющих веществ в прибрежные воды (Cobelo-García et al., 2006). После попадания в море через прямые сбросы из диффузных источников, впадающие реки или из атмосферы с осадками эти вещества могут адсорбироваться взвешенными твердыми частицами, что приводит к локальному повышению концентраций загрязняющих веществ в прибрежных районах и в составе донных отложений.

Морские беспозвоночные, населяющие прибрежные районы, могут быть предварительно адаптированы к кратковременному стрессу окружающей среды благодаря их значительной устойчивости ко многим абиотическим факторам: температуре, солености, питательным веществам и кислороду (Gray, Elliott, 2009). Обитание в условиях, близких к критическим пределам экологической толерантности, может снижать адаптивные возможности таких организмов к дополнительным неблагоприятным воздействиям, в том числе к загрязнению (Chevin et al., 2010). В настоящем исследовании изучены биохимические реакции трех видов беломорских беспозвоночных: съедобной мидии *Mytilus edulis* (Mytilida: Bivalvia), песчаного моллюска *Mya arenaria* (Myoida: Bivalvia) и океанического гаммаруса *Gammarus oceanicus* (Amphipoda: Malacostraca) — в градиенте солености и локального загрязнения в Кандалакшском заливе.

Целью работы является сравнительное изучение биохимических показателей морских беспозвоночных, отражающих эффекты нейротоксического воздействия, процесс антиоксидантной защиты и функционирование системы биотрансформации. Все виды, выбранные для данного исследования, обладают большим индикаторным потенциалом для использования в оценке состояния среды обитания. Мидии ведут прикрепленный образ жизни и используют фильтрационный способ питания, накапливая микроэлементы и органические вещества из водной среды, они широко используются

в биоиндикации водной и придонной зоны моря (Beyer et al., 2017). Мии (*Mya arenaria*) и амфиподы (*Gammarus oceanicus*) являются представителями донной инфауны, питающимися частичками донных отложений (Camus et al., 2003; Berezina, 2023). Находясь в тесном взаимодействии с грунтами, они наиболее четко отражают состояние донных отложений. Все три вида — обитатели приливно-отливной (литоральной) зоны Белого моря, способные существовать при значительных изменениях характеристик среды, в первую очередь температуры и солености. Являясь пойкилоосмотическими организмами (т.е. осмоконформерами), моллюски и амфиподы не способны регулировать осмотическую концентрацию полостной жидкости и поддерживают состояние, близкое к изотонии, в диапазоне солености внешней среды, соответствующей зоне адаптации (Бергер, 1986). Мидии и мии являются факультативными анаэробами, т.е. используют кислород, если он имеется, но могут выживать и при полном отсутствии кислорода, в аноксических условиях, переходя в неблагоприятных условиях к анаэробному метаболизму (Хочачка, Сомеро, 1988; Фокина и др., 2011). В отличие от них, амфиподы, как и другие ракообразные, обладают активным дыханием, требующим постоянного обновления кислорода, и чувствительны к гипоксии (Berezina, 2023).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования. Кандалакшский залив — один из четырех крупных заливов Белого моря. Это мелководная (<300 м) солоноватая часть моря из-за значительного поступления пресной воды из многих рек, в том числе из самой крупной р. Нивы и некоторых более мелких. Район исследований — мелководный (максимальная глубина <20 м) район залива, который отделен от открытой части комплексом островов, что существенно смягчает уровень волнового воздействия. Верхняя часть залива получила статус Рамсарских водно-болотных угодий международного значения, поскольку характеризуется особым микроклиматом и стало излюбленным местообитанием и гнездованием перелетных водоплавающих птиц. Река Нива протекает через Кольский полуостров (Мурманская обл.) в Кандалакшский залив недалеко от г. Кандалакши. На берегу реки расположена Кольская АЭС (г. Полярные Зори).

Город Кандалакша с населением 40 000 человек расположен в вершине Кандалакшского залива в северо-западной части Белого моря и является крупнейшим населенным пунктом в этом районе. На водосборе расположен крупный завод по выплавке первичного алюминия (Al), завод производит 72 000 т алюминия в год, занимая 15-е место по мощности в Российской Федерации (сайт РУСАЛа, <https://rusal.ru/about/geography/kandalakshskiy-alyuminievyy-zavod-kaz/>). Потенциальное воздействие металлургического завода вместе с другими местными предприятиями и стоком рек, несущих загрязняющие вещества из других промышленных и горнодобывающих районов Кольского полуострова, могут быть источниками значительного антропогенного загрязнения. Кроме того, поскольку город был ключевой гаванью в этом районе, здесь действовал нефтяной терминал, и на этот район потенциально может повлиять загрязнение от его прошлой деятельности.

Отбор проб. Моллюски *M. edulis*, *M. arenaria* и бокоплавы *G. oceanicus* собраны в конце августа 2014 и 2015 гг. на пяти участках (станции 1–6; рис. 1). Амфипод (длина тела самцов 18–22 мм) и мидий (длина раковины 44–52 мм) собирали вручную в зоне фукусов на каменисто-песчаной литорали во время отлива, а мий (48–56 мм) — из грунта при помощи лопаты.

Все виды были отобраны в количестве по 20 особей на каждом из участков (1, 3–6; рис. 1). На одном из участков (в районе биостанции “Картеш”) мидии были отобраны из разных местообитаний: в прибрежной зоне моря (на литорали), периодически подвергающейся воздействию приливно-отливных течений (ст. 1), и на искусственных субстратах в составе марикультуры, расположенной в сублиторали (ст. 2).

Моллюсков переносили на лед и препарировали: пищеварительные железы и жабры быстро вырезали для измерения биомаркеров, немедленно замораживали при -70°C и транспортировали

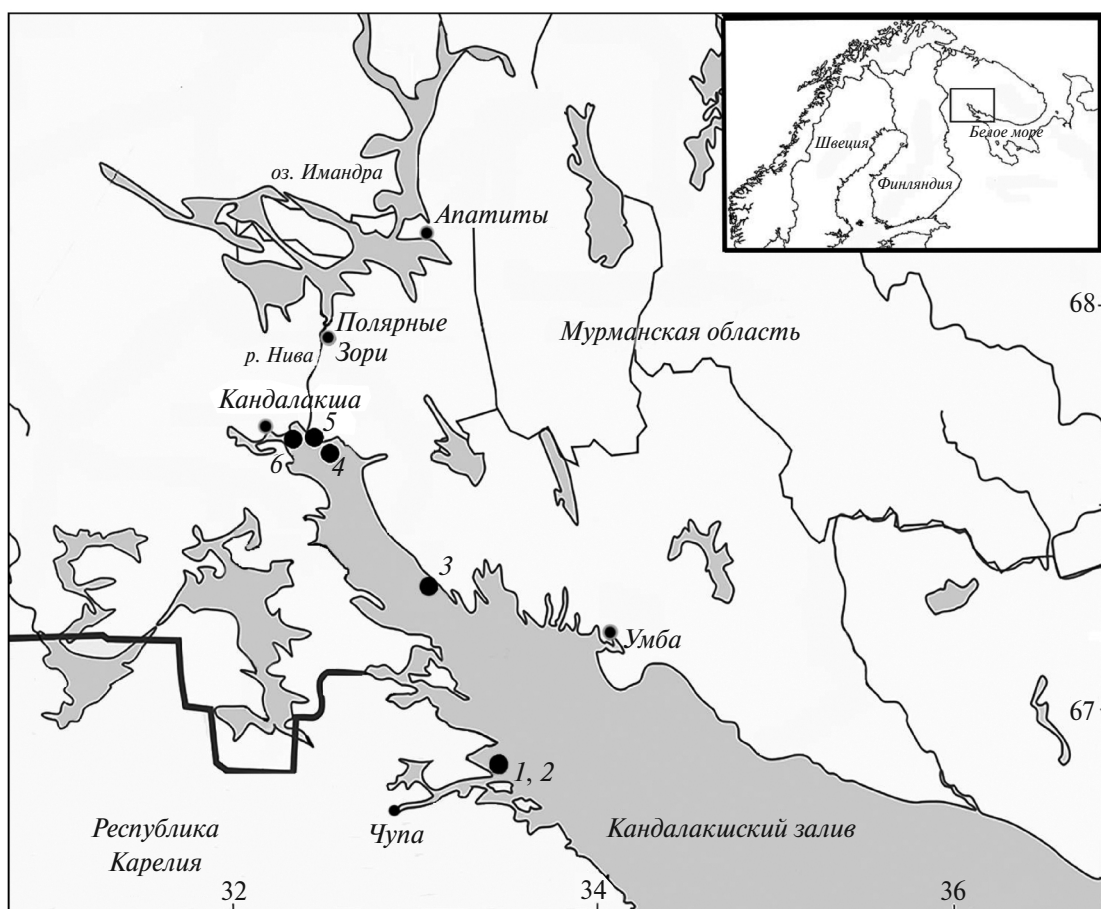


Рис. 1. Карта-схема района исследования с указанием мест отбора материала.

в лабораторию в изотермическом боксе с сухим льдом. Амфипод промывали водой Milli-Q и также в замороженном виде (-70°C) транспортировали в лабораторию. В лаборатории все образцы содержали при температуре -80°C и анализировали спустя два-три месяца.

Биомаркеры. Все анализы молекулярных биомаркеров выполняли на базе Лаборатории биомаркеров (Институт окружающей среды Финляндии, г. Хельсинки). У изучаемых видов моллюсков (мидий и мий) отбирали ткани для определения биомаркеров каталазы (КАТ), глутатион-S-трансферазы (GST) и перекисного окисления липидов (ПОЛ), в то время как ацетилхолинэстеразу (АХЭ) определяли в жабрах моллюсков согласно методике, описанной ранее (Turja et al., 2020). Показатели активности выбранных маркеров могут иметь различия в зависимости от локализации отбора пробы ткани/органа. Так, у амфипод ранее показаны хорошо выраженные различия в активности пероксидазы, связанные с отделами тела, меньшие различия в активности каталазы и отсутствие различий в активности глутатион-S-трансферазы между разными отделами тела (Timofeyev, 2006). Поскольку в цели работы не входило сравнение показателей между амфиподами и моллюсками, амфиподы были взяты в анализы целиком из-за мелких размеров и малого объема тканей, а у моллюсков двух видов для анализов были отобраны одни и те же ткани. Металлы и другие загрязняющие вещества поглощаются в первую очередь жабрами и мантией, которые находятся в прямом контакте с внешней водой, таким образом жабры моллюсков первыми подвергаются токсической атаке и развитию нейротоксического эффекта, определяемого по снижению активности фермента АХЭ (Кабдрахманова, Утепкалиева, 2018). Например, более высокие уровни токсичных металлов (кадмия) обнаружены в жабрах по сравнению с гепатопанкреасами (пищеварительной железой) моллюсков, что можно объяснить расположением этих тканей и прямым контактом с внешней водой (Huang et al., 2020). Пищеварительная железа моллюсков накапливает вредные вещества в меньшем объеме, чем жабры, но в длительном периоде гистологические изменения происходят у двустворчатых моллюсков именно в гепатопанкреасе, метаболически наиболее активном органе, отвечающем за пищеварительную ферментативную активность, а также биотрансформацию (детоксикацию) различных органических и неорганических

токсичных веществ, а повреждение этой железы приводит к развитию оксидативного стресса (Seen, 2021). Традиционно биомаркеры оксидативного стресса моллюсков измерялись в гепатопанкреасе (Viarengo, 1991), а также в жабрах (Kwok et al., 2012; Сухаренко и др., 2017, и др.).

Пищеварительные железы мидий и мий (6–12 проб) гомогенизировали в калий-фосфатном буфере (100 мМ, pH 7.4), а жабры ($n = 12$) в натрий-фосфатном буфере (200 мМ, pH 7.0), содержащем 0.1% Тритона-X. Тело одной или двух особей *G. oceanicus* гомогенизировали в 50 мМ калий-фосфатном буфере, включающем 2 мМ ЭДТА (pH 7.5). При 4°C центрифугировали при 10000 g в течение 20 мин. Супернатанты анализировали сразу или хранили при -80°C для последующего анализа.

Активность глутатион-S-трансферазы определяли согласно методике, описанной ранее (Habig et al., 1974) путем измерения скорости образования хлородинитробензола ([CNDB]-глутатиона [GSH]) при 340 нм. В реакции использовали конечные концентрации 1 мМ CNDB (Sigma 237329) и 1 мМ GSH (Sigma G6529) в калий-фосфатном буфере (100 мМ, pH 7.0). Активность каталазы измеряли методом Клейборна (Claiborne, 1985) путем разложения перекиси водорода (H_2O_2) при 240 нм.

Уровни ПОЛ измеряли по выработке веществ, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой (ТБАР) по методу Окавы (Okawa et al., 1979). Реакционная смесь содержала 0.24 М трихлоруксусной кислоты (Riedel de Haën 33731), 60 мМ Трис-HCl с 0.1 мМ DTPA и 16 мМ 2-тиобарбитуровой кислоты (Sigma T5500). Количество ТБАР измеряли путем измерения оптической плотности при 535 нм.

Анализ активности АХЭ в жабрах моллюсков и теле амфипод выполняли по методу, описанному ранее (Leiniö, Lehtonen, 2005) с использованием субстратов ацетилтиохолин йодида по методу Элмана (Ellman et al., 1961) с модификацией Меннило (Mennillo et al., 2017). Значения активности АХЭ выражены в эквивалентах ацетилхолина (нмоль/мин мг протеина), единица соответствует гидролизу 75 нмоль ацетилхолина.

Концентрацию белка измеряли методом Брэдфорда (Bradford, 1976) с использованием стандарта BSA (бычий сывороточный альбумин). Все измерения проводили на микропланшетах с использованием спектрофотометра TECAN Infinite-200 с программой Magellan.

Измерение одной пробы для каждого молекулярного биомаркера проводили в четырех аналитических повторях. Все используемые химикаты и реагенты имели аналитическую степень чистоты и были приобретены у компании Sigma-Aldrich Chemicals (Штайнхайм, Германия), за исключением реагента Брэдфорда, который был приобретен у Bio-Rad Laboratories, Inc.

Все показатели представлены как медиана $\pm$ стандартное отклонение. Различия в показателях между станциями анализировали с помощью непараметрического критерия Краскела–Уоллиса, а затем U-критерия Манна–Уитни для парных сравнений. Уровень значимости был установлен на уровне $p < 0.05$. Проведен анализ главных компонент для выявления основных факторов, влияющих на вариабельность всей совокупности переменных с использованием статистического пакета Statistica 12.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Соленость воды заметно отличалась между точками отбора проб: самые низкие уровни наблюдались вблизи устья р. Нивы (12‰), а самые высокие — на эталонном участке, на Терском берегу Кандалакшского залива (26‰), где соленость была лишь немного выше, чем в районе биостанции “Картеш” (24‰; табл. 1). Наибольшему влиянию локального загрязнения подвержена литораль на ст. 6, расположенная в районе порта г. Кандалакши у лодочного пирса, тут обнаружено наибольшее содержание нефтепродуктов в воде. Самые высокие концентрации металлов и превышение ПДК по меди, свинцу и кадмию отмечены в районе впадения р. Нивы (табл. 1). Сходное распределение загрязненных участков прослеживается в районе

г. Кандалакши, т.е. выявление наибольших концентраций тяжелых металлов в воде в районе смешения морских и речных вод отмечено здесь и ранее (Lysenko et al., 2014). Наименее загрязнена этими веществами вода на двух участках — в районе биостанции “Картеш” (ст. 1) и ненаселенного берега на Терском берегу Кандалакшского залива (ст. 3), их можно рассматривать как эталонные участки.

Биомаркеры. Заметные биохимические реакции наблюдались у всех видов вдоль предполагаемого градиента солености воды и условного загрязнения местообитаний. Повышенные величины активности каталазы были выявлены для амфипод на ст. 5 и 6 (рис. 2), они не различались между собой, но были существенно выше, чем на фоновом участке (табл. 2).

Величины активности каталазы у мидий на участках с распресненной водой (4, 5 и 6) были в 1.5–2 раза выше ($p < 0.05$; табл. 2), чем на ст. 3 (рис. 2). Кроме того, эти величины отличались от мидий с литорали у биостанции “Картеш”, где они были значимо ниже, чем в районе г. Кандалакши и на фоновом участке (ст. 3). Отличия активности каталазы у мидий, отобранных на ст. 1 и 3, были незначимыми (табл. 2), но величины ее активности у мидий в районе эстуарного участка (ст. 4, 5 и 6) были значимо выше, чем на остальных участках. По этому показателю также различны мидии, взятые из аквакультуры и в литорали на одном и том же участке в районе “Картеша”.

Различия в активности GST были выявлены для всех видов между участками в районе впадения р. Нивы и условно фоновым участком 3 (рис. 3). Для мидий и мидий значимыми были и различия между фоновым участком и участком 6. По сравнению с фоновым участком

Таблица 1. Соленость (S,‰) и относительное содержание нефтепродуктов и металлов в воде (доля по отношению к региональным нормативам предельно допустимой концентрации, ПДК) на станциях отбора беспозвоночных

Станция	Место	S	НП	Cu	Zn	Cd	Pb
1	Картеш, литораль	24	<0.1	0.5	0.2	<0.1	<0.1
2	Картеш, искусственные субстраты	24	—	—	—	—	—
3	Терский берег	26	<0.1	0.3	0.2	<0.1	0.2
4	Пляж “Лабиринт”	17	<0.1	0.5	0.4	0.2	0.7
5	Устье р. Нивы	12	0.28	2.05	2	1.1	1.6
6	Район Порты	14	0.8	0.5	0.4	0.3	1.01

Примечание. ПДК для нефтепродуктов (НП) — 50.0 мкг/л, меди (Cu) — 1.40 мкг/л, цинка (Zn) — 7.0 мкг/л, кадмия (Cd) — 0.37 мкг/л, свинца (Pb) — 11 мкг/л.

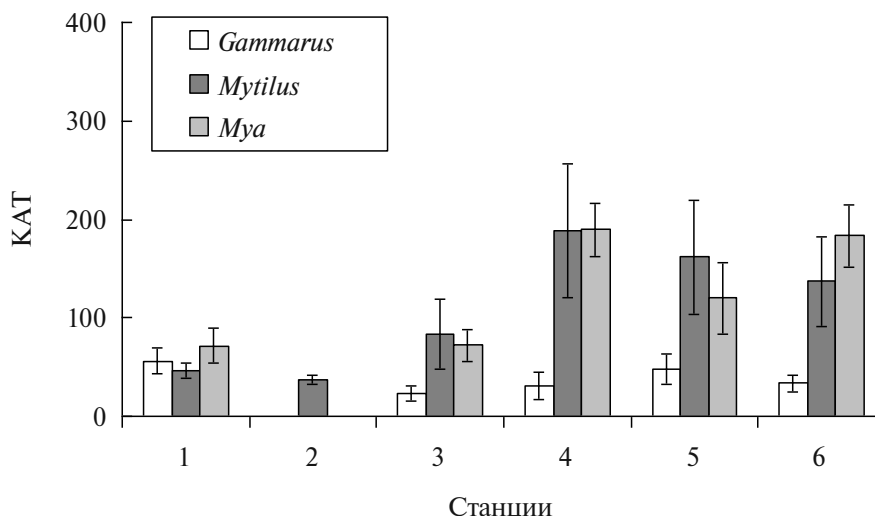


Рис. 2. Активность каталазы (КАТ, мкмоль/мин протеин) у трех изученных видов (*M. edulis*, *M. arenaria* и *G. oceanicus*) на биостанции “Картеш” (1 и 2) в сентябре 2015 г. и в Кандалакшском заливе в начале августа 2016 г. (3–6). Статистическая различия между участками показаны в табл. 2 при $p < 0.05$.

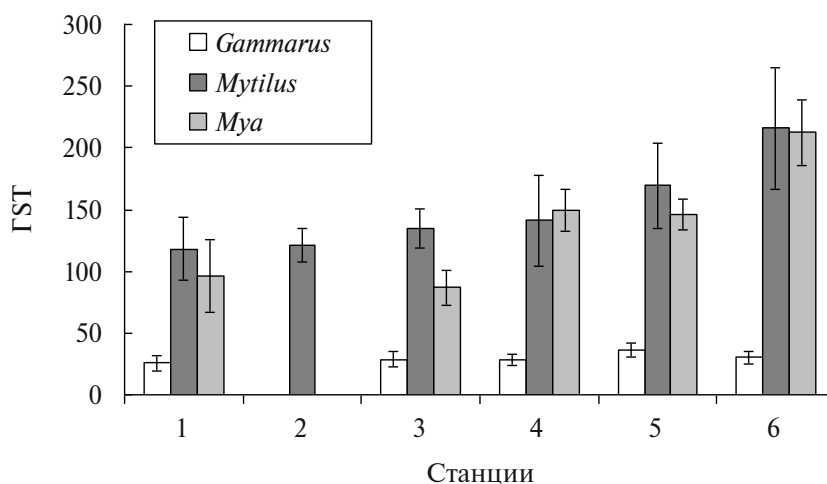


Рис. 3. Активность глутатион-S-трансферазы (GST, нмоль/мин протеин) у трех изученных видов (*M. edulis*, *M. arenaria* и *G. oceanicus*) на биостанции “Картеш” (1 и 2) в сентябре 2015 г. и в Кандалакшском заливе в начале августа 2016 г. (3–6). Статистическая различия между участками показаны в табл. 2 при $p < 0.05$.

наблюдалось повышение уровней активности глутатион-S-трансферазы амфипод на 26%, а мидий и мий — на 26–61 и 68–145% соответственно. Различия между беспозвоночными всех видов, собранных на “Картеше” (ст. 1) и фоновом участке (ст. 3), были статистически недостоверными (все $p > 0.05$; табл. 2). Также не отличались по этому показателю мидии с литоральных и сублиторальных зон (Картеш).

Наиболее отчетливые различия в уровне ПОЛ между участками выявлены для мидий (рис. 4), отмечены значимо более высокие уровни между

фоновым участком и станциями 5 и 6. Такие же различия отмечены для “картешанских” мидий и особей со всех остальных участков (все $p < 0.005$; табл. 2). Для амфипод эти различия были значимыми только между ст. 1 и 6 и ст. 3 и 6, на последней отмечалось статистически значимое повышение в величинах этого показателя ($p = 0.01$ и 0.03 ; табл. 2). Сходные тенденции в динамике величин ПОЛ выявлены и в случае мий ($p = 0.002$).

Для мидий реакции со стороны АХЭ не было обнаружено ($p > 0.05$; табл. 2), в то время как

Таблица 2. Результаты теста показателей (КАТ, GST, ПОЛ и АХЭ) изученных видов (*G.o.* — *Gammarus oceanicus*, *M.e.* — *Mytilus edulis*, *M.a.* — *Mya arenaria*) по тесту Краскела–Уоллиса (K-W тест) с последующим попарным сравнением по U-критерию Манна–Уитни (U-тест) между беспозвоночными на станциях 1–6

Показатель, K-W тест	Станции	Станции				
		2	3	4	5	6
КАТ <i>G.o.</i> <i>H</i> = 17.61, <i>p</i> = 0.001	1	—	0.003	0.007	0.125	0.011
	2	—	—	—	—	—
	3	—		0.609	0.011	0.030
	4	—			0.055	0.798
	5	—				0.201
GST <i>G.o.</i> <i>H</i> = 19.34, <i>p</i> < 0.001	1	—	0.419	0.341	0.000	0.019
	2	—		—	—	—
	3	—		0.857	0.003	0.194
	4	—			0.002	0.1729
	5	—				0.054
ПОЛ <i>G.o.</i> <i>H</i> = 10.56, <i>p</i> = 0.032	1	—	0.689	0.093	0.174	0.013
	2	—	—	—	—	—
	3	—		0.093	0.262	0.031
	4	—			0.936	0.128
	5	—				0.230
АХЭ <i>G.o.</i> <i>H</i> = 9.77, <i>p</i> = 0.044	1	—	0.406	0.798	0.125	0.125
	2	—	—	—	—	—
	3	—		0.250	0.898	0.041
	4	—			0.201	0.523
	5	—				0.002
КАТ <i>M.e.</i> <i>H</i> = 38.30, <i>p</i> < 0.001	1	0.010	< 0.001	0.002	< 0.001	< 0.001
	2		< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
	3			0.038	0.030	0.026
	4				0.916	0.104
	5					0.275
GST <i>M.e.</i> <i>H</i> = 29.86, <i>p</i> ≤ 0.001	1	0.494	0.066	0.318	0.003	0.001
	2		0.024	0.269	0.001	0.001
	3			0.958	0.010	0.001
	4				0.066	0.001
	5					0.031
ПОЛ <i>M.e.</i> <i>H</i> = 34.65, <i>p</i> ≤ 0.001	1	0.654	0.002	0.005	0.002	0.002
	2		0.002	0.011	0.002	0.002
	3			0.898	0.002	0.007
	4				0.002	0.011
	5					0.125
АХЭ <i>M.e.</i> <i>H</i> = 1.53, <i>p</i> = 0.910	1	1.00	0.52	0.52	1.00	1.00
	2		0.70	0.31	0.90	0.80
	3			0.61	1.00	0.52
	4				0.61	0.37
	5					0.80
КАТ <i>M.a.</i> <i>H</i> = 31.51, <i>p</i> ≤ 0.001	1	—	0.875	0.001	0.002	0.001
	2	—	—	—	—	—
	3	—		0.001	0.002	0.001
	4	—			0.004	0.958
	5	—				0.005

Таблица 2. Окончание

Показатель, К-W тест	Станции	Станции				
		2	3	4	5	6
GST <i>M.a.</i> $H = 24.98, p \leq 0.001$	1	—	0.689	0.005	0.005	0.005
	2	—	—	—	—	—
	3	—	—	0.005	0.005	0.005
	4	—	—	—	0.575	0.008
	5	—	—	—	—	0.005
ПОЛ <i>M.a.</i> $H = 23.08, p \leq 0.001$	1	—	0.097	0.055	0.005	0.002
	2	—	—	—	—	—
	3	—	—	1.000	0.160	0.002
	4	—	—	—	0.055	0.002
	5	—	—	—	—	0.003
АХЭ <i>M.a.</i> $H = 9.01, p = 0.060$	1	—	0.371	0.083	0.563	0.128
	2	—	—	—	—	—
	3	—	—	0.051	0.958	0.035
	4	—	—	—	0.104	0.674
	5	—	—	—	—	0.066

Примечание. Таблица показывает попарные сравнения между станциями, поэтому пары 1–1, 2–2, 3–3, 4–4, 5–5, 6–6 не показаны. Значимые различия выделены жирным шрифтом. Показатели p для U-теста находятся на пересечении строк и столбцов. Знак “—” означает отсутствие данных.

для амфипод со ст. 6 выявлено значимое понижение активности этого фермента по сравнению с фоновым участком (ст. 3, $p = 0.041$) и устьевым участком (ст. 5, $p = 0.002$). В целом активность этого фермента была намного ниже в жабрах моллюсков, чем в теле амфипод (рис. 5). Тем не менее у мий, так же как и у амфипод, выявлено снижение активности АХЭ на ст. 6 по сравнению со ст. 3 ($p = 0.035$).

Анализ главных компонент выявил две группы факторов (PC1 и PC2; табл. 3), объясняющих

81.08% вариативности переменных. Основным фактором влияния была река, снижающая соленость воды и привносящая в море загрязняющие элементы, повышая уровни металлов (меди, цинка и свинца) в воде. Вторым важным фактором (PC2) воздействия было локальное загрязнение местообитаний нефтепродуктами (моторными лодками), причем именно с этим вторым фактором было связано изменение большего числа биохимических показателей моллюсков и амфипод, свидетельствующих о состоянии

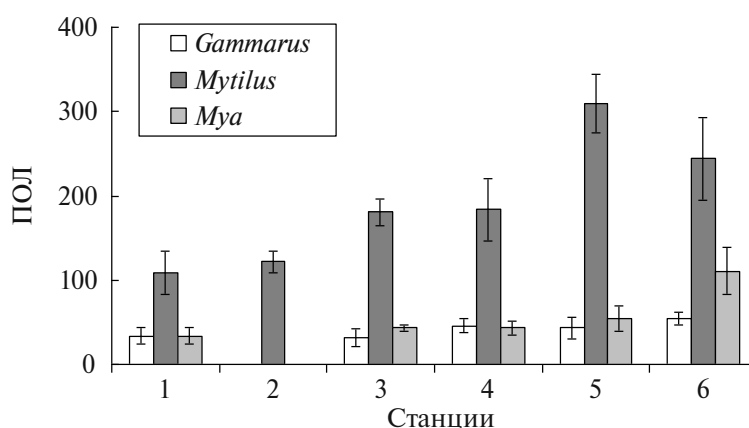


Рис. 4. Показатели активности перекисного окисления липидов (ПОЛ, нмоль ТБАР/г сырой массы) у трех изученных видов (*M. edulis*, *M. arenaria* и *G. oceanicus*) на биостанции “Картеш” (1 и 2) в сентябре 2015 г. и в Кандалакшском заливе в начале августа 2016 г. (3–6). Статистические различия между участками показаны в табл. 2 при $p < 0.05$.

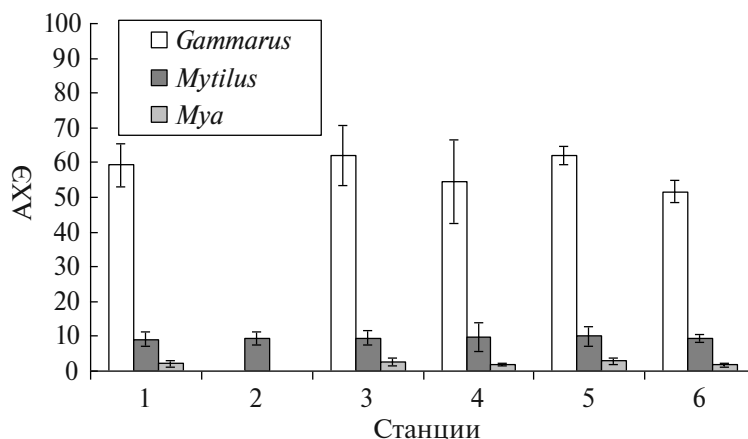


Рис. 5. Активность АХЭ (нмоль/мин мг протеина) у трех изученных видов (*M. edulis*, *M. arenaria* и *G. oceanicus*) на биостанции “Картеш” (1 и 2) в сентябре 2015 г. и в Кандалакшском заливе в начале августа 2016 г. (3–6). Статистическая различия между участками показаны в табл. 2 при $p < 0.05$.

Таблица 3. Факторные нагрузки (PC1 и PC2) переменных изученных видов (*G.o.* — *Gammarus oceanicus*, *M.e.* — *Mytilus edulis*, *M.a.* — *Mya arenaria*), основанные на корреляциях между ними

Переменные	КАТ <i>G.o.</i>	КАТ <i>M.e.</i>	КАТ <i>M.a.</i>	GST <i>G.o.</i>	GST <i>M.e.</i>	GST <i>M.a.</i>	ПОЛ <i>G.o.</i>	ПОЛ <i>M.e.</i>	ПОЛ <i>M.a.</i>
PC1	0.22	0.52	0.09	0.96	0.32	0.21	0.24	0.87	0.06
PC2	–0.27	0.58	0.89	0.18	0.86	0.97	0.96	0.42	0.89
Переменные	АХЭ <i>G.o.</i>	АХЭ <i>M.e.</i>	АХЭ <i>M.a.</i>	S	НП	Cu	Zn	Cd	Pb
PC1	0.39	0.80	0.68	–0.70	0.10	0.97	0.99	0.99	0.88
PC2	–0.89	0.02	–0.70	–0.68	0.85	–0.08	–0.03	0.05	0.47

Примечание. Нагрузки переменных, отмеченные жирным шрифтом, являются значимыми (> 0.70).

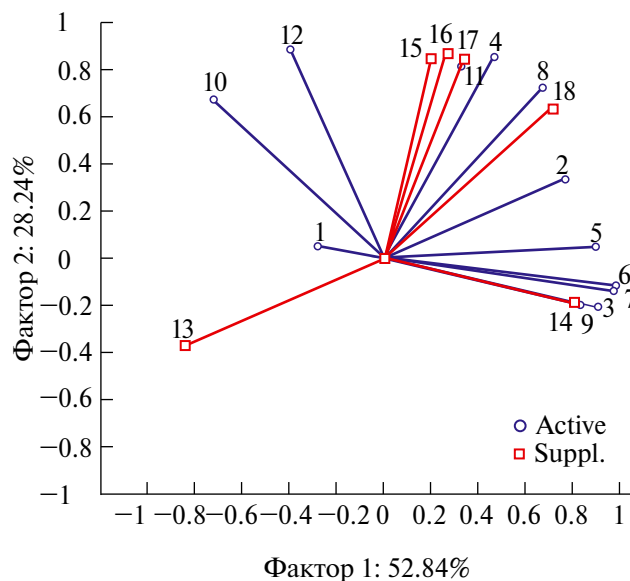


Рис. 6. Анализ главных компонент и связанность переменных по двум основным факторам. 1 – КАТ *G.o.*, 2 – КАТ *M.e.*, 3 – КАТ *M.a.*, 4 – GST *G.o.*, 5 – GST *M.e.*, 6 – GST *M.a.*, 7 – ПОЛ *G.o.*, 8 – ПОЛ *M.e.*, 9 – ПОЛ *M.a.*, 10 – АХЭ *G.o.*, 11 – АХЭ *M.e.*, 12 – АХЭ *M.a.*, 13 – солёность воды, 14 – нефтепродукты, 15 – Cu, 16 – Zn, 17 – Cd, 18 – Pb. Обозначения для видов: *G.o.* – *Gammarus oceanicus*, *M.e.* – *Mytilus edulis*, *M.a.* – *Mya arenaria*. Переменные: Active – активные, Suppl. – дополнительные.

стресса организмов. GST амфипод, ПОЛ и АХЭ мидий были тесно связаны с содержанием металлов (кадмий и свинец) и солёностью воды и объединялись в один кластер (PC1), тогда как ПОЛ и АХЭ амфипод, GST мидий, а также КАТ, GST и ПОЛ мий тесно коррелировали с содержанием в воде нефтепродуктов (табл. 3, рис. 6). Связь с солёностью была отрицательной, что подтверждается наибольшим содержанием металлов в районе впадения реки при самой низкой солёности воды. В целом подтверждается более высокая чувствительность амфипод (ПОЛ, АХЭ) и мий (КАТ, GST, ПОЛ) к загрязнению нефтепродуктами (ст. 6), а мидий (ПОЛ и АХЭ) – к распресненной воде и повышенным концентрациям металлов в воде (ст. 5). Повышенные уровни GST также свидетельствуют о развитии стрессовой реакции под действием тяжелых металлов у амфипод в условиях загрязнения и у мидий при загрязнении нефтепродуктами.

ОБСУЖДЕНИЕ

Использование биохимических показателей в настоящее время востребовано в программах

экологического мониторинга в качестве сигналов раннего предупреждения об экологическом стрессе (Sajaraville et al., 2000; Nunes et al., 2015). Эти инструменты могут дать представление о физиологическом состоянии организмов, выявить пространственные тенденции, что позволяет проводить многомасштабную оценку качества экосистемы. Биохимические маркеры, не просто сигнализирующие о присутствии ксенобиотиков с биологической активностью, могут дать конкретное представление о процессах и механизмах, которые нарушаются или модифицируются под воздействием факторов среды. Ответная реакция организма реализуется за счет изменения основных метаболических путей: обмена запасных и мембранных липидов, белкового метаболизма, а также энергопродукции – синтеза важнейшей энергетической валюты клетки АТФ, интенсивность которого определяется активностью ферментов энергетического метаболизма (Хочачка, Сомеро, 1988; Немова и др., 2014). Биохимические показатели (активность ферментов, концентрация биологически активных соединений), определенные в данном исследовании, позволили судить о состоянии организма амфипод и моллюсков. Заметные изменения всех измеренных биомаркеров наблюдались у всех исследованных видов вдоль градиента загрязнения и солености воды.

Было выявлено увеличение активности КАТ, GST и уровня ПОЛ у этих беспозвоночных на одних и тех же участках, свидетельствующее о развитии состояния оксидативного стресса и компенсаторного ответа организма на действие неблагоприятных факторов. Вместе с тем реакция метаболических процессов у модельных объектов различается в зависимости от таксономической принадлежности организма и биохимической реакции. Активность КАТ в жабрах у *M. edulis* и *M. arenaria*, указывающая на повышенный уровень продукции активных форм кислорода (АФК) и окислительного стресса, демонстрирует самые высокие уровни на участках влияния р. Нивы (соленость 12–17‰). На активность каталазы *G. oceanicus* (повышенные уровни) влияла пониженная соленость (12‰) в устье р. Нивы. Эти величины значимо выше величин КАТ для всех видов, отобранных в отдалении от реки, при обычной солености моря (24–26‰). В многочисленных исследованиях показано, что пониженная соленость эстуарных вод является важным фактором, влияющим на физиологические процессы двустворчатых моллюсков, такие

как обмен белков и липидов (Fokina et al., 2014). Так, кратковременное воздействие низкой солености воды (6–14‰) вызывало окислительный стресс в гемоцитах и жабрах другой мидии *Mytilus galloprovincialis* (Gostyukhina et al., 2023). У двустворчатых моллюсков реакции на анизоосмотические состояния часто связаны с избыточным образованием АФК, процессами перекисного окисления липидов и изменением активности антиоксидантных ферментов в тканях.

Концентрации микроэлементов в водной толще и донных отложениях Белого моря обычно находятся в пределах концентраций, отнесенных к незагрязненным морским акваториям. Однако в районе устья р. Нивы были определены повышенные концентрации растворенных металлов (Cu, Zn и Pb). ПОЛ мидий и GST амфипод показывали наибольшую стресс-реакцию при повышенных содержаниях тяжелых металлов и самой низкой солености воды. Другие исследования беспозвоночных в лабораторных и полевых условиях также показали, что воздействие различных металлов увеличивает внутриклеточную выработку АФК и может привести к окислительному стрессу (Freitas et al., 2012; Lysenko et al., 2014; Klimova et al., 2019). Ким и Ли (Kim, Lee, 2018) выяснили, что токсичность металлов для водных животных может быть связана с блокированием ими окислительного фосфорилирования, истощением запасов глутатиона и ингибированием антиоксидантной ферментативной активности. У мидии была выявлена положительная корреляция величин АХЭ с переменными главной компоненты 2 (влияние реки), что может быть следствием воздействия повышенных концентраций металлов (Cu, Pb), которые могут влиять на активность АХЭ (Frasco et al., 2005; Amer et al., 2022).

Ингибирование АХЭ, наблюдаемое у *G. oceanicus* и *M. arenaria* при действии нефтепродуктов, у *M. edulis* не наблюдалось. Повышенные величины ПОЛ *G. oceanicus* и *M. arenaria* на участке с видимыми следами нефтепродуктов в воде и грунте свидетельствовали об усилении метаболизма ксенобиотиков и окислительном повреждении макромолекул. Кроме того, снижение уровня активности АХЭ у обоих видов показывает нейротоксические эффекты при таких условиях. Активности КАТ и GST мидии были гораздо выше на этом участке по сравнению с другими станциями. Накопление продуктов распада нефти происходит в осадках, к которым приурочены эти виды (Самус и др., 2003), что и повышает их чувствительность к этому загрязнению, в сравнении с мидиями.

Видоспецифичная разница в реакции на неблагоприятные факторы связана с рядом причин, включая различия в микросредах обитания, способе питания, уровне подвижности, а также чувствительности видов к различным типам загрязняющих веществ. Прикрепленные фильтраторы *M. edulis* подвергаются воздействию загрязняющих веществ, передающихся через воду в растворенной форме и частицы пищи, через жабры. Донные детритофаги *M. arenaria* вытягивают сифон на поверхность осадка и питаются частицами с придонного пограничного слоя, где могут накапливаться жирорастворимые загрязнители, такие как микроэлементы комплексов металлов и органические вещества (в том числе углеводороды). В отличие от двустворчатых моллюсков, всеядные амфиподы *G. oceanicus* активно передвигаются в грунте и воде, поедая частицы детрита с поверхности, а также мелкие живые организмы.

В заключение отметим, что исследования молекулярных биомаркеров позволяют выявить механизмы развития адаптивных биохимических реакций у водных животных в ответ на воздействие неблагоприятных изменений водной среды. Применение таких показателей может быть весьма перспективно для оценки эффектов загрязнения морской среды металлами и нефтепродуктами, но важно учитывать индикационный потенциал каждого вида, используемого в качестве тестового объекта, поскольку то, что отражают те или иные реакции организма, зависит от образа его жизни и индивидуальных физиологических особенностей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность К.К. Лехтонену (Институт окружающей среды Финляндии) за участие в сборе и препарировании животных, ценные советы в ходе работы, Р. Турье и А. Ахво (Институт окружающей среды Финляндии) за консультации по проведению анализа биомаркеров, А.Н. Шарову (Институт биологии внутренних вод РАН) за помощь в отборе и транспортировке образцов и В.В. Халаману (Беломорская биостанция "Картеш", Зоологический институт РАН) за предоставление мидий с искусственных субстратов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (госзадание № 122031100274-7) и Академией Финляндии по программе научного обмена (гранты AF287817, AF298015, 2014–2016 гг.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор декларирует отсутствие конфликта интересов.

БИОЭТИКА

При работе с животными соблюдались этические нормы и стандарты. Разрешение № 1-5/19-02-2024 предоставлено Комиссией по биоэтике ЗИН РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бергер В.Я., 1986. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. Л.: Наука. 218 с.
- Кабдрахманова Г.Б., Утепкалиева А.П., 2018. О роли экотоксикантов в развитии нейротоксикозов // West Kazakhstan Med. J. № 57 (1). С. 29–36.
- Ковыришина Т., Руднева И., 2014. Холинэстеразы рыб как биомаркеры загрязнения морской среды пестицидами // Междунар. сельскохозяйств. журн. № 3. С. 38–42.
- Немова Н.Н., Высоцкая Р.У., 2004. Биохимическая индикация состояния рыб. М.: Наука. 316 с.
- Немова Н.Н., Мещерякова О.В., Лысенко Л.А., Фокина Н.Н., 2014. Оценка состояния водных организмов по биохимическому статусу // Тр. КарНЦ РАН. № 5. С. 18–29.
- Сухаренко Е.В., Недзвецкий В.С., Кириченко С.В., 2017. Биомаркеры нарушений метаболизма двустворчатых моллюсков в условиях загрязнения среды обитания продуктами переработки нефти // Biosyst. Divers. V. 25. № 2. P. 113–118. <https://doi.org/10.15421/011717>
- Филатов Н., Тержеев А., Дружинин П., 2011. Беломорье — регион решения арктических задач // Арктика: экология и экономика. № 2. С. 90–101.
- Фокина Н.Н., Нефедова З.А., Немова Н.Н., 2011. Биохимические адаптации морских двустворчатых моллюсков к аноксии (обзор) // Тр. КарНЦ РАН. № 3. С. 121–130.
- Хочачка П., Сомеро Дж., 1988. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир. 586 с.
- Чуйко Г.М., 2017. Биомаркеры в системе оценки токсического воздействия на гидробионтов и в экологическом мониторинге водных экосистем // Вода Magazine. № 7 (119). С. 26–29.
- Amer N.R., Lawler S.P., Zohdy N.M., Younes A., ElSayed W.M., et al., 2022. Copper exposure affects anti-predatory behaviour and acetylcholinesterase levels in *Culex pipiens* (Diptera, Culicidae) // Insects. V. 13. № 12. Art. 1151. <https://doi.org/10.3390/insects13121151>
- Berezina N.A., 2023. Energy metabolism of crustaceans (Amphipoda) from the northern populations (White Sea Basin) // Russ. J. Ecol. V. 54. P. 62–69. <https://doi.org/10.1134/S1067413623010022>

- Berezina N.A., Lehtonen K.K., Ahvo A., 2019. Coupled application of antioxidant defense response and embryo development in amphipod crustaceans in the assessment of sediment toxicity // Environ. Toxicol. Chem. V. 38. № 9. P. 2020–2031.
<http://doi.org/10.1002/etc.4516>
- Beyer J., Green N.W., Brooks S., Allan I.J., Ruus A., et al., 2017. Blue mussels (*Mytilus edulis* spp.) as sentinel organisms in coastal pollution monitoring: A review // Mar. Environ. Res. V. 130. P. 338–365.
<http://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.07.024>
- Binelli A., Ricciardi F., Riva C., Provini A., 2006. New evidences for old biomarkers: Effects of several xenobiotics on EROD and AChE activities in zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) // Chemosphere. V. 62. P. 510–519.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2005.06.033>
- Bradford M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Ann. Biochem. V. 72. P. 248–254.
<http://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>
- Cajaraville M.P., Bebianno M.J., Blasco J., Porte C., Sarasquete C., Viarengo A., 2000. The use of biomarkers to assess the impact of pollution in coastal environments of the Iberian Peninsula: A practical approach // Sci. Total Environ. V. 247. P. 295–311.
[https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(99\)00499-4](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(99)00499-4)
- Camus L., Birkely S.R., Jones M.B., Børseth J.F., Grøsvik B.E., et al., 2003. Biomarker responses and PAH uptake in *Mya truncata* following exposure to oil-contaminated sediment in an Arctic fjord (Svalbard) // Sci. Total Environ. V. 308. P. 221–234.
[https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(02\)00616-2](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(02)00616-2)
- Chevin L.-M., Lande R., Mace G.M., 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a predictive theory // PLoS Biol. V. 8. № 4. Art. e1000357.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000357>
- Claiborne A., 1985. Catalase activity // CRC Handbook of Methods for Oxygen Radical Research / Ed. Greenwald R.A. Boca Raton: CRC Press. P. 283–284.
- Cobelo-García A., Millward G.E., Prego R., Lukashin V., 2006. Metal concentrations in Kandalaksha Bay, White Sea (Russia) following the spring snowmelt // Environ. Pollut. V. 143. P. 89–99.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.11.006>
- Dietz R., Letcher R.J., Desforjes J.-P. et al., 2019. Current state of knowledge on biological effects from contaminants on arctic wildlife and fish // Sci. Total Environ. V. 696. Art. 133792.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133792>
- Ellman G.L., Courtney K.D., Andres V., Featherstone R.M., 1961. A new and rapid colorimetric determination of acetylcholinesterase activity // Biochem. Pharmacol. V. 7. P. 88–95.
[https://doi.org/10.1016/10.1016/0006-2952\(61\)90145-9](https://doi.org/10.1016/10.1016/0006-2952(61)90145-9)
- Fokina N.N., Bakhmet I.N., Shklyarevich G.A., Nemovalva N.N., 2014. Effect of seawater desalination and oil pollution on the lipid composition of blue mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 110. P. 103–109.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.08.010>
- Frasco M.F., Fournier D., Carvalho F., Guilhermino L., 2005. Do metals inhibit acetylcholinesterase (AChE)? Implementation of assay conditions for the use of AChE activity as a biomarker of metal toxicity // Biomarkers. V. 10. P. 360–375.
<https://doi.org/10.1080/13547500500264660>
- Freitas R., Costa E., Velez C., Santos J., Lima A., et al., 2012. Looking for suitable biomarkers in benthic macroinvertebrates inhabiting coastal areas with low metal contamination: Comparison between the bivalve *Cerastoderma edule* and the polychaete *Diopatra neapolitana* // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 75. № 1. P. 109–118.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2011.08.019>
- Golovanova I.L., Golovanov V.K., Chuiko G.M., Podgornaya V.A., Aminov A.I., 2019. Effects of roundup herbicide at low concentration and of thermal stress on physiological and biochemical parameters in Amur Sleeper *Perccottus glenii* Dybowski juveniles // Inland Water Biol. V. 12. № 4. P. 462–469.
<https://doi.org/10.1134/S1995082919040059>
- Gostyukhina O.L., Kladchenko E.S., Chelebueva E.S., Tkachuk A.A., Lavrichenko D.S., Andreyeva A.Y., 2023. Short-time salinity fluctuations are strong activators of oxidative stress in Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) // Ecol. Montenegrina. V. 63. P. 46–58.
<https://doi.org/10.37828/em.2023.63.5>
- Gray J.S., Elliott M., 2009. Ecology of Marine Sediments: From Science to Management. 2nd ed. Oxford: Oxford Univ. Press. 225 p.
- Habig W.H., Pabst M.J., Jakoby W.B., 1974. Glutathione S-transferases. The first step in mercapturic acid formation // J. Biol. Chem. V. 249. P. 7130–7139.
- Havelková M., Randak T., Blahová J., Slatinská I., Svobodová Z., 2008. Biochemical markers for the assessment of aquatic environment contamination // Interdiscip. Toxicol. V. 1. P. 169–181.
<https://doi.org/10.2478/v10102-010-0034-y>
- Huang Y., Tang H., Jin J., Fan M., Chang A.K., Ying X., 2020. Effects of waterborne cadmium exposure on its internal distribution in *Meretrix meretrix* and detoxification by metallothionein and antioxidant enzymes // Front. Mar. Sci. V. 7. Art. 502.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00502>
- Kim Y.H., Lee S.H., 2018. Invertebrate acetylcholinesterases: Insights into their evolution and non-classical functions // J. Asia Pac. Entomol. V. 21. P. 186–195.
<https://doi.org/10.1016/j.aspen.2017.11.017>
- Klimova Y.S., Chuiko G.M., Gapeeva M.V., Pesnya D.S., Ivanova E.I., 2019. The use of oxidative stress parameters of bivalve mollusks *Dreissena polymorpha*

- (Pallas, 1771) as biomarkers for ecotoxicological assessment of environment // *Inland Water Biol.* V. 12. № S2. P. 88–95.
<https://doi.org/10.1134/S1995082919060063>
- Kwok C.-T., Van de Merwe J., Chiu J., Wu R., 2012. Antioxidant responses and lipid peroxidation in gills and hepatopancreas of the mussel *Perna viridis* upon exposure to the red-tide organism *Chattonella marina* and hydrogen peroxide // *Harmful Algae*. V. 13. P. 40–46.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.001>
- Lehtonen K.K., Leiniö S., Schneider R., Leivuori M., 2006. Biomarkers of pollution effects in the bivalves *Mytilus edulis* and *Macoma balthica* collected from the southern coast of Finland (Baltic Sea) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 322. P. 155–168.
<https://doi.org/10.3354/meps322155>
- Leiniö S., Lehtonen K.K., 2005. Seasonal variability in biomarkers in the bivalves *Mytilus edulis* and *Macoma balthica* from the northern Baltic Sea // *Comp. Biochem. Physiol. C. Toxicol. Pharmacol.* V. 140. P. 408–421.
<https://doi.org/10.1016/j.cca.2005.04.005>
- Lushchak V.I., 2011. Environmentally induced oxidative stress in aquatic animals // *Aquat. Toxicol.* V. 101. P. 13–30.
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2010.10.006>
- Lysenko L., Kantserova N., Käiväräinen E., Krupnova M., Shklyarevich G., Nemova N., 2014. Biochemical markers of pollutant responses in macrozoobenthos from the White Sea: Intracellular proteolysis // *Mar. Environ. Res.* V. 96. P. 38–44.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2014.01.005>
- Mennillo E., Casu V., Tardelli F., De Marchi L., Freitas R., Pretti C., 2017. Suitability of cholinesterase of polychaete *Diopatra neapolitana* as biomarker of exposure to pesticides: In vitro characterization // *Comp. Biochem. Physiol. C. Toxicol. Pharmacol.* V. 191. P. 152–159.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2016.10.007>
- Nunes B., 2011. The use of cholinesterases in ecotoxicology // *Rev. Environ. Contam. Toxicol.* V. 212. P. 29–59.
https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8453-1_2
- Nunes B.S., Travasso R., Gonçalves F., Castro B.B., 2015. Biochemical and physiological modifications in tissues of *Sardina pilchardus*: Spatial and temporal patterns as a baseline for biomonitoring studies // *Front. Environ. Sci.* V. 3. Art. 7.
<https://doi.org/10.3389/fenvs.2015.00007>
- Ohkawa H., Ohishi N., Yagi K., 1979. Assay for lipid peroxides in animal tissues by thiobarbituric acid reaction // *Ann. Biochem.* V. 95. P. 351–358.
[https://doi.org/10.1016/0003-2697\(79\)90738-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(79)90738-3)
- Regoli F., 1998. Trace metals and antioxidant enzymes in gills and digestive gland of the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* V. 34. P. 48–63.
<https://doi.org/10.1007/s002449900285>
- Seen S., 2021. Chronic liver disease and oxidative stress – a narrative review // *Expert Rev. Gastroenterol. Hepatol.* V. 15. P. 1021–1035.
<https://doi.org/10.1080/17474124.2021.1949289>
- Timbrell J.A., 1998. Biomarkers in toxicology // *Toxicology*. V. 129. P. 1–12.
[https://doi.org/10.1016/S0300-483X\(98\)00058-4](https://doi.org/10.1016/S0300-483X(98)00058-4)
- Timofeyev M.A., 2006. Antioxidant enzyme activity in endemic Baikalean versus Palaearctic amphipods: tagma- and size-related changes // *Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol.* V. 143. № 3. P. 302–308.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.12.001>
- Turja R., Sanni S., Stankevičiūtė M., Butrimavičienė L., Devier M.-H., et al., 2020. Biomarker responses and accumulation of polycyclic aromatic hydrocarbons in *Mytilus trossulus* and *Gammarus oceanicus* during exposure to crude oil // *Environ. Sci. Pollut. Res.* V. 27. P. 15498–15514.
<https://doi.org/10.1007/s11356-020-07946-7>
- Viarengo A., 1991. Seasonal variations in the antioxidant defence systems and lipid peroxidation of the digestive gland of mussels // *Comp. Biochem. Physiol. C. Comp. Pharmacol.* V. 100. № 1–2. P. 187–190.
[https://doi.org/10.1016/0742-8413\(91\)90151-i](https://doi.org/10.1016/0742-8413(91)90151-i)
- Won E.J., Rhee J.S., Kim R.O., Ra K., Kim K.T., et al., 2012. Susceptibility to oxidative stress and modulated expression of antioxidant genes in the copper-exposed polychaete *Perinereis nuntia* // *Comp. Biochem. Physiol. C. Toxicol. Pharmacol.* V. 155. № 2. P. 344–351.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2011.10.002>

Biomarkers of stress in common coastal amphipods and bivalves under salinity gradient and pollution influence (the White Sea)

N. A. Berezina

Zoological Institute, RAS

Universitetskaya Embankment, 1, St. Petersburg, 199034 Russia

E-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Studies of the biochemical parameters of aquatic organisms are important for understanding the mechanisms of their adaptive reactions in response to the influence of environmental factors. They are also used in a comprehensive assessment of the quality of the aquatic environment under the influence of anthropogenic pollution. The purpose of the work is a comparative study of the biochemical parameters of marine invertebrates, showing neurotoxic effects, the process of antioxidant protection, and the functioning of the biotransformation system. These indicators are considered “biomarkers of stress” in aquatic organisms. Widespread White Sea species were chosen as model species: *Gammarus oceanicus* (Amphipoda: Malacostraca), *Mytilus edulis* (Mytilida: Bivalvia), and *Mya arenaria* (Myoida: Bivalvia). At the end of August 2015–2016, these invertebrates were collected from several locations of the littoral zone of the Kandalaksha Bay of the White Sea: the wild littoral in the absence of visible anthropogenic influence, and with different levels of local pollution (far from an urban settlement (Maly Pitkul Bay), on a wild beach near the confluence of the Niva River, near the port of Kandalaksha at the boat pier, and at the Kartesh biological station). In addition, a comparison was made between molluscs (*M. edulis*) living in the intertidal and subtidal zones (as part of mussel rope aquaculture). The highest levels of enzyme activity (catalase, glutathione-S-transferase) and increased levels of lipid peroxidation, indicating the state of oxidative stress in the amphipods and molluscs, were determined for animals living at the mouth of the Niva River and local pollution with oil products in the port of Kandalaksha. For each indicator, interspecies differences in response to impacts of one nature or another were found. Principal component analysis revealed two factors that explained 81.08% of the variability of the variables. The main influencing factors were the river reducing the salinity of the water and introducing pollutants into the sea, increasing the levels of metals (copper, zinc, and lead) in the water. The second important impact factor was local pollution of habitats with oil products (motor boats), and it was this second factor that was associated with changes in a large number of biochemical parameters of molluscs and amphipods, indicating the state of stress in organisms. The results of this study confirm the usefulness of using biochemical indicators of marine invertebrates to assess their condition under the influence of environmental stress factors, including pollution, and the high indicator significance of the applied biomarkers.

УДК 581.5

СТРАТЕГИЯ “БИОЛОГИЧЕСКОГО ХЕДЖИРОВАНИЯ СТАВОК” В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ *HERACLEUM MANTEGAZZIANUM* SOMMIER & LEVIER (ARIACEAE) НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

© 2024 г. И. В. Далькэ*, Р. В. Малышев, И. Г. Захожий, И. Ф. Чадин

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

*E-mail: dalke@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 23.04.2024 г.

После доработки 23.10.2024 г.

Принята в печать 27.11.2024 г.

На основе концепции “биологического хеджирования ставок” описаны механизмы поддержания численности и возрастного спектра ценопопуляций *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier в отсутствие у данного вида долговременного почвенного семенного банка. Исследована динамика пополнения и расходования почвенного банка мерикарпиев (“семян”) *H. mantegazzianum*, численность проростков и ювенильных особей в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми. Для ценопопуляций *H. mantegazzianum* характерно накопление значительного количества пустых семенных оболочек в почве, медианная численность жизнеспособных семян при этом не превышает 2000 шт./м². Длительный период естественной стратификации (до 180 дней) обеспечивает созревание и быстрое прорастание весной практически всех семян урожая предыдущего года. Из этого следует, что в природно-климатических условиях района проведения работ растения *H. mantegazzianum* формируют временный банк семян. Численность ювенильных особей *H. mantegazzianum* остается относительно стабильной (около 200 шт./м²) благодаря регулярному поступлению семян, быстрому весеннему развитию проростков, а также за счет особей, оставшихся на второй год жизни в ювенильном онтогенетическом состоянии. Использование светового ресурса весеннего и осеннего периодов и возможность перехода в состояние вынужденного покоя летом способствуют выживанию и поддержанию численности ювенильных особей в условиях сильной внутривидовой конкуренции. Для *H. mantegazzianum* стратегия “хеджирования ставок” реализуется за счет перехода к репродукции крайне малой (менее 0.01%) части особей от общего числа особей в ценопопуляции, банка подземных почек возобновления и способности ювенильных особей переходить в состояние вынужденного покоя.

DOI: 10.31857/S0044459624060031, EDN: TQOTXE

Концепция “биологического хеджирования ставок” основана на проведении параллели между стратегиями снижения риска игроков на финансовом рынке и стратегиями уменьшения риска гибели популяций биологических видов в череде поколений (Evans, Dennehy, 2005; Childs et al., 2010; Starrfelt, Kokko, 2012; Крылов и др., 2020).

Классическим примером “биологического хеджирования ставок” является формирование растением банка семян (Evans, Dennehy, 2005; Childs et al., 2010). Способность к формированию долгосрочного постоянного (persistent) банка семян считается одним из значимых признаков устойчивости инвазионных видов растений (Gioria et al.,

2021). В то же время некоторые широко распространенные инвайдеры формируют краткосрочный постоянный (short-term persistent) или временный (transient) банк семян (в терминах Томпсона; Thompson et al., 1997). К таким видам относят гигантские борщевики *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier и *H. sosnowskyi* Manden., которые в настоящее время распространились на значительной части Европейского континента (Рыšek et al., 2007; Далькэ, Чадин, 2023).

Результаты недавних молекулярно-генетических исследований (Шадрин и др., 2024) указывают на филогенетическое единство гигантских инвазионных борщевиков (традиционно

называемых *H. sosnowskyi*), интродуцированных на севере европейской части России, с растениями *H. mantegazzianum*, собранными в нативной части ареала (Западный Кавказ). Опираясь на результаты этой работы, мы применяем для изученных нами растений гигантского инвазионного борщевика название *H. mantegazzianum*, а название *H. sosnowskyi* рассматриваем как его синоним.

В связи с исключительно генеративным способом размножения *H. mantegazzianum* неоднократно изучались репродуктивные показатели вида, способы расселения и стратификации “семян”, сезонная динамика численности и всхожесть “семян” почвенного и воздушного банков. Термин “семена” здесь и далее применяется условно. Плод представителей семейства зонтичные — вислоплодник. У борщевиков плод при созревании распадается на два мерикарпия, каждый из которых содержит одно семя (Тихомиров, 1958; Сацыперова, 1984; Ткаченко, 2020).

В условиях вторичного ареала растения демонстрируют высокую потенциальную семенную продуктивность — до 10–20 тыс. мерикарпиев на одну генеративную особь. Основная часть семян осыпается на почву осенью и поступает в почвенный банк, а небольшая часть может оставаться на соцветиях в составе воздушного банка. В почвенном банке семена располагаются преимущественно в верхнем слое почвы (0–5 см), их плотность в ценопопуляциях заметно варьирует (Скупченко, 1989; Ryšek et al., 2007; Dalke et al., 2015; Ткаченко, 2020).

Большая часть семян *H. mantegazzianum* (76–98%) прорастает весной, в середине вегетационного периода жизнеспособные семена в почве практически отсутствуют (Moravcová et al., 2006). В длительных полевых опытах было установлено, что максимальная продолжительность обнаружения жизнеспособных мерикарпиев в почве не превышала семи лет. При этом только 8.8% помещенных в почву семян сохраняли всхожесть в течение одного года, 2.1% — двух лет, 1.2% — трех лет, 0.4% — пяти лет и 0.1% — семи лет (Moravcová et al., 2018).

В литературе неоднократно описано стремительное восстановление в летний период численности ювенильных растений после уничтожения прегенеративных и генеративных особей *H. mantegazzianum* (Далькэ, Чадин, 2010; Jodaugienė et al., 2018; Чадин, 2020). Отрастание надземной части растений *H. sosnowskyi* из покоящихся каудексов после усыхания листового аппарата генеративных особей, скашивания

растений или применения гербицидов упоминается в работе Н.Н. Панасенко (2017).

Сведения о быстром истощении банка семян *H. mantegazzianum* и о его способности быстро восстанавливать численность ценопопуляций противоречат друг другу. Это несоответствие может быть объяснено либо методическими просчетами при изучении динамики запасов мерикарпиев, либо недооценкой роли растений разных возрастных групп (или “фенотипических классов”, по: Крылов и др., 2020) в восстановлении ценопопуляции после гибели (повреждений) значительного числа особей.

Целью работы было изучение сезонных изменений банка семян, численности проростков и ювенильных растений и выявление их роли в реализации демографического потенциала и сохранении структурной организации самоподдерживающихся ценопопуляций *H. mantegazzianum*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования. *Heracleum mantegazzianum* — многолетний, летнезеленый, травянистый, стержнекорневой, моноподиально нарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом, геофит. Зонтики многочисленные, 5–7 шт.; центральный зонтик самый крупный. Как было указано выше, семена борщевиков находятся внутри мерикарпиев. Каждый плод (тип плода — вислоплодник) состоит из двух мерикарпиев. Доразвитие зародыша семян и выход из состояния покоя происходят в течение нескольких месяцев при температурах +2...+5°C (период стратификации). Для семян характерен надземный тип прорастания, полевая всхожесть составляет 20–70% (Тихомиров, 1958; Сацыперова, 1984; Ткаченко, 2020).

Большой жизненный цикл (Уранов, 1975) *H. mantegazzianum* можно разделить на следующие возрастные состояния (Кудинов и др., 1980; Сацыперова, 1984; Панасенко, 2017): семена (*se*); проростки (*p*) — однопобеговые особи с двумя продолговатыми семядолями и/или одним простым округлым листом; ювенильные (*j*) — особи с 1–2 (3) тройчато-лопастными листьями; иматурные (*im*) — особи с отдельными листьями; виргинильные (*v*) — особи с тройчатосложными или непарноперистосложными листьями; генеративные (*g*) — особи со строением листа как у виргинильных особей, отличающиеся формированием репродуктивного побега. В условиях Республики Коми, вне обрабатываемых

посевов, прегенеративный период у растений *H. mantegazzianum* длится не менее двух лет и может продолжаться до шести лет (Далькэ и др., 2023). После плодоношения генеративные особи *H. mantegazzianum* отмирают в тот же год.

Район исследований и отбор образцов. Сбор данных проводили на территории МО ГО “Сыктывкар” (Республика Коми, Россия). Климат умеренно-континентальный, без сухого сезона, с холодным летом. Среднесуточная температура самого теплого месяца (июля) +17°C, самого холодного (января) –16°C. Годовое количество осадков составляет 600–700 мм. Появление снежного покрова наблюдается в середине октября, устойчивый снежный покров формируется в первой декаде ноября, сход снежного покрова отмечается в конце апреля – начале мая. Переход средней суточной температуры через 0°C весной происходит во второй декаде апреля, осенью – в начале октября. Длительность безморозного периода составляет 180–190 дней (Атлас Республики Коми..., 1997).

Изученные ценопопуляции (ЦП) растений *H. mantegazzianum* были локализованы на выведенных из использования сельскохозяйственных угодьях. Географические координаты участков: ЦП 1 (61.638128° с.ш., 50.832044° в.д.), ЦП 2 (61.607331° с.ш., 50.735631° в.д.), ЦП 3 (61.702083° с.ш., 50.818800° в.д.), ЦП 4 (61.645695° с.ш., 50.731816° в.д.). Участки проведения работ не подвергались мероприятиям, направленным на борьбу с сорной растительностью, растения *H. mantegazzianum* произрастали на выбранных участках более 10 лет.

Фенологические наблюдения за ЦП *H. mantegazzianum* осуществляли в 2021–2023 гг. (<http://proborshevnik.ru/fenologiya-2020>).

Количественную оценку численности семян почвенного банка и растений первого года жизни проводили на основе полевых наблюдений. Для отбора семян и растений использовали почвенный пробоотборник с внутренним диаметром 10.5 см и высотой 3.5 см. Сбор образцов проводили три раза в год: в начале вегетации *H. mantegazzianum* (апрель–май), во время цветения и плодоношения (июнь–август) и после опадения семян нового урожая на почву (сентябрь–октябрь) в период с 2021 по 2023 г. Биологическая повторность при каждом отборе проб для каждой ЦП составляла 10–30 образцов, всего собрали 771 пробу. В каждой пробе подсчитывали количество семян (*se*), проростков (*p*), ювенильных растений (*j*).

Семена из почвенных проб изучали под микроскопом (МБС-10, Россия) для выявления пустых оболочек (*se*⁰), жизнеспособных семян с целым зародышем (*se*⁺) и мертвых семян с поврежденным зародышем (*se*[–]). Пустые и поврежденные семена были хорошо различимы по цвету и плотности, которую оценивали при надавливании иглой.

Оценку количества семян в воздушном банке (не опавшие с зонтиков на момент проведения наблюдений семена) проводили в марте 2022 г. Для сбора проб воздушного банка семян закладывали трансекту через центр ЦП. На трансекте через каждые 5–10 м закладывали пробные площадки со сторонами 1.5 м (всего 49 площадок). На каждой площадке собирали все семена, которые остались в соцветиях.

Прорастание семян *H. mantegazzianum* изучали в лабораторных условиях. Семена, осыпавшиеся осенью на почву (почвенный банк) и оставшиеся в соцветиях (воздушный банк), собирали зимой и весной до наступления вегетационного периода. Пробы семян промывали водой, затем помещали в контейнеры и закрывали влажной тканью. Половину семян каждого сбора проращивали при температуре 25°C для оценки степени развития зародыша и способности к немедленному прорастанию. Остальную часть семян экспонировали при температуре 5°C для определения всхожести в условиях холодовой стратификации. Регулярно подсчитывали количество наклюнувшихся семян в пробах. Для оценки степени развития зародыша случайно выбранные семена препарировали под микроскопом, локализовали зародыш, определяли длину семени и зародыша, вычисляли соотношение этих показателей.

Поступление фотосинтетической активной радиации (ФАР) к растениям *H. mantegazzianum* в полевых условиях определяли в 2021 и 2022 гг. с помощью квантовых датчиков Li-190SA (Licor, США). Измерения проводили в ясные дни в промежутке времени от 12:00 до 14:00. Датчики располагали на высоте 250 см над поверхностью почвы для измерения интенсивности ФАР, поступающей к ЦП, и на высоте 10–15 см для оценки светового потока, проникающего в приземную часть развитой ЦП.

Температуру поверхности почвы определяли с помощью автономных регистраторов температуры ТР-1 (ООО “Инженерные технологии”, Россия) с частотой записи данных 180 мин.

Сумму активных температур > 5°C (САТ5) рассчитывали, исходя из сведений о среднесуточной

температуре воздуха на основании архива данных метеостанции г. Сыктывкара (индекс ВМО 23804), размещенного на ресурсе “Расписание Погоды” (<https://rp5.ru>).

Для статистической обработки выборок использовали среднее значение и медиану. Применение конкретной меры оценки центральной тенденции выборок описано в тексте, на рисунках, в таблице. Для средних величин после знака “ $\pm$ ” указано стандартное отклонение, для медиан после знака “ $\pm$ ” приведено медианное абсолютное отклонение. Расчеты проводили в среде R (<https://www.R-project.org/>), для оценки медианного абсолютного отклонения не использовали фактор масштабирования (1.4826).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонное развитие растений. Регулярные фенологические наблюдения за ЦП *H. mantegazzianum* показали, что основная часть семян осыпалась из соцветий в сентябре. Во второй половине октября опавшие на почву семена укрывал снежный покров, что обеспечивало благоприятные условия для внутрисеменного доразвития зародыша (холодовой стратификации) (рис. 1).

В осенне-зимний и частично весенний период (в среднем 181 ± 3 дня) температура поверхностного (0–5 см) слоя почвы составляла от -0.3 до 5.8°C . Появление всходов и начало отрастания растений *H. mantegazzianum* отмечали в середине апреля – начале мая после схода снежного покрова и прогрева поверхности почвы выше 5°C . Нередко листья проростков, ювенильных и имматурных растений *H. mantegazzianum* полностью закрывали поверхность почвы. Позже разворачивались розеточные

листья виргинильных и генеративных особей. В середине июня генеративные особи бутонизировали, а в первой декаде июля приступали к цветению. Во второй декаде августа отмирали прикорневые и стеблевые листья генеративных особей, началось опадение семян нового урожая. В этот период накопленная сумма среднесуточных температур воздуха более 5°C (CAT5) составила в среднем $1677 \pm 74^\circ\text{C}$. Продолжительность периода вегетации *H. mantegazzianum* была в среднем 185 ± 5 дней, а теплообеспеченность территории суммой активных температур составила $2269 \pm 42^\circ\text{C}$ (рис. 1).

В течение года заметно изменялось поступление фотосинтетически активной радиации (ФАР) в приземный слой (рис. 2). Весной (апрель–май) проростки и ювенильные особи получали от 30 до 100% от общего притока ФАР. С развитием ассимиляционных органов виргинильных и генеративных растений (июнь–июль) относительное световое довольствие ювенильных растений в приземном слое сокращалось до 1–2%. После отмирания листовой поверхности генеративных особей *H. mantegazzianum* (август–октябрь) освещение на уровне размещения листьев ювенильных особей возрастало до 53% от поступающей ФАР (рис. 2).

Численность семян, плотность проростков и ювенильных особей в ценопопуляциях. Осенью (сентябрь–октябрь) после опадения семян нового урожая во всех почвенных пробах 80–90% семенного материала было представлено пустыми оболочками семян (se^0). Медианное значение численности se^0 в этот период составило 3974 шт./м² (максимум 20733 шт./м²). На долю жизнеспособных семян приходилось

Показатели	Ноябрь	Декабрь– Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Фенофазы	1			2		3	4	5	6	1
Длительность фенофаз, дни	181			57		14	19	31	63	
Накопление CAT5, °C				576		784	1118	1677	2269	
Температура почвы на глубине 0–5 см, °C	2.0	–0.3	–0.2	1.0	9.1	13.0	16.3	15.8	8.8	5.8

Рис. 1. Фенологический спектр *H. mantegazzianum* в самоподдерживающихся ценопопуляциях, теплообеспеченность территории суммой активных температур выше 5°C (CAT5) и температура почвы. Обозначения: 1 – покой и стратификация семян, зимний покой растений; 2 – прорастание семян, развитие прикорневых листьев растений; 3 – бутонизация; 4 – цветение; 5 – плодоношение; 6 – осыпание семян, отмирание надземной части растений. Фенофазы 3–6 относятся только к растениям, находящимся в генеративном возрастном состоянии.

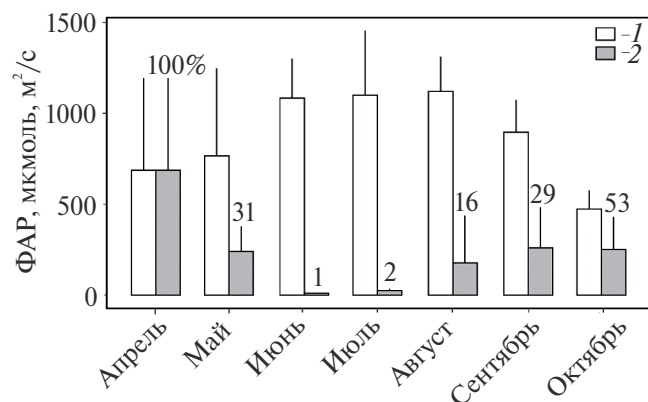


Рис. 2. Сезонная динамика поступления фотосинтетически активной радиации (ФАР) к растениям *H. mantegazzianum*. 1 – интенсивность ФАР на высоте 250 см над поверхностью почвы, 2 – интенсивность ФАР на высоте 10–15 см над поверхностью почвы. Приведено среднее значение со стандартным отклонением, цифрами (%) указана доля светового потока, проникающего в приземный слой, от общего поступления ФАР.

около 5–10% (медиана 173 шт./м², максимум 2419 шт./м²) (рис. 3).

Ежегодно часть семян оставалась на зонтиках в течение всего осенне-зимнего периода. В марте медианное значение численности воздушного банка семян *H. mantegazzianum* составило 55 шт./м² (среднее: 138 ± 264 шт./м²), 27% из них были жизнеспособны (se^+).

Данные о динамике численности семян, проростков и ювенильных особей *H. mantegazzianum* представлены в табл. 1. В связи с быстрым переходом стратифицированных семян в состояние проростков проводили учет суммы живых семян и проростков ($se^+ + p$). Во всех случаях плотность (se^+), (p) и ($se^+ + p$) характеризовалась высокой изменчивостью с коэффициентом вариации более 100% (табл. 1).

Медианное значение суммы se^+ и p для всех ценопопуляций (ЦП 1–4) в начале вегетации заметно варьировало по годам – от 230 до 1382 шт./м². Летом отмечено полное отсутствие проростков, однако в отдельных ЦП обнаруживали небольшое количество жизнеспособных семян (табл. 1, рис. 4а). Осенью за счет поступления семян нового урожая медианная плотность почвенного фонда se^+ составляла в разные годы от 230 до 1267 шт./м² (табл. 1).

Обобщение результатов наблюдений за ЦП *H. mantegazzianum* в течение годовичного цикла показало, что весной медианная плотность фонда жизнеспособных семян и проростков снижалась на 25%, а к середине вегетации их фонд расходовался практически полностью (рис. 4а). Плотность ювенильных особей оставалась относительно стабильной в течение всего года. К осени медианная численность ювенильных растений равнялась 230 шт./м² (рис. 4б). После

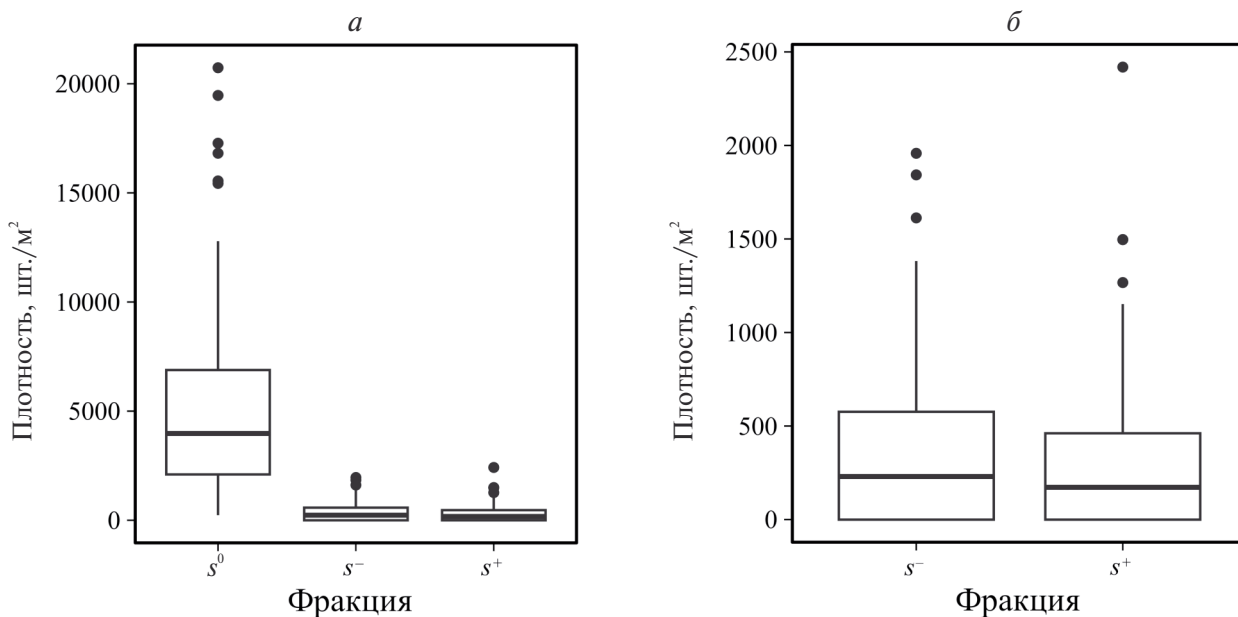


Рис. 3. Состав почвенного банка семян в ценопопуляциях *H. mantegazzianum* в осенний период: а – плотность пустых оболочек семян (se^0) и семян, б – плотность мертвых (se^-) и жизнеспособных (se^+) семян. Представлены объединенные данные для всех ценопопуляций за 2021–2023 гг.

Таблица 1. Сезонная динамика численности жизнеспособных семян (se^+), проростков (p) и ювенильных особей (j) *Heracleum mantegazzianum*, шт./м²

ЦП	Апрель—Май			Июнь—Август			Сентябрь—Октябрь			
	2021 год									
	se^+	p	$se^+ + p$	j	se^+	p	$se^+ + p$	j	$se^+ + p$	
1	242 ± 69	1613 ± 460	1906 ± 466	461 ± 345	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	1152 ± 461	0 ± 0	806 ± 576
2	576 ± 230	1267 ± 576	2073 ± 922	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	230 ± 116	519 ± 287	115 ± 115
3	115 ± 115	0 ± 0	115 ± 115	346 ± 116	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	173 ± 57	115 ± 115
4	173 ± 57	1728 ± 173	1901 ± 115	1901 ± 633	115 ± 115	0 ± 0	115 ± 115	1152 ± 461	576 ± 461	461 ± 461
ЦП 1—4	242 ± 138	1037 ± 1036	1382 ± 1036	230 ± 230	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	519 ± 403	173 ± 173	230 ± 230
2022 год										
	se^+	p	$se^+ + p$	j	se^+	p	$se^+ + p$	j	se^+	j
1	0 ± 0	230 ± 230	230 ± 230	230 ± 115	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	115 ± 115	461 ± 231	288 ± 173
2	0 ± 0	230 ± 173	346 ± 231	115 ± 115	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	1728 ± 807	115 ± 115
3	0 ± 0	56 ± 57	115 ± 115	230 ± 57	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	115 ± 115	1267 ± 633	115 ± 115
4	0 ± 0	404 ± 57	461 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	115 ± 115	1958 ± 806	115 ± 115
ЦП 1—4	0 ± 0	230 ± 230	230 ± 230	115 ± 115	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	115 ± 115	1267 ± 806	115 ± 115
2023 год										
	se^+	p	$se^+ + p$	j	se^+	p	$se^+ + p$	j	se^+	j
1	0 ± 0	691 ± 403	691 ± 403	115 ± 115	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	230 ± 115	346 ± 231	346 ± 116
2	0 ± 0	519 ± 287	519 ± 287	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	346 ± 173	1497 ± 576	230 ± 116
3	0 ± 0	230 ± 173	230 ± 173	173 ± 173	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	346 ± 230	115 ± 115	115 ± 115
4	0 ± 0	796 ± 397	796 ± 397	88 ± 88	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	461 ± 115	346 ± 346	461 ± 231
ЦП 1—4	0 ± 0	461 ± 346	461 ± 346	88 ± 88	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	346 ± 230	346 ± 346	346 ± 230

Примечание. Представлены медиана ± медианное абсолютное отклонение выборки. ЦП 1–4 – объединенные данные для всех ценопопуляций.

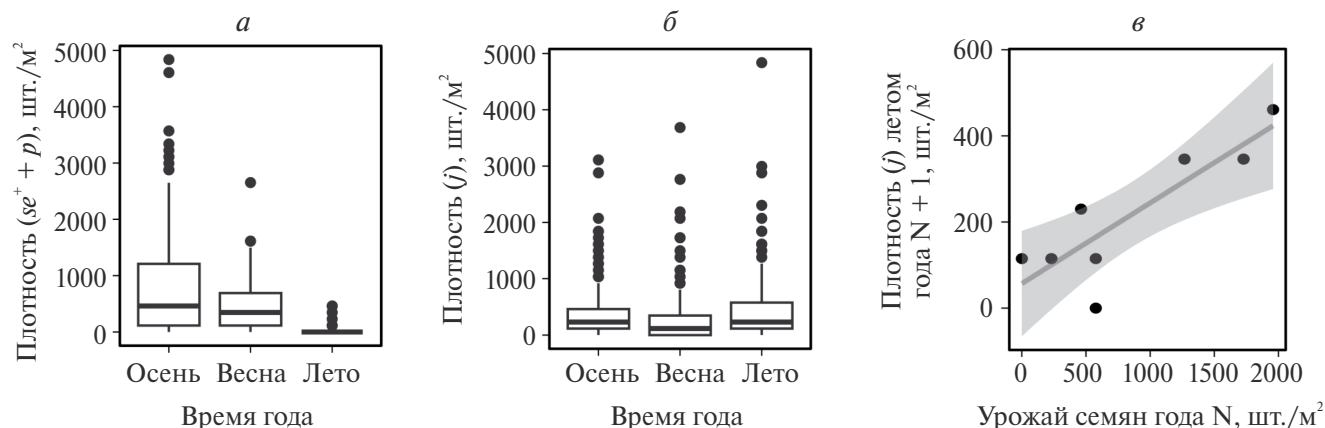


Рис. 4. Сезонные изменения численности семян, проростков и ювенильных растений *H. mantegazzianum*: *a* – плотность жизнеспособных семян и проростков, *б* – плотность ювенильных особей, *в* – взаимосвязь между урожаем семян и плотностью ювенильных растений в ходе вегетации следующего года (приведены медианные значения). Корреляция Пирсона $r = 0.86$, $p = 0.0068$; темно-серым фоном показан доверительный интервал 95%. Представлены объединенные данные для ЦП 1–4 за 2021–2023 гг.

перезимовки их численность снижалась в 2 раза. Вместе с тем дружное прорастание семян и быстрое развитие проростков способствовали восстановлению плотности ювенильных растений.

Летом и осенью в среднем $42 \pm 34\%$ ювенильных особей находились в состоянии вынужденного покоя. У таких растений были хорошо развиты

каудексы с погруженными в почву почками возобновления, но полностью отсутствовала надземная фитомасса (рис. 5). В августе (конец периода плодоношения) начинали отмирать прикорневые листья генеративных особей, что приводило к значительному увеличению интенсивности освещения в приземном слое (рис. 2). Увеличение



Рис. 5. Вариабельность габитуса и морфометрических параметров растений *H. mantegazzianum* первого года жизни: *a* – вегетирующие растения, *б* – растения в состоянии вынужденного покоя (август–сентябрь 2021 г.).

интенсивности солнечной радиации стимулировало рост листьев из покоящихся каудексов ювенильных растений. По нашим данным, в летний период численность ювенильных растений положительно и статистически значимо коррелировала с урожаем семян предыдущего года (рис. 4в).

Всхожесть семян и рост зародыша в ходе стратификации. Результаты лабораторных наблюдений показали, что динамика прорастания семян почвенного и воздушного банков в условиях холодной стратификации имела вид логистической кривой (рис. 6а). Первые прорастающие семена отмечали не ранее 60–70 дней от начала стратификации. В последующие 60 дней наблюдали экспоненциальное увеличение количества проросших семян. На 180 день стратификации общая всхожесть семян достигла 50% и далее не изменялась.

У прорастающих семян длина зародыша достигала 50% от длины семени. Осенью зародыш семян нового урожая был развит слабо, его длина не превышала 1 мм, что составляло около 11% от общей длины семени. В первый месяц стратификации при температуре 5°C длина зародыша лишь у небольшой части семян достигала 20–25% (рис. 6б). Спустя два месяца стратификации зародыш большей части семян занимал уже от 20 до 40% их длины, небольшая доля семян характеризовалась длиной зародыша более

50% от длины семени. С увеличением времени экспозиции семян при 5°C до 130 дней отмечали рост числа семян с длиной зародыша более 50% от длины семени. Важно отметить, что на всех сроках искусственной стратификации в пробах обнаруживали семена с недоразвитым зародышем, длина которого была менее 50% длины семени (рис. 6б).

В пробах воздушного банка доля жизнеспособных семян составляла от 20 до 45%. С октября по апрель размер зародыша у оставшихся на соцветиях семян изменялся слабо, его длина не превышала 10–20% от общей длины семени. Использование холодной стратификации сразу после сбора воздушного банка семян показало, что спустя 60 дней проросло 2% семян, а еще через 30 дней стратификации их всхожесть возросла до 10–25%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Инвазионные виды растений демонстрируют эффективное поддержание численности своих популяций, успешно противостоят мерам по уничтожению зарослей и активно расселяются на новых территориях (Ramula et al., 2008; Vyun et al., 2018). Одним из ключевых факторов, обеспечивающих биологическое вторжение и устойчивое размножение растений,

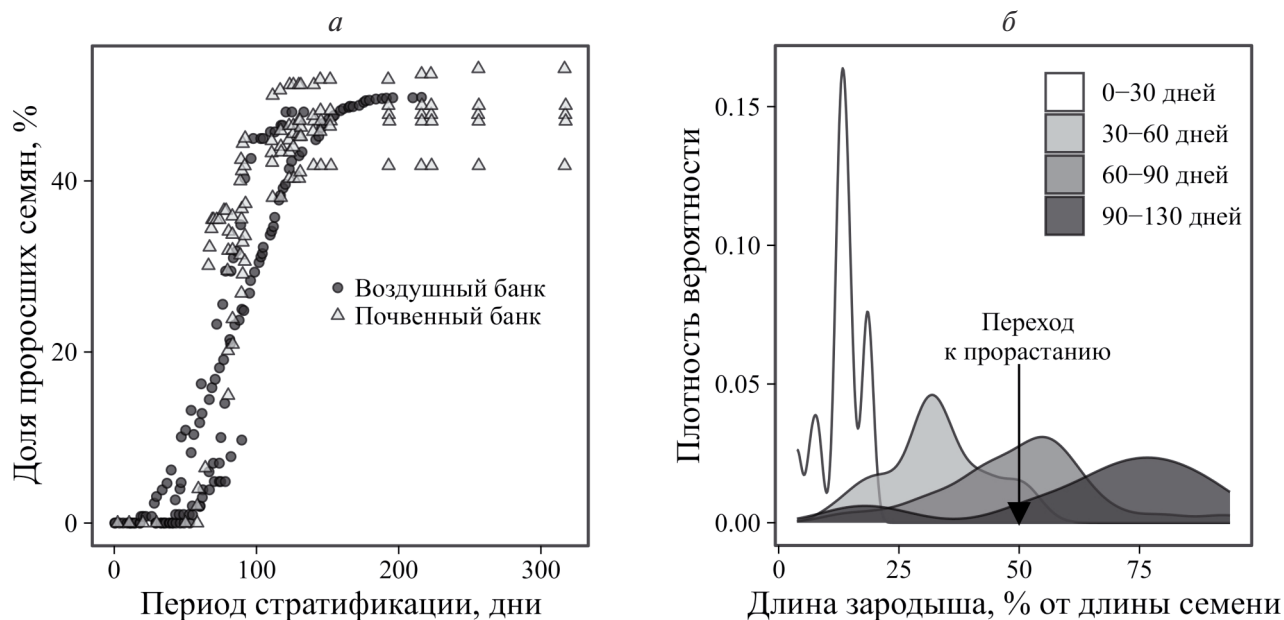


Рис. 6. Динамика прорастания семян *H. mantegazzianum* (а) и изменение длины зародыша (б) в ходе холодной стратификации.

считается наличие долгосрочного постоянного (по: Thompson et al., 1997) почвенного банка семян. На начальном этапе расселения инвазионным травянистым видам может благоприятствовать высокая жизнеспособность семян. Разная длительность покоя семян позволяет таким растениям пережить непредсказуемые и летальные для большинства активно вегетирующих особей события (интенсивная конкуренция, хищничество, природные и антропогенные нарушения). Считается, что для инвазионных растений характерно явление “биологического хеджирования ставок” за счет формирования долгосрочного почвенного банка семян. Предполагается, что долгоживущие почвенные банки семян способствуют изменениям ареалов растительных организмов в условиях климатических колебаний (Cohen et al., 2008; Gioria et al., 2021; Moravcová et al., 2022).

К настоящему времени отсутствует единое мнение о характерном для *H. mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*) типе почвенного банка семян (Willis, Hulme, 2002; Gudžinskas, Žalneravičius, 2018; Moravcová et al., 2018, 2022; Ткаченко, 2020). В работах ряда авторов (Dalke et al., 2015; Gudžinskas, Žalneravičius, 2018) приводятся сведения о быстром прорастании подавляющей части семян осеннего урожая текущего года уже весной следующего года, на основании чего семенной банк рассматривают как временный. В некоторых случаях наблюдается сохранение небольшой части семян в почве до трех (1.2% семян) и даже семи лет (0.1% семян) (Moravcová et al., 2018, 2022), а следовательно, семенной банк является краткосрочным постоянным.

Ряд исследователей полагают, что инвазионный потенциал *H. mantegazzianum* может поддерживаться даже за счет очень маленькой доли долгоживущих семян почвенного банка, так как в абсолютном выражении число таких семян может достигать значимых величин (Pyšek et al., 2007; Moravcová et al., 2022).

Различные темпы расходования семенного банка могут быть результатом влияния природно-климатических и эдафических факторов, характерных для тех или иных мест обитания инвазионных борщевиков, условий проведения опытов и наблюдений. Известно, что факторы окружающей среды сильно влияют на жизнеспособность семян. Выживание семян разных видов растений в почве может сильно варьировать между экспериментальными участками, зависит от свойств почвы, поражения патогенами (Saatkamp et al.,

2009). Также в разных частях ареала в разные годы могут наблюдаться контрастные условия прохождения стратификации. Следует отметить, что опыты по захоронению семян в почве в сетчатых мешках могут не соответствовать естественной динамике почвенного банка семян, что приводит к неправильной оценке расходования их запаса (Mourik et al., 2005).

Мы повторили работы по определению динамики расхода семян *H. mantegazzianum*, чтобы исключить возможность методических ошибок в оценке их численности. Ошибки были обнаружены прежде всего в определении размера почвенного банка семян. Численность семян почвенного банка оказалась кратно ниже по сравнению с нашими более ранними оценками и данными других исследователей (Pyšek et al., 2007; Dalke et al., 2015). На самом деле медианные значения численности жизнеспособных семян в почвенном банке в осенний период не превышали 2000 шт./м² (табл. 1). Приводимые ранее более высокие значения (до 20 000 шт./м²) можно объяснить ошибочным включением в состав почвенного банка нежизнеспособных семян (se^-) и пустых оболочек семян (se^0), которые сохранялись в почве (рис. 3).

Эксперименты в лабораторных условиях показали, что длительное действие низких положительных температур и влажности приводит к прорастанию абсолютного большинства жизнеспособных семян. Результаты экспериментов подтверждаются полевыми наблюдениями. В природно-климатических условиях района проведения работ большая часть семян *H. mantegazzianum* прорастает уже на следующий год после осеннего урожая. Это обусловлено тем, что устойчивый снежный покров обеспечивает оптимальный температурный режим и влажность для стратификации семян в течение длительного периода перезимовки (рис. 1). Прорастание большого количества семян инвайдеров может сдерживать рост местных растений за счет сплошного покрытия всходами поверхности почвы, более раннего прорастания и эффективного использования ресурсов среды (Gioria, Osborne, 2009; Moravcová et al., 2022; Dalke et al., 2024).

В таких условиях избежать прорастания и находиться в состоянии покоя могут семена воздушного банка *H. mantegazzianum*, которые остаются на соцветиях или поздно осыпаются и не успевают дозреть. Доля жизнеспособных семян воздушного банка с отложенным

прорастанием не превышала 5% от общего фонда семян *H. mantegazzianum*. Весной после опадения семян воздушного банка в почве могло находиться лишь очень небольшое количество семян с неразвитым зародышем. Однако наличие этого “резерва” не может обеспечить быстрое восстановление зарослей *H. mantegazzianum* после уничтожения всех вегетирующих растений с помощью гербицидов, как это описано в работе И.Ф. Чадина (2020).

По нашему мнению, стратегия “хеджирования ставок” *H. mantegazzianum* реализуется не за счет формирования краткосрочного постоянного банка семян с разным временем преодоления покоя (Moravcová et al., 2006), а путем перехода к цветению каждый год только небольшой части растений в популяции. При средней плотности генеративных особей 1–2 шт./м² на их долю приходится менее 0.01% от общего количества особей (Dalke et al., 2015; Антипина и др., 2017). В условиях инвазии растения *H. mantegazzianum* переходят к репродукции в возрасте от трех до семи лет (Далькэ и др., 2023). Такой механизм “диверсификации ставок” посредством перехода к репродукции особей разного календарного возраста является одним из классических примеров “эволюционного хеджирования ставок”, обеспечивающего устойчивость организмов в череде поколений (Childs et al., 2010).

Для надежного поддержания популяции *H. mantegazzianum* за счет перехода к цветению лишь небольшой части растений были разработаны эффективные способы сохранения общей численности особей, которые можно рассмотреть в контексте “биологического хеджирования ставок”. Первый способ — это переход части ювенильных растений в состояние покоя, второй — формирование банка подземных вегетативных и генеративных почек.

Именно переход ювенильных растений в состояние вынужденного покоя (Панасенко, 2017; Dalke et al., 2024) объясняет наблюдаемое явление быстрого восстановления численности популяций *H. mantegazzianum* после применения гербицидов на основе глифосата (Чадин, 2020). Такие гербициды приводят к тотальному уничтожению только растений с развитой листовой поверхностью. После обработки гербицидами популяции *H. mantegazzianum* возобновляются за счет фонда ювенильных особей, находящихся в состоянии вынужденного покоя, а не за счет почвенного банка семян, который практически отсутствует в летний период. Даже при наличии

семян в почве их созревание и последующее прорастание ограничивает положительная температура окружающей среды (Stokes, 1952).

Численность ювенильных растений в состоянии покоя часто превышает 200 шт./м². Такой плотности достаточно для перекрытия листьями этих особей почвенного покрова после выхода из состояния покоя и отрастания надземной части. Это явление регулярно наблюдается в осенний период при увеличении светового довольствия в приземном слое или после обработки зарослей *H. mantegazzianum* гербицидами на основе глифосата.

Ценопопуляции *H. mantegazzianum* ежегодно пополняются ювенильными особями благодаря высоким темпам развития проростков уже в начале вегетационного периода. Даже в отсутствие поступления новых семян имеющихся ювенильных особей и растений более старших возрастных групп (около 20 шт./м²) (Dalke et al., 2024) будет достаточно, чтобы ежегодно поддерживать репродуктивный процесс в популяциях *H. mantegazzianum* не менее семи лет.

Формирование подземного банка вегетативных и генеративных почек позволяет *H. mantegazzianum* легко переносить многократное поедание травоядными животными (в естественной части ареала) или полное скашивание надземной части, что часто встречается на практике в инвазионной части ареала вида (Rušek et al., 2007; Далькэ и др., 2018). На подземной части генеративных побегов *H. mantegazzianum* расположено пять-шесть спящих пазушных почек (Dalke et al., 2015), которые формируют замещающий побег после различных видов повреждений апикальной меристемы (Кудинов и др., 1980; Otte, Franke, 1998).

Быстро расходуемый банк семян в сочетании с фондом покоящихся почек позволяет *H. mantegazzianum* адаптироваться к гиперконкуренции растений в высокотравных сообществах горных лугов и рискам уничтожения надземной массы крупными травоядными животными (Nilsson et al., 1996). В нативном ареале на Кавказе крупнотравные виды р. *Heracleum* по CSR-классификации (Grime, 2001) характеризуются конкурентным типом экологической стратегии (Дудова и др., 2019). Ярко выраженные черты конкурентной (C) и конкурентно-рудеральной (CR) стратегий большинства растений субальпийского высокотравья Кавказа могут быть результатом приспособления к использованию высокогорных фитоценозов под пастбища

в течение многих столетий (Дудова и др., 2019). Кроме того, растения с большой биомассой и конкурентной жизненной стратегией часто отличаются образованием крупных семян с коротким временем жизни (Аджиев и др., 2012). Дружное прорастание большей части семян, т.е. быстрый расход семенного банка и расселение семян ветром на дальние дистанции (Далькэ, Чадин, 2023), способствует захвату новых территорий, а “хеджирование” риска массовой гибели всходов и уничтожения надземной части взрослых растений компенсируется банком покоящихся почек (Nilsson et al., 1996).

В среднетаежной подзоне Республики Коми изученные растения *H. mantegazzianum* заметно превышают по максимальной высоте и площади листьев местные травы с конкурентной (С) или конкурентно-рудеральной (CR) стратегиями — *Angelica sylvestris* L., *Dactylis glomerata* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Urtica dioica* L. (Dalke et al., 2018). Растения *H. mantegazzianum* используют свои функциональные конкурентные признаки для успешного вытеснения травянистых аборигенных видов. В сообществах с доминированием *H. mantegazzianum* конкурируют между собой уже не растения разных видов, а особи *H. mantegazzianum*, находящиеся в разных возрастных состояниях.

Инвазионные растения *H. mantegazzianum* “хеджируют ставки”, адаптируя возрастные группы ко всем доступным ресурсам среды. Распределение потомков (численности, биомассы) по фенотипическим классам, различающимся по своей способности к использованию разных ресурсных ниш (Крылов и др., 2020), обеспечивает преимущество над аборигенными травянистыми растениями и высокую устойчивость популяций вида в отсутствие постоянного почвенного банка семян.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты трехлетних полевых исследований в условиях Республики Коми позволили определить динамику пополнения и расходования почвенного банка семян, сезонные изменения численности проростков и ювенильных растений *H. mantegazzianum* и оценить их роль в стратегии “биологического хеджирования ставок”.

Установлено, что размер банка жизнеспособных семян *H. mantegazzianum* в почве не превышает 2000 шт./м², а большое количество пустых

семенных оболочек и нежизнеспособных семян в почвенных пробах (80–90% от общего фонда) может привести к ошибочной оценке запаса семян. В природно-климатических условиях Европейского Северо-Востока России почвенный банк семян *H. mantegazzianum* является временным и практически полностью расходуется в начале вегетационного сезона. Этому способствует длительный, до полугода, период с устойчивым снежным покровом, обеспечивающий благоприятный температурный режим для холодовой стратификации семян.

Несмотря на низкую всхожесть и скорость созревания, семена воздушного банка, составляющие до 5% от общего фонда семян, сохраняют жизнеспособность. Их отложенное прорастание и прерывание процесса развития зародыша летом объясняет возможность появления небольшого количества проростков *H. mantegazzianum* в конце вегетационного сезона.

В условиях инвазии *H. mantegazzianum* реализуют стратегию “хеджирования ставок” не за счет банка семян с разным временем преодоления покоя, а путем перехода к ежегодному цветению небольшой части растений — менее 0.01% от общего количества особей в ценопопуляции.

Для надежного поддержания численности популяции за счет перехода к цветению растений разного возраста *H. mantegazzianum* используют эффективные способы сохранения особей, которые можно рассматривать в контексте “биологического хеджирования ставок”: переход ювенильных растений в состояние покоя и формирование банка подземных вегетативных и генеративных почек. В условиях недостатка световых ресурсов переход в покой до 80% от общей численности ювенильных особей обеспечивает восстановление популяций *H. mantegazzianum* после тотального уничтожения всех растений с развитой листовой поверхностью. Банк подземных почек *H. mantegazzianum* позволяет переносить многократное поедание травоядными животными или полное отчуждение надземной части растений. В результате в популяции поддерживается непрерывный поток поколений и регулярная репродукция для обеспечения высокого инвазионного потенциала *H. mantegazzianum*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках НИОКТР “Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)” (№ 122040600021-4).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аджиев Р.К., Онипченко В.Г., Текеев Д.К., 2012. Сохранение жизнеспособности погребенных семян в альпийских фитоценозах Северо-Западного Кавказа: итоги пятилетнего эксперимента // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 453–458.
- Антипина Г.С., Маганов И.А., Платонова Е.А., Фалин А.Ю., 2017. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Ботаническом саду ПетрГУ // Hortus Bot. Т. 12. С. 445–453. <https://doi.org/10.15393/j4.art.2017.4842>
- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии, 1997 / Под ред. Таскаева А.И. М.: ДиК, Дрофа. 116 с.
- Далькэ И.В., Маслова С.П., Плюснина С.Н., Зрайченко Е.С., Бобров Ю.А., 2023. Новый метод определения календарного возраста растений *Heracleum sosnowskyi* и оценка на его основе возрастного состава в ценопопуляциях вида на севере // Экология. № 3. С. 212–219. <https://doi.org/10.31857/S0367059723030022>
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., 2010. Влияние глифосатсодержащего гербицида на рост, развитие и функциональные показатели борщевика Сосновского // Изв. Коми НЦ УрО РАН. № 4. С. 36–42.
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., 2023. Моделирование скорости увеличения площади ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier // Росс. журн. биол. инвазий. № 3. С. 30–47. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-16-3-30-47>
- Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Захожий И.Г., 2018. Анализ мероприятий по ликвидации нежелательных зарослей борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на территории Российской Федерации // Росс. журн. биол. инвазий. № 3. С. 44–61.
- Дудова К.В., Джатдоева Т.М., Дудов С.В., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Онипченко В.Г., 2019. Конкурентная стратегия растений субальпийского высокогорья Севера-Западного Кавказа // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. Т. 74. № 3. С. 179–187.
- Крылов А.К., Марков А.В., Александров Ю.И., 2020. Единство популяции как способ выживания в нестабильной среде // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 3. С. 194–207. <https://doi.org/10.31857/S0044459620030057>
- Кудинов М.М., Касач А.А., Чекалинская И.И., Черник В.В., Чурилов А.К., 1980. Интродукция борщевиков в Белоруссии. Минск: Наука и техника. 200 с.
- Панасенко Н.Н., 2017. Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) // Росс. журн. биол. инвазий. № 2. С. 95–106.
- Сацытєрова И.Ф., 1984. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука. 223 с.
- Скупченко Л.А., 1989. Семеноведение борщевика на Севере. Л.: Наука. 119 с.
- Тихомиров В.Н., 1958. Сравнительная морфология гинецея и плода зонтичных СССР. Автореф. дис.... канд. биол. наук. М. 15 с.
- Ткаченко К.Г., 2020. Гетеромерикарпия *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Umbelliferae = Apiaceae) // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Т. 181. № 4. С. 156–163. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-4-156-163>
- Уранов А.А., 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 2. С. 7–33.
- Чадин И.Ф., 2020. Тотальное уничтожение // АграрникЪ-А. № 1 (105). С. 16–18.
- Шадрин Д.М., Далькэ И.В., Захожий И.Г., Шильников Д.С., Кожин М.Н., Чадин И.Ф., 2024. Молекулярно-генетические исследования *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) европейской части России // Росс. журн. биол. инвазий. № 2. С. 153–171. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-17-2-153-171>
- Byun C., Blois S., de, Brisson J., 2018. Management of invasive plants through ecological resistance // Biol. Invasions. V. 20. P. 13–27. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1529-7>
- Childs D.Z., Metcalf C.J.E., Rees M., 2010. Evolutionary bet-hedging in the real world: Empirical evidence and challenges revealed by plants // Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci. V. 277. № 1697. P. 3055–3064. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0707>
- Cohen O., Riov J., Katan J., Gamliel A., Bar (Kutiel) P., 2008. Reducing persistent seed banks of invasive plants by soil solarization – the case of *Acacia saligna* // Weed Sci. V. 56. № 6. P. 860–865. <https://www.jstor.org/stable/25148610>
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhoshy I.G., Malyshev R.V., Maslova S.P. et al., 2015. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLoS One. V. 10. № 11. Art. e0142833. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142833>
- Dalke I.V., Maslova S.P., Zakhoshy I.G., Golke G.A., Smotrina Yu.A., 2024. Structure of cenopopulations of *Heracleum sosnowskyi* and mechanisms for maintaining their stability under the north conditions // Russ. J. Ecol. V. 55. № 2. P. 79–88. <https://doi.org/10.1134/S1067413624020024>

- Dalke I.V., Novakovskiy A.B., Maslova S.P., Dubrovskiy Y.A., 2018. Morphological and functional traits of herbaceous plants with different functional types in the European Northeast // *Plant Ecol.* V. 219. P. 1295–1305.
<https://doi.org/10.1007/s11258-018-0879-2>
- Pyšek P., Cock M.J.W., Nentwig W., Ravn H.P., 2007. Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). Wallingford: CAB International. 352 p.
- Evans M.E.K., Dennehy J.J., 2005. Germ banking: Bet-hedging and variable release from egg and seed dormancy // *Quart. Rev. Biol.* V. 80. № 4. P. 431–451.
<https://doi.org/10.1086/498282>
- Gioria M., Carta A., Baskin C.C., Dawson W., Essl F., et al., 2021. Persistent soil seed banks promote naturalisation and invasiveness in flowering plants // *Ecol. Lett.* V. 24. № 8. P. 1655–1667.
<https://doi.org/10.1111/ele.13783>
- Gioria M., Osborne B., 2009. Assessing the impact of plant invasions on soil seed bank communities: Use of univariate and multivariate statistical approaches // *J. Veg. Sci.* V. 20. № 3. P. 547–556.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01054.x>
- Grime J.P., 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd ed. Chichester: John Wiley and Sons. 417 p.
- Gudžinskas Z., Žalneravičius E., 2018. Seedling dynamics and population structure of invasive *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) in Lithuania // *Ann. Bot. Fenn.* V. 55. № 4/6. P. 309–320.
- Jodaugienė D., Marcinkevičienė A., Sinkevičienė A., 2018. Control of *Heracleum sosnowskyi* in Lithuania // *Proc. 28th German Conference on Weed Biology and Weed Control*. Julius Kühn-Institut. V. 458. P. 275–280.
<https://doi.org/10.5073/jka.2018.458.039>
- Moravcová L., Carta A., Pyšek P., Skálová H., Gioria M., 2022. Long-term seed burial reveals differences in the seed-banking strategies of naturalized and invasive alien herbs // *Sci. Rep.* V. 12. Art. 8859.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-12884-0>
- Moravcová L., Pyšek P., Krinke L., Müllerová J., Perglová I., Pergl J., 2018. Long-term survival in soil of seed of the invasive herbaceous plant *Heracleum mantegazzianum* // *Preslia*. V. 90. № 3. P. 225–234.
<https://doi.org/10.23855/preslia.2018.225>
- Moravcová L., Pyšek P., Pergl J., Perglova I., Jarošík V., 2006. Seasonal pattern of germination and seed longevity in the invasive species *Heracleum mantegazzianum* // *Preslia*. V. 78. № 3. P. 287–301.
- Mourik T.A., van, Stomph T.J., Murdoch A.J., 2005. Why high seed densities within buried mesh bags may overestimate depletion rates of soil seed banks // *J. Appl. Ecol.* V. 42. № 2. P. 299–305.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01016.x>
- Nilsson P., Tuomi J., Astrom M., 1996. Bud dormancy as a bet-hedging strategy // *Am. Nat.* V. 147. № 2. P. 269–281.
<https://doi.org/10.1086/285849>
- Otte A., Franke R., 1998. The ecology of the Caucasian herbaceous perennial *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev. (Giant Hogweed) in cultural ecosystems of Central Europe // *Phytocoenologia*. V. 28. № 2. P. 205–232.
<https://doi.org/10.1127/phyto/28/1998/205>
- Ramula S., Knight T.M., Burns J.H., Buckley Y.M., 2008. General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations // *J. Appl. Ecol.* V. 45. № 4. P. 1124–1133.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01502.x>
- Saatkamp A., Affre L., Dutoit T., Poschlod P., 2009. The seed bank longevity index revisited: Limited reliability evident from a burial experiment and database analyses // *Ann. Bot.* V. 104. № 4. P. 715–724.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcp148>
- Starrfelt J., Kokko H., 2012. Bet-hedging – a triple trade-off between means, variances and correlations // *Biol. Rev.* V. 87. № 3. P. 742–755.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00225.x>
- Stokes P.A., 1952. Physiological study of embryo development in *Heracleum sphondylium* L.: II. The effect of temperature on after-ripening // *Ann. Bot.* V. 16. № 4. P. 571–576.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083334>
- Thompson K., Bakker J.P., Bekker R.M., 1997. *The Soil Seed Bank of North West Europe: Methodology, Density and Longevity*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 276 p.
- Willis S.G., Hulme P.E., 2002. Does temperature limit the invasion of *Impatiens glandulifera* and *Heracleum mantegazzianum* in the UK? // *Funct. Ecol.* V. 16. № 4. P. 530–539.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00653.x>

Bet-hedging strategies in *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) populations in European Northeast Russia

I. V. Dalke*, R. V. Malyshev, I. G. Zakhozhiy, I. F. Chadin

*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of RAS
Kommunisticheskaya, 28, Syktyvkar, 167982 Russia*

**E-mail: dalke@ib.komisc.ru*

Based on the concept of bet-hedging, this study explores the mechanisms that maintain the *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier populations size and age structure in the absence of a long-term soil seed bank for this species. The research focuses on the dynamics of mericarpia (“seeds”) in the soil bank of *H. mantegazzianum*, the number of seedlings, and juvenile individuals in the Middle Taiga subzone of the Komi Republic. The populations of *H. mantegazzianum* are characterized by the accumulation of a significant number of empty seed coats in the soil, while the median number of viable mericarpia does not exceed 2000 pieces per square meter. A prolonged period of natural stratification, lasting up to six months, guarantees that virtually all the seeds from the previous harvest will mature and sprout promptly in the spring. Consequently, in the European Northeast Russia climate, the plants *H. mantegazzianum* establish a transient seed bank. The number of juvenile individuals of *H. mantegazzianum* remains relatively stable at approximately 200 individuals per square meter, attributed to a consistent supply of new seeds, rapid spring development of seedlings, and the retention of individuals in a juvenile stage during their second year of life. The utilization of light resources during spring and autumn, along with the ability to enter a state of dormancy during the summer, contribute to the survival and maintenance of juvenile individuals under conditions of intense intra-specific competition. In *H. mantegazzianum*, the bet-hedging strategy is implemented through the reproduction of an extremely small fraction (less than 0.01%) of the total population, the presence of a sufficient bank of underground dormant buds, and the ability of juvenile individuals to enter a state of forced dormancy.

УДК 582.766.5:581.332

СТРУКТУРА ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПЫЛЬЦЫ РОДА *PHYSALIS* L. (SOLANACEAE) И СПОСОБЫ ЕЕ ИНТЕРПРЕТАЦИИ (ГЕНЕЗИС ИЛИ МОРФОЗ)

© 2024 г. А. Е. Пожидаев*, В. В. Григорьева**, А. Н. Семенов***

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376 Россия

*E-mail: pae62@mail.ru

**E-mail: mikhailov_val@mail.ru

***E-mail: grigorieva@binran.ru

Поступила в редакцию 30.07.2023 г.

После доработки 29.01.2024 г.

Принята в печать 19.08.2024 г.

С помощью светового и электронного сканирующего микроскопов исследована морфология пыльцевых зерен в образцах 42 видов рода *Physalis* L. Пыльца морфологически достаточно единообразна. Внутриродовые подгруппы (подроды и секции) хотя и неоднородны по признакам морфологии пыльцы, но провести границы между ними не удастся, поскольку одни и те же варианты признаков встречаются в разных подродах и секциях. Обнаруженные с помощью сканирующего электронного микроскопа детали скульптуры являются хорошими дополнительными признаками для характеристики некоторых видов. Пыльца *P. alkekengi*, выделяемого иногда в монотипный подрод *Physalis* или отдельный род, слабо отличается от всех остальных физалисов бугорчато-шиповатой скульптурой. В образцах 19 видов (44% изученных) обнаружены разнообразные редкие формы пыльцы, отклоняющиеся от типичной по числу и расположению апертур. На примере морфологических признаков пыльцы рода *Physalis* и других неродственных таксонов описаны свойства полной индивидуальной изменчивости гаметофитного поколения как экстремальной модели (обладающей максимальной полнотой при минимальной сложности) для изучения свойств изменчивости. Дано нетипологическое описание и интерпретация наблюдаемых свойств индивидуальной морфологической изменчивости. Описанные собственные свойства изменчивости (непрерывность, транзитивная упорядоченность, параллелизм) полностью не предусмотрены в типологическом и филогенетическом подходе, в котором родо-видовая дискретно-иерархическая упорядоченность биоразнообразия считается универсальной. Описанные свойства изменчивости показывают, что при бесполом размножении в гаметофитном поколении пыльцы происходит не наследование предкового типа организации, а с определенной частотой в поколении (при отсутствии генетической изменчивости) возникают морфозы (перерождение формы – ненаследуемая, но регулярно возникающая изменчивость), которые складываются в ряды метаморфозов. В полном поколении генеалогической линии (все потомки одного предка) наблюдается не генезис формы (возникновение одной формы из другой), а морфоз (перерождение формы, изменение родовых признаков, архетипа, схемы тела, без изменения видовых признаков). Индивидуальная изменчивость может быть описана как метаморфоз, текучесть индивидуальной формы по И.В. Гете (полные наборы морфозов, складывающиеся в непрерывные и последовательные морфологические ряды живых тел между различными типичными формами), или неопределенность дискретных форм в непрерывном ряду изменчивости.

DOI: 10.31857/S0044459624060043, EDN: TQMOPV

Свойства индивидуальной изменчивости — это тот наблюдаемый результат всей предшествующей эволюции, который должен быть объяснен эволюционной теорией, описывающей причины и механизмы возникновения изменчивости. Пыльца (гаметофитное поколение) в силу своих биологических особенностей может служить почти идеальным модельным объектом для изучения свойств биологической изменчивости (ее структуры и размаха) и причин ее возникновения в разных таксонах.

Поколение пыльцы развивается защищенными от влияния внешней среды тканями спорофита (любое существенное изменение условий приводит к прекращению развития), и если развитие пыльника прошло нормально, то практически все живые тела, которые могли родиться в поколении (по четыре микроспоры в каждой постмейотической тетраде) — родились, живы, и их форма доступна для наблюдения. Пыльца — это полное поколение, которое полнее не может быть даже теоретически — возникнуть больше живых тел или других форм не может в принципе. Поэтому (в силу отсутствия смерти как явления на данном этапе жизненного цикла) гаметофитное поколение доступно для наблюдения в его почти абсолютной, онтологической полноте. В отличие от спорофитного поколения, предельно изреженного сначала катастрофической элиминацией, а потом еще и предполагаемым селективным действием естественного отбора в процессе дивергенции. Поэтому задача оценки структуры изменчивости в целом, через описание многообразия всех живых тел, представляющаяся вполне фантастичной для спорофитного поколения, оказывается несложно реализуемой на признаках полного поколения пыльцы.

Пыльцевые зерна, содержащиеся в одном бутоне, пыльнике, тетраде (продукт бесполого размножения, мейоза) — это популяция близкородственных, генетически сходных живых тел. Теоретически возможный генетический полиморфизм в мейотической тетраде исчерпывается соотношением частот 1 : 1 или 2 : 2 (тетрадный анализ); единообразнее генетически могут быть только клоны — результат вегетативного размножения.

Пыльца — это гаметофитное поколение с гаплоидным геномом, вся наследственная информация которого проявлена фенетически (невозможен скрытый, не проявленный морфологически генетический полиморфизм, как

в случае рецессивных гетерозигот диплоидных спорофитов).

Содержимое одного образца пыльцы, бутона, пыльника, тетрады — это не случайная выборка с распределением частот признаков, близким к нормальному, а целостный фрагмент и естественная порция генеральной совокупности с квазигиперболическим распределением частот, сохраняющая свойства целого.

Детерминация формы пыльцы, закладка клеточной мембраны, клеточной стенки и расположения апертур в ней — одно из первых событий ее онтогенеза, происходящее сразу после окончания мейоза в ранней постмейотической тетраде, на стадии одноклеточных микроспор, без каких-либо дополнительных дифференциальных делений. Апертуры, расположение которых определяет форму пыльцевого зерна, закладываются сразу на своем месте, без какого-либо предварительного или последующего онтогенетического развития формы. При обсуждении морфологических особенностей пыльцы не возникает проблем с гомологизацией основных ее признаков и структур.

Пыльца большинства видов монадна (дискретна). Форма пыльцы обычно близка к сферической, с наиболее полной симметрией, с правильными и геометрически ясными формами, поэтому на признаках расположения апертур пыльцы геометрические закономерности их многообразия проявляются особенно ясно и наглядно. В формах цветка (конус шара) или листа (сектор круга) свойства симметрии проявляются менее полно, проще, а структура изменчивости легче сводится к комбинативности, политетичности, иерархии.

Перечисленное обосновывает использование пыльцы как экстремальной модели (максимальная полнота при минимальной сложности) полной индивидуальной изменчивости поколения монофилетической клады (все потомки одного предка) однородительственной генеалогии, на которой явление и свойства морфологической изменчивости и причин ее возникновения могут быть изучены в чистом виде и в собственном значении. В отличие от спорофитного диплоидного полового поколения, изменчивость которого может быть значительно осложнена и смазана явлениями гибридизации и расщепления признаков при половом процессе, рецессивности и доминирования у диплоидов и невосполнимо обеднена катастрофической и селективной смертностью.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ПЫЛЬЦЫ

Изменчивость признаков пыльцы имеет ряд характерных особенностей. Считается, что признаки пыльцы (строение, число и расположение апертур, строение слоев спородермы) служат надежным диагностическим различием для групп высокого и высших таксономических рангов (разных родов и выше). Так, меридиально-3-кольчатая форма и другие меридиально-апертурные формы встречаются как типичные у большинства растений подкласса Двудольных, а дистально-моносулькатная форма и формы с субполярными сулькатными апертурами характерны для подкласса Однодольных (Куприянова, Алешина, 1967; Walker, Doyle, 1975; Campo, 1976; Blackmore, Crane, 1998). Практика же пыльцевого анализа свидетельствует (Сладков, 1967), что при определении таксономической принадлежности пыльцы по ее морфологии в некоторых случаях удается достоверно определять семейство, реже род. До уровня вида пыльца может быть определена в некоторых родах, обычно с малым числом видов, или для узкорегionalных флор с малым числом близких таксонов.

Далеко не всегда изменчивость признаков пыльцы удается поставить в ясное соответствие таксономическим группам, описанным по признакам спорофита. Рассмотренные более подробно на большом числе видов и образцов признаки пыльцы очень быстро теряют свою таксономическую специфичность. Чем полнее представлен в исследовании состав систематической группы, тем чаще вместо специфичности признаков пыльцы приходится сталкиваться с непрерывной неразличимостью их переходных состояний, комбинативностью и параллелизмом изменчивости. Чем меньше изучено видов и образцов, тем проще представить эту изменчивость дискретной и специфичной. Исследование морфологии пыльцы отдельных родов (*Acer* — Pozhidaev, 1993; *Aesculus* — Pozhidaev, 1995; *Krameria* — Pozhidaev, 2002; *Scrophularia* — Шелудякова и др., 2017; *Artemisia* — Григорьева и др., 2018; *Euonymus* — Gavrilova et al., 2018; *Nicotiana* — Григорьева и др., 2019; *Nierenbergia*, *Bouchetia* — Пожидаев и др., 2023; *Cestrum* — Пожидаев и др., 2024; *Euphorbia*, *Chelidonium*, *Ephedra* — готовятся к публикации) показало, что по признакам пыльцы виды одного рода (группы генетически изолированных, но несомненно близкородственных видов)

обычно различаются слабо, а иногда не различаются вовсе (*Galeopsis*; Пожидаев, Петрова, 2022).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ СКУЛЬПТУРЫ ПЫЛЬЦЫ

Изменчивость признаков скульптуры пыльцы на популяционном и внутривидовом уровне обычно очень мала или вовсе отсутствует. Виды внутри одного рода по признакам скульптуры обычно достаточно единообразны, их признаки отличаются не резко, могут перекрываться и иметь промежуточное строение. За счет этого перекрывания изменчивость типичной скульптуры разных видов удается логически упорядочить в непрерывные ряды постепенных переходов (Пожидаев, 1989; Pozhidaev, 1995; Пожидаев, Петрова, 2022; Пожидаев и др., 2023). В описываемых рядах изменчивости все варианты скульптур являются типичными формами — и терминальные, хорошо различимые, и промежуточные, переходные между ними. Отклонения и индивидуальная изменчивость в скульптуре поверхности (как и в строении апертур и слоев спородермы) обычно свидетельствуют о серьезных дефектах и нередко сопровождаются приостановкой развития и стерильностью пыльцевых зерен (Shishova et al., 2019).

СТРУКТУРА ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ ФОРМЫ ПЫЛЬЦЫ

Хотя типичные формы пыльцы (число и расположение апертур) характеризуют группы высокого таксономического ранга, при детальном изучении признаки формы пыльцы демонстрируют несколько иные свойства изменчивости. В некоторых образцах форма пыльцы оказывается менее стабильной и может обнаруживать немалую индивидуальную изменчивость. Несмотря на то, что подавляющее большинство пыльцевых зерен имеет типичную форму, это только малая часть существующего естественного многообразия, которая хоть и преобладает абсолютно по численности, но не исчерпывает всей индивидуальной изменчивости. В одном бутоне, пыльнике, тетраде кроме типичной пыльцы регулярно, с определенной частотой могут обнаруживаться разнообразные атипичные формы, отклоняющиеся от типичной числом и особенностями расположения их апертур.

Таблица 1. Доля видов в родах цветковых и эфедры, у которых встречаются отклоняющиеся формы пыльцы

Семейство	Род	Число исследованных видов	Число видов с отклонениями	Процент видов с отклонениями	Источник
Asteraceae	<i>Artemisia</i>	27	10	37	Григорьева и др., 2018
Celastraceae	<i>Euonymus</i>	18	7	39	Gavrilova et al., 2018
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i>	99	19	19	готовится к публикации
Krameriaceae	<i>Krameria</i>	18	7	39	Pozhidaev, 2002
Lamiaceae	<i>Galeopsis</i>	9	6	66	Пожидаев, Петрова, 2022
Papaveraceae	<i>Papaver</i>	13	8	61	
Polygalaceae	<i>Polygala</i>	11	5	45	Телицына и др., 2019
Sapindaceae	<i>Acer</i>	50	31	62	Pozhidaev, 1993
	<i>Aesculus</i>	13	5	38	Pozhidaev, 1995
Scrophulariaceae	<i>Scrophularia</i>	88	42	49	Шелудякова и др., 2017
Solanaceae	<i>Hyoscyamus</i>	12	5	41	
	<i>Cestrum</i>	55	27	49	Пожидаев и др., 2024
	<i>Nicotiana</i>	18	7	39	Григорьева и др., 2019
	<i>Nierembergia</i>	8	4	50	Пожидаев и др., 2023
	<i>Physalis</i>	41	19	46	
	<i>Solanum</i>	22	13	59	
Ephedraceae	<i>Ephedra</i>	27	6	22	готовится к публикации

Хотя отклоняющиеся формы в образцах пыльцы обычно редки и даже единичны, само это явление (индивидуальная изменчивость пыльцы по числу и форме расположения апертур) широко распространено среди таксонов цветковых. При более подробном исследовании оказалось, что в среднем в 45% образцов изученных видов из разных таксонов обнаруживается индивидуальная изменчивость пыльцы по признакам расположения апертур (табл. 1). В некоторых родах доля видов с отклоняющимися формами пыльцы может достигать 60% (*Acer*, *Galeopsis*, *Papaver*, *Solanum*).

Учитывая численность естественных популяций и огромное количество пыльцы, продуцируемое растениями каждый год, редкость отклонений вполне компенсируется их широкой распространенностью. Не будет большим преувеличением предположение, что в таксонах практически в каждом гаметофитном поколении с той или иной частотой (от единичных пыльцевых зерен, до 10–15% в характерном верхнем пределе — Pozhidaev, 2002, fig. 3; Пожидаев, 2009, рис. 3) возникают различные отклоняющиеся формы.

Все обнаруженные формы пыльцевых зерен (типичные и отклоняющиеся), изображенные в некоторой стандартной проекции, могут быть упорядочены в сеть непрерывных и геометрически закономерных рядов (Пожидаев, 2009, рис. 1). В таком ряду одна геометрически правильная форма постепенно трансформируется в другие правильные формы, а менее симметричные отклоняющиеся формы оказываются промежуточными вариантами между разными типичными формами. Многообразие признака непрерывно — существуют и могут быть найдены формы с любым промежуточным состоянием признака из множества возможных в ряду между терминальными формами.

Наблюдение показывает, что упорядоченной оказывается вся индивидуальная изменчивость (предустановлена, предопределена, существует заранее и в полном объеме; “В полноте кульминация дана с самого начала”; Свасьян, 2001, с. 53) — случайных форм не бывает; бывают отклоняющиеся, атипичные формы. Отклоняющиеся формы, несмотря на их редкость, необычность строения и нерегулярность наследования, — это

не случайные “уродства”. Как бы необычно, “неправильно”, криво и асимметрично ни выглядели некоторые отклоняющиеся формы пыльцевых зерен, расположение их апертур неуклонно подчиняется той же строгой геометрической закономерности, и в этом смысле не менее упорядочено, что и расположение апертур более симметричных и “правильных” типичных форм. Все формы равноценны в их целостном единстве. Весь геометрически закономерный ряд форм в целом и расположение апертур каждой формы в отдельности в точности описывается этой закономерностью; свойства элемента однозначно определяют его место в системе — критерий естественности системы по А.А. Любищеву (1982).

Ряд изменчивости форм пыльцы оказывается универсальным (инвариантным) для изученных групп цветковых. В естественную систему непрерывными плавными переходами удастся объединить типичные формы пыльцы современных цветковых с полярным, меридиональным и глобальным расположением апертур (Pozhidaev, 2000b; Пожидаев, 2009; Пожидаев и др., 2023). В разных таксонах описаны наборы возможных изомеров поликольпчатной пыльцы и зеркально-симметричных форм (Pozhidaev, 2000a), которые позволяют объединить ряды разных периодов в непрерывную периодическую симметричную структуру (Пожидаев, 2009). На примере рядов других таксонов могут быть составлены морфологические ряды первого, второго, третьего и др. периодов с одинарным, удвоенным, утроенным и т.д. наборами апертур (Пожидаев, 2009, рис. 2; Пожидаев и др., 2023). Обнаружены случаи параллелизма закономерностей формы заведомо негомологичных структур пыльцы в неродственных таксонах (Pozhidaev, 2002). Изменчивость форм пыльцы разных таксонов оказывается фрагментом одного и того же целостного единства, непрерывного и упорядоченного. Это стройная периодическая система параллелизмов в индивидуальной изменчивости, транзитивно упорядоченная по верх границ классификаций таксонов и гомологизации структур, одинаковая для любого ранга иерархии и генеалогического уровня.

Тем не менее в большинстве исследований пыльцы факт существования отклонений и промежуточных вариантов признаков формы пыльцы обычно напрочь игнорируется, или эти варианты рассматриваются как случайность, аномалии, уродства, результат повреждений, ненаправленных мутаций и прочее. По-видимому, в силу того, что эти отклонения всегда редки, выглядят не-

обычно и устойчиво не наследуются. Поэтому задача изучения индивидуальной изменчивости признаков пыльцы обычно специально не ставится, а сами формы редко фиксируются в публикациях и остаются вне дальнейшей интерпретации полученных данных. Возникает задача исследования свойств многообразия морфологических признаков пыльцы на примере конкретных таксонов. Объектом такого исследования послужила пыльца представителей р. *Physalis*.

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Цели данной работы — изучение свойств индивидуальной изменчивости (ее размах, структура и уровень таксономической специфичности исследованных признаков) на примере конкретной таксономической группы (р. *Physalis*) и сравнение этих свойств, учитывая типичные формы и формы, отклоняющиеся от типичной. Доступный материал (42 вида из 75–120 описанных) вполне репрезентативен для решения поставленной задачи — изучения свойств индивидуальной изменчивости и сравнения этих свойств в пределах р. *Physalis* и в других таксонах (что представляет особый интерес с точки зрения описания и теоретической интерпретации наблюдаемых явлений). Имеющиеся в литературе данные не позволили составить полный список распределения для всех исследованных видов по секциям рода (табл. 1). Составление подобных списков требуют монографической работы систематика. Поэтому в задачи исследования имеющегося материала не входил анализ размаха изменчивости в подразделениях рода и поиск диагностических различий, подтверждающих эти деления, а также конструирование их таксономии и филогении. Не входило в задачи исследования и изучение внутривидовой или популяционной изменчивости (в силу малого числа гербарных образцов, доступных для исследования в каждом виде).

Статья продолжает обсуждение проблем описания (Пожидаев, 1989; Pozhidaev, 2000a, 2002) и интерпретации (Пожидаев, 2009, 2015; Пожидаев, Петрова, 2022; Пожидаев и др., 2023, 2024) свойств индивидуальной изменчивости и возникновения форм пыльцы.

Род Physalis — систематика и палинология

Род *Physalis* L., один из наиболее крупных в подсемействе *Solanoideae* (сем. *Solanaceae* Juss.), по оценкам разных авторов объединяет 75–120

видов однолетних и многолетних, большей частью травянистых растений (Hendrych, 1989; D'Arcy, 1991). Для рода характерно заметное морфологическое единообразие и изменчивость признаков в зависимости от условий произрастания, что затрудняет определение видов.

Физалисы распространены преимущественно в Америке. Центром современного разнообразия р. *Physalis* является Мексика, на территории которой произрастает около 70 видов, большинство из которых являются эндемичными. Некоторые виды широко культивируются как пищевые, декоративные и лекарственные растения за пределами американского континента.

Традиционно идентификация видов физалиса основана на морфологических характеристиках (Rydberg, 1896; Estrada, Martínez, 1998; Whitson, Manos, 2005). В настоящее время важными инструментами для современных систематиков стали молекулярные маркеры, не зависящие от условий окружающей среды (Feng et al., 2016). В качестве молекулярных маркеров для установления филогении видов *Physalis* и их связи с другими родами семейства пасленовых использовались последовательности ДНК нескольких генов, включая внутренний транскрибируемый спейсер (ITS) nrDNA, восковой ген и хлоропластные области (ndhF и trnLF) (Whitson, Manos, 2005; Olmstead et al., 2008). Для идентификации и филогенетического изучения 45 видов физалиса была использована ядерная рибосомная область ITS2 (Feng et al., 2016).

Единого мнения о систематике рода до сих пор не существует. Согласно системе Мартинеза (Martínez, 1998, 1999), р. *Physalis* разделен на 4 подрода: *Physalis* (1 вид *P. alkekengi*), *Physalodendron* (2 вида: *P. arborescens* и *P. melanocystis*), *Quincula* (1 вид *P. lobata*) и *Rydbergis* (остальные более 60 видов, объединенные в 9 секций).

Специальному исследованию пыльцы р. *Physalis* посвящена лишь одна статья (Zhang, Lu, 1995), в которой с помощью средств световой и электронной микроскопии показано большое палиноморфологическое сходство пяти изученных видов и двух разновидностей *Physalis*. Сведения о пыльце отдельных видов *Physalis* можно найти в статьях, посвященных палиноморфологии сем. Solanaceae в целом (Murry, Eshbaugh, 1971; Айрапетян, 1991, 2002; Perveen, Qaiser, 2007, и др.), и палинологических базах данных: Palynological Database (PalDat, <https://www.paldat.org/>) — 4 вида, Australasian Pollen and Spores Atlas (<https://apsa.anu.edu.au>) —

8 видов. Однако большинство данных и изображений пыльцы получены только с помощью светоптического микроскопа.

Современные молекулярные исследования подтверждают самостоятельность родов *Chamaesaracha*, *Leucophysalis*, *Quincula* и *Tzeltalia*, выделенных из р. *Physalis* прежде, на основании морфологических характеристик спорифита (Estrada, Martínez, 1998; Whitson, Manos, 2005). По данным секвенирования девяти родов трибы *Physalinae* в ее основании разместилась клад, состоящая из *Leucophysalis viscosa* и центральноамериканских родов *Brachistus*, *Tzeltalia* и *Witheringia* (Zamora-Tavares et al., 2016). Выделенный из *Physalis* новый р. *Tzeltalia* (кустарник) отличается от остальных *Physalis* по морфологии пыльцы, прежде всего шероховатой скульптурой ее поверхности (Estrada, Martínez, 1998).

Молекулярные данные показывают полифилетичность физалиса (Whitson, Manos, 2005; Olmstead et al., 2008; Wang, 2014; Feng et al., 2016; Zamora-Tavares et al., 2016) и подтверждают выдвинутое еще в XIX в. предложение (Rydberg, 1896) об исключении из р. *Physalis* ряда нетипичных видов (по строению и цвету цветков и особенностям чашечки: *P. grandiflora*, *P. lobata* и др.; Rydberg, 1896). Молекулярно-филогенетический анализ 35 видов *Physalis* показал удаленность *P. alkekengi*, *P. carpenteri* и *P. microphysa* от других видов этого рода (Zamora-Tavares et al., 2016), что обосновывает выделение *P. alkekengi* в самостоятельный монотипный р. *Alkekengi* (Whitson, Manos, 2005; Wang, 2014). В качестве двух самостоятельных родов предлагается выделить виды подрода *Physalodendron* и вид *P. microphysa* (Zamora-Tavares et al., 2016).

В литературе описана вариабельность пыльцы по числу апертур у видов *Physalis* и некоторых других родов из сем. Solanaceae (Ferguson, Coolidge, 1932; Henry, 1958; Айрапетян, 1991; Till-Bottraud et al., 1995; Григорьева и др., 2019). Причины появления в одном образце пыльцевых зерен с разным числом апертур, по сравнению с основным типом, остаются неясными. Некоторые авторы отмечают, что число пыльцевых зерен, отклоняющихся от 3-кольпоратного типа, резко возрастает у тетраплоидных растений по сравнению с диплоидными. Так, у *P. pruinosa* в препаратах пыльцы аутотетраплоидных растений 6% пыльцевых зерен имеют четыре апертуры, тогда как у контрольных диплоидных образцов вся пыльца 3-апертурная (Henry, 1958). Сходные данные приводятся для других

таксонов: для видов *Petunia* (Ferguson, Coolidge, 1932), *Nicotiana* (Till-Bottraud et al., 1995) и у трех видов *Trifolium* (Fabaceae). У полиплоидов преобладает пыльца с числом апертур больше трех (Najčevska, Speckmann, 1968): у тетраплоидного вида *Oenothera* (Onagraceae) преобладают 4-апертурные пыльцевые зерна, а у гексаплоидной — 5-апертурные, тогда как диплоидные виды имеют 3-апертурную пыльцу (Laws, 1965). Для некоторых таксонов показано, что отклоняющиеся формы вполне фертильны, но могут отличаться по жизнеспособности и скорости прорастания пыльцевой трубки (Dajoz et al., 1993).

Анализ опубликованных данных показал, что сведения по палиноморфологии *Physalis* фрагментарны, и чтобы оценить значение морфологических признаков пыльцы, существует потребность в дополнительных палиноморфологических исследованиях представителей данного рода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили зрелые пыльцевые зерна, взятые с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE). Список исследованных видов, расположенных по системе р. *Physalis* (Martínez, 1998, 1999), краткие морфологические описания признаков пыльцы и ссылки на рисунки приведены в табл. 2. Были изучены образцы 42 видов *Physalis*, принадлежащих к 3 под родам (табл. 2): под род *Physalis* (представлен единственным видом *P. alkekengi*; изученный вид *P. glabripes* сводится в синонимы *P. alkekengi* var. *franchetii*); под род *Quincula* (представлен *P. lobata*, одним из двух видов); под род *Rydbergis* (представлен 39 видами, принадлежащими к 7 секциям из 9, выделяемых в роде). Для 11 исследованных видов секция не установлена (табл. 2). Под род *Physalodendron* (выделяемый рядом авторов в отдельный род) в исследовании не представлен в силу отсутствия доступного материала.

Для исследования пыльцы под световым микроскопом (СМ) применяли классический ацетолизный метод обработки по Эрдтману (Erdtman, 1952). Световые микрофотографии изготовлены с увеличением 1000 на микроскопах Carl Zeiss JenaVal с помощью цифровой фотокамеры Canon EOS20D. Детали строения поверхности пыльцевых зерен уточняли на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6390 (СЭМ) в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова.

Предварительно ацетолизированную пыльцу закрепляли на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты, затем напыляли сплавом золота и палладия в вакуумной установке.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология типичной пыльцы

Типичная форма пыльцевых зерен во всех исследованных видах р. *Physalis* — 3-кольпоратная, с тремя меридионально ориентированными экзопертурами (кольпами) и эндопертурами (орами) под ними, ориентированными в экваториальной плоскости пыльцевого зерна (рис. 1–3, 4d; рис. 5, форма Д).

В очертании с экватора пыльцевые зерна исследованных видов *Physalis* овальные, к полюсам слегка заостренные (рис. 1ж, 2ж) или почти округлые (рис. 1м, 3м). Очертание пыльцы с полюса почти округлое (рис. 1а, 3е) или округло-треугольное (рис. 1е, л, 3л) за счет приподнятых ор. Мезокольпиумы чаще ромбические (рис. 1ж, 2м) или почти овальные (рис. 1м), их форма в образце может варьировать.

Размеры пыльцы изученных видов средние. Самые мелкие пыльцевые зерна обнаружены у *P. crassifolia* (секц. *Angulatae*; полярная ось 23.0–24.3 мкм, экваториальный диаметр 19.3–22.0 мкм). Самые крупные — в образце *P. acuminata* = *P. stapelioides* (секц. неизвестна; полярная ось 38.6–45.0 мкм, экваториальный диаметр 36.0–36.8 мкм). Вариабельность размеров в пределах одного образца небольшая, редко превышает 5 мкм; только у *P. missouriensis* (секц. *Epeteiorhiza*) разница между наименьшими и наиболее крупными зернами в образце достигает 10 мкм.

Экзина тонкая, 1.3–2.0 мкм, ее структура и характер скульптуры поверхности пыльцевых зерен в большинстве случаев при помощи СМ неразличимы.

Апертуры сложные — кольпоратные. Кольпы (экзопертуры) длинные и неширокие, с ровными краями, сужающиеся к полюсам, с закругленными концами. Оры (эндопертуры) овальные, вытянутые экваториально, хорошо очерченные или с нечеткими краями, узкие (1.5–2.0 мкм у *P. cinerascens*, секц. *Viscosae*) или довольно широкие (до 5.2 мкм у *P. lanceifolia*, секц. *Angulatae*; рис. 1л–п). Оры овальные, вытянутые экваториально, далеко выходят за края кольпы, могут

Таблица 2. Система рода *Physalis*, список образцов исследованных видов и краткое описание пылевых зерен

Исследованный образец	Поярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина колпы, мкм	Размеры оры, мкм	Ширина мезоколпы, мкм	Диаметр апоколпы, мкм	Толщина экзаны, мкм	Скульптура и число пипиков на 1.5 мкм ² поверхности	Отклонения (см. обозначения на рис. 5)	Иллюстрации
Подрод <i>Physalis</i>										
1 <i>P. alkekengi</i> L. Polonia, dist. Borsciw. W. Szafer, K. Piech 153. 4.06.1933	28.7–32.5 30.4 ± 1.9	28.7–31.7 30.1 ± 1.5	3.8–4.0 3.9 ± 0.1	шелевидная, длинная, нечеткая	18.9–20.0 19.4 ± 0.5	7.8–8.3 8.0 ± 0.2	1.3–1.5 1.4 ± 0.1	мелкобородчатая, шпиковатая (9)	Ж	рис. 1a–d
2 <i>P. glabripes</i> Rojak. (= <i>P. alkekengi</i> var. <i>franchetii</i>) Южное приморье, уроч. Пейшула, р. Махнэ. 6.07.1952	31.6–33.3 32.4 ± 0.8	30.0–33.4 31.6 ± 1.7	3.0–4.0 3.5 ± 0.5	2.0–2.5 2.2 ± 0.2	24.0–27.5 25.6 ± 1.7	5.4–9.1 6.7 ± 1.8	1.8–2.1 1.9 ± 0.1	мелкошпиковая (7–8), с редкими перфорациями	Е, Ж	рис. 1d'
Подрод <i>Quincula</i>										
3 <i>P. lobata</i> Torr. Mexico, Coahuila. R.H. Steward. 405. 10.06.1941	34.6–36.9 35.7 ± 1.1	30.0–32.7 31.3 ± 1.3	2.8–3.0 2.9 ± 0.1	3.0–3.3 3.1 ± 0.1	18.5–20.0 19.2 ± 0.7	3.8–6.2 4.7 ± 1.2	2.0–2.3 2.1 ± 0.1	мелкошпиковая (7–8)		рис. 1e–k
Подрод <i>Rudbergia</i>										
1. Секция <i>Angulatae</i>										
4 <i>P. angulata</i> L. Australia Sidney. R.R. Coveny, J. Powell. 8484. 10.06.1975	31.6–38.4 34.6 ± 3.4	30.0–36.0 32.7 ± 3.0	2.0–2.3 2.1 ± 0.1	2.3–3.0 × 14.7–15.5 2.6 ± 0.3 × 15.0 ± 0.4	25.4–26.0 25.6 ± 0.3	3.5–4.1 3.7 ± 0.3	1.2–1.5 1.3 ± 0.1	мелкошпиковая (14–15)		рис. 4a
5 <i>P. atriplicifolia</i> Poir. (= <i>P. philadelphica</i> subsp. <i>philadelphica</i>) Herb. Ledebour. 22. 07	23.8–26.0 24.8 ± 1.1	20.5–23.0 21.6 ± 1.2	2.0 2.0 ± 0.0	нечеткая	12.0–14.4 13.1 ± 1.2	3.0–4.5 3.6 ± 0.7	1.6–2.0 1.7 ± 0.2	мелкошпиковая (10–12)		
6 <i>P. crassifolia</i> Benth. U.S.A. Nevada, county Nye. J. Beatley. 6740. 14.08.1968	23.0–24.3 23.6 ± 0.6	19.3–22.0 20.6 ± 1.3	2.0–2.3 2.1 ± 0.1	2.7–3.0 × 12.0–13.5 2.8 ± 0.1 × 12.7 ± 0.7	13.6–14.0 13.7 ± 0.2	4.0–4.5 4.2 ± 0.2	1.5–1.7 1.6 ± 0.1	мелкошпиковая (14–15)	И	
7 <i>P. indica</i> Lam. (= <i>P. angulata</i>) Abyssinia. Shimper 1704. Aug. 1840	24.1–27.8 25.8 ± 1.8	24.5–26.8 25.9 ± 1.1	2.0–2.1 2.0 ± 0.0	2.5–5.0 × 10.0–11.0 3.3 ± 1.2 × 10.4 ± 0.5	18.0–20.0 19.0 ± 1.0	7.2–8.2 7.6 ± 0.5	2.0–2.2 2.1 ± 0.1	мелкошпиковая (20–23)		
8 <i>P. ixocarpa</i> Brot. Nassau, N.P., Bahamas. A.H. Curtiss 164, 20.04.1903	30.0–33.7 31.7 ± 1.8	29.2–30.0 29.5 ± 0.4	3.5–3.7 3.6 ± 0.1	2.5–3.0 × 15.0–16.5 2.7 ± 0.2 × 15.7 ± 0.7	17.0–19.0 18.0 ± 1.0	2.7–4.0 3.2 ± 0.6	2.0 2.0 ± 0.0	мелкошпиковая (13–15)	И	рис. 2e–k, 4ф
9 <i>P. lanceolata</i> Michx. (= <i>P. angulata</i>) South of United States. A.H. Curtiss. 6644. 30.05.1900	28.6–31.8 30.1 ± 1.6	23.6–26.5 24.9 ± 1.4	3.2–4.0 3.5 ± 0.4	3.0–3.4 × 14.5–16.8 3.1 ± 0.2 × 15.5 ± 1.1	16.4–18.8 17.5 ± 1.2	3.9–5.2 4.4 ± 0.6	1.9–2.1 1.9 ± 0.1	мелкошпиковая (15)		

Таблица 2. Продолжение

Исследованный образец	Поярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина колец, мкм	Размеры оры, мкм	Ширина мезокольпума, мкм	Диаметр апокольпума, мкм	Толщина экзины, мкм	Скульптура и число пипиков на 1.5 мкм ² поверхности	Отклонения (см. обозначения на рис. 5)	Иллюстрации
1. Секция <i>Angulatae</i>										
10 <i>P. lagascae</i> Roemer et Schult. Mexico, states of Morelos, valley below Cuernavaca, C. G. Pringle	29.0–30.3 29.6 ± 0.6	26.0–29.7 27.7 ± 1.8	2.0–3.5 2.5 ± 0.7	2.5–3.0 × 14.5–15.5 2.7 ± 0.2 × 14.9 ± 0.5	19.0–20.0 19.5 ± 0.5	5.5–6.8 6.0 ± 0.6	2.0 2.0 ± 0.0	мелкоморщинистая (18)		рис. 3 <i>л</i> – <i>н</i>
11 <i>P. lanceifolia</i> Nees. Herder s.n. 14.08.1865	26.2–32.5 29.0 ± 3.1	26.0–31.1 28.3 ± 2.5	4.0–4.9 4.4 ± 0.4	4.3–5.2 × 13.3–17.2 4.7 ± 0.4 × 15.0 ± 1.9	15.9–20.0 17.7 ± 2.0	4.5–5.1 4.7 ± 0.3	1.8–2.0 1.9 ± 0.1	мелкошиповая (14), с редкими перфорациями		рис. 1 <i>л</i> – <i>н</i>
12 <i>P. linkiana</i> L. (= <i>P. angulata</i>) Route de Pueblo-viejo, real del Monte. Berlandier. May 1827. № 225	27.0–30.0 28.4 ± 1.5	21.2–24.9 22.9 ± 1.8	2.0–2.5 2.2 ± 0.2	2.0–3.0 × 13.0–14.0 2.5 ± 0.5 × 13.5 ± 0.5	13.4–16.5 14.7 ± 1.5	5.0–7.5 6.0 ± 1.2	2.0–2.2 2.1 ± 0.1	мелкошиповая (10–11)		
13 <i>P. parviflora</i> R. Brown. (= <i>P. angulata</i> var. <i>angulata</i>) Мальдивские острова, атолл Тиладуматти, о. Келай, Н.Н. Цвелев, 31.XI.1981	30.0–33.5 31.6 ± 1.7	24.5–27.8 26.0 ± 1.6	2.0–2.3 2.1 ± 0.1	нечеткая	19.0–20.0 19.5 ± 0.5	8.0–10.0 9.0 ± 1.0	2.0 2.0 ± 0.0	мелкошиповая (10–11), крупнобобовидная	И	рис. 3 <i>а</i> – <i>д</i> , 4 <i>р</i>
2. Секция <i>Campanulatae</i>										
14 <i>P. glutinosa</i> Schlecht. Mexico. C. G. Pringle. 6216. 2.09.1899	31.8–33.4 32.5 ± 0.8	25.6–27.7 26.6 ± 1.0	2.9–3.0 2.9 ± 0.0	3.4–4.5 × 14.4–16.5 3.8 ± 0.5 × 15.3 ± 1.0	15.0–17.3 16.1 ± 1.1	5.2–7.5 6.1 ± 1.1	1.9–2.0 1.9 ±	мелкошиповая (13)	В	
3. Секция <i>Carpenterianae</i>										
15 <i>P. carpenterii</i> Riddell. U.S.A., Florida. A. H. Curtiss. 6901. 14.09.1901	25.8–28.8 27.2 ± 1.5	21.8–25.8 23.6 ± 2.0	2.7–2.9 2.8 ± 0.1	2.9–3.0 × 14.2–18.3 2.9 ± 0.0 × 15.9 ± 2.0	15.5–20.0 17.4 ± 2.2	4.7–5.5 5.0 ± 0.4	1.5–1.9 1.7 ± 0.2	мелкошиповая (7–8)		
4. Секция <i>Cozomatatae</i>										
16 <i>P. chenopodiifolia</i> Lam. Mexico. M. Boursean. 112. 1865–1866	32.1–33.5 32.7 ± 0.7	27.5–33.3 30.1 ± 2.9	3.1–4.3 3.6 ± 0.6	4.2–4.9 × 13.8–16.7 4.5 ± 0.3 × 15.1 ± 1.4	20.0–23.3 21.5 ± 1.6	3.1–4.4 3.6 ± 0.6	1.8–2.1 1.9 ± 0.1	мелкошиповая (14)		
17 <i>P. subintegra</i> Fernand. (= <i>P. orizabae</i>) Mexico, Sierra de la Cruces, C. G. Pringle 532, 19.09.1899	35.1–38.0 36.4 ± 1.4	26.8–30.0 28.3 ± 1.6	3.0–4.0 3.5 ± 0.5	нечеткая	19.0–20.3 19.6 ± 0.6	5.0–7.4 6.1 ± 1.2	1.5–2.0 1.7 ± 0.2	мелкошиповая (8–9), с редкими перфорациями	Ж, И	рис. 4 <i>и</i>

Таблица 2. Продолжение

Исследованный образец	Полная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина колбы, мкм	Размеры орб, мкм	Ширина мезоколпима, мкм	Диаметр апоколпима, мкм	Толщина экзаны, мкм	Скульптура и число пипиков на 1.5 мкм ² поверхности	Отклонения (см. обозначения на рис. 5)	Иллюстрации
5. Секция <i>Epeteiorhiza</i>										
18 <i>P. foetens</i> Poir. (= <i>P. patula</i>) C.G. Pringle 6219. 2.10.1895	28.7–32.8 30.5 ± 2.0	24.4–28.9 26.4 ± 2.2	2.5–3.0 2.7 ± 0.2	2.0–3.0 × 12.5–13.8 2.5 ± 0.5 × 13.1 ± 0.6	16.0–17.9 16.8 ± 0.9	4.0–4.6 4.2 ± 0.3	2.0 2.0 ± 0.0	мелкошиповая (17)		
19 <i>P. missouriensis</i> Mackenzie et Buch. Rich open hillsides Galena, stone Country. Oct. 4.1913. № 4661	30.1–40.2 34.2 ± 5.0	25.8–34.2 29.4 ± 4.2	2.5–3.0 2.7 ± 0.2	нечеткая	18.0–19.5 18.7 ± 0.7	5.0–6.0 5.4 ± 0.5	1.7–1.9 1.8 ± 0.1	мелкошиповая (15–18), собраны в струйки	И	рис. 3е–к
20 <i>P. nicandroides</i> Schlecht. Mexico, State of Oaxaca, C.G. Pringle. 14.07.1897	30.0–37.1 33.1 ± 3.5	28.7–30.0 29.3 ± 0.6	3.0–4.2 3.5 ± 0.6	2.7–4.0 × 15.5–17.6 3.2 ± 0.6 × 16.4 ± 1.0	17.0–17.8 17.4 ± 0.4	5.5–7.3 6.2 ± 0.9	2.0 2.0 ± 0.0	мелкошиповая (15–16)		рис. 3д'
21 <i>P. obscura</i> Michx. (= <i>P. cordata</i>) Galena, Stone County. 4697. 18.09.1913	25.8–29.5 27.5 ± 1.8	20.0–24.4 21.9 ± 2.2	2.5–3.0 2.7 ± 0.2	2.0–2.4 × 12.0–13.3 2.1 ± 0.2 × 12.6 ± 0.6	13.8–15.7 14.6 ± 0.9	3.5–6.6 4.5 ± 1.5	1.9–2.3 2.0 ± 0.2	мелкошиповая (19–21)	Б, И	
22 <i>P. pruinosa</i> L. Plants of Iowa, Butler's Landing. M.P. Simes, 2.07.1909. № 3296	23.5–25.4 24.4 ± 0.9	20.0–25.2 22.3 ± 2.6	3.0–3.5 3.2 ± 0.2	3.0–3.5 3.2 ± 0.2	15.0–17.2 16.1 ± 1.1	5.5–7.3 6.2 ± 0.9	1.4–1.7 1.5 ± 0.1	мелкошиповая (14–19)		рис. 2а–д
23 <i>P. pubescens</i> L. Mexico. Ocozocoautla de Espinosa, Alush Shilon, 2.03.1968. № 3797	32.3–34.8 33.5 ± 1.2	32.8–33.9 33.3 ± 0.5	2.1–3.0 2.4 ± 0.4	4.5–5.2 4.8 ± 0.3	19.5–20.3 19.7 ± 0.4	5.0–5.9 5.4 ± 0.4	1.9–2.0 1.9 ± 0.0	мелкошиповая (12–13)		
6. Секция <i>Lanceolatae</i>										
24 <i>P. gracilis</i> Miers. Mexico. C.G. Pringle. 8142. 30.04.1899	27.6–30.0 28.7 ± 1.2	24.4–27.5 25.8 ± 1.5	2.8–3.5 3.1 ± 0.3	2.8–3.3 × 13.8–17.2 3.0 ± 0.1 × 15.3 ± 1.7	16.3–17.5 16.8 ± 0.6	4.2–6.5 5.1 ± 1.1	1.8–2.0 1.9 ± 0.1	мелкошиповая	А, В, Ж	рис. 4а, е, ж
25 <i>P. hederifolia</i> A. Gray. Mexico, Coahuila. R. M. Stewart. 607. 24.06.1941	25.6–29.8 27.5 ± 2.1	20.0–22.5 21.7 ± 1.2	1.6–2.9 2.9 ± 0.7	1.9–2.9 × 12.2–15.0 2.2 ± 0.5 × 13.5 ± 1.4	15.0–15.9 15.4 ± 0.4	4.3–4.7 4.4 ± 0.2	1.5–2.0 1.7 ± 0.2	мелкошиповая (до 30), с редкими перфорациями		
26 <i>P. fendleri</i> A. Gray. (= <i>P. hederifolia</i> var. <i>fendleri</i>) Plants Neo Mex. Fendl. Ex Herb. A. Gray. № 683	22.5–25.4 23.8 ± 1.4	21.7–23.5 22.5 ± 0.9	2.2–2.7 2.4 ± 0.2	2.2–3.0 × 13.0–14.3 2.5 ± 0.4 × 13.5 ± 0.6	15.2–18.0 16.3 ± 1.4	2.1–3.0 2.5 ± 0.4	2.0 2.0 ± 0.0	мелкошиповая (24–27)		

Таблица 2. Продолжение

Исследованный образец	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина колпы, мкм	Размеры оры, мкм	Ширина мезоколыпума, мкм	Диаметр апоколыпума, мкм	Толщина экзины, мкм	Скульптура и число шпиков на 1,5 мкм ² поверхности	Отклонения (см. обозначения на рис. 5)	Иллюстрации
6. Секция <i>Lanceolatae</i>										
27	<i>P. edulis</i> Sims. (= <i>P. peruviana</i>) Mexico, W. Schumann. 985. 15.05.1885	25.2–28.3 26.6 ± 1.5	22.0–23.9 22.9 ± 0.9	1.8–2.4 2.0 ± 0.3	2.9–3.8 × 12.6–13.7 3.2 ± 0.4 × 13.1 ± 0.5	16.0–18.7 17.2 ± 1.3	6.0–8.3 6.9 ± 1.1	1.7–2.0 1.8 ± 0.1	A	
28	<i>P. virginiana</i> Mill. USA, Southern Wisconsin. 25.07.1969	22.3–26.0 24.0 ± 1.8	21.4–25.3 23.1 ± 1.9	2.5–3.5 2.9 ± 0.5	2.9–4.0 × 13.2–14.5 3.5 ± 0.5 × 13.7 ± 0.6	13.2–18.0 15.2 ± 2.4	3.4–5.0 4.1 ± 0.8	2.0 2.0 ± 0.0	A, B, Γ	рис. 4б–д
7. Секция <i>Viscosae</i>										
29	<i>P. angustifolia</i> Nutt. U.S.A. South Florida. A. H. Curtiss. 2212. May	26.6–30.2 28.2 ± 1.8	25.0–29.7 27.1 ± 2.3	4.0–4.3 4.1 ± 0.1	2.4–4.3 × 15.6–16.0 3.0 ± 0.9 × 15.7 ± 0.2	19.1–21.5 20.2 ± 1.2	6.8–7.0 6.9 ± 0.1	2.0 2.0 ± 0.0	З	рис. 2е–к, 4м
30	<i>P. cinerascens</i> (Dunal) Hitchcock. Ex Herb. A. Gray. 172.173	25.4–27.8 26.5 ± 1.2	22.8–24.3 23.6 ± 0.7	1.6–2.0 1.8 ± 0.2	1.5–2.0 1.7 ± 0.2	14.5–16.2 15.3 ± 0.8	3.0–4.0 3.5 ± 0.5	1.8–2.0 1.9 ± 0.1	И, Л	рис. 4с
31	<i>P. mollis</i> Nutt. Plantae Yucatanae, Geo F. Gaumer. № 482	26.3–28.4 27.4 ± 1.2	20.0–22.8 21.4 ± 1.4	1.8–2.0 1.9 ± 0.1	2.0–3.1 × 12.0–13.0 2.5 ± 0.5 × 11.0 ± 1.0	13.5–15.0 14.2 ± 0.7	3.2–4.5 3.7 ± 0.6	1.8–2.0 1.9 ± 0.1	рис. 4ф	
32	<i>P. viscosa</i> L. South Africa. K. A. Dahlstand, 30.12.1962. № 1118	24.0–26.5 25.2 ± 1.2	20.0–23.0 21.5 ± 1.5	1.8–3.5 2.6 ± 0.8	2.5–3.5 × 13.0–13.5 3.0 ± 0.5 × 13.2 ± 0.2	15.7–16.1 15.9 ± 0.2	2.5–3.8 3.1 ± 0.6	1.8–2.0 1.9 ± 0.1	B	
Секция неизвестна										
33	<i>P. acuminata</i> Greenm. (= <i>P. stapelioides</i> (Decne) Bitter) Mexico. C. G. Pringle 13128. 12.09.1940	38.6–45.0 41.8 ± 3.2	36.0–36.8 36.4 ± 0.4	4.8–5.0 4.9 ± 0.1	2.5–3.3 × 17.0–18.5 2.9 ± 0.4 × 17.7 ± 0.7	18.0–24.5 21.2 ± 3.2	5.0–7.2 6.1 ± 1.1	1.8–2.1 1.9 ± 0.1	Б	рис. 1п'
34	<i>P. adullerina</i> Fisch. et Steud. Herb. Schroder	36.1–38.0 37.0 ± 0.9	28.4–30.5 29.5 ± 1.0	2.5–3.5 3.0 ± 0.3	2.5–3.0 × 17.3–18.5 2.7 ± 0.2 × 18.0 ± 0.6	20.0–23.2 21.5 ± 1.6	5.0–5.6 5.2 ± 0.3	2.0 2.0 ± 0.0	Ж, И, К, М	рис. 4з, и, n, т
35	<i>P. ambigua</i> (A. Grey) Britton. Pocono plato. Dr. And Mrs. N. L. Britton. 07–08.1893	24.6–27.7 26.1 ± 1.5	19.5–21.6 20.5 ± 1.0	1.5–2.1 1.7 ± 0.3	2.0 × 10.0–12.0 2.0 ± 0.0 × 11.0 ± 1.0	11.4–12.2 11.8 ± 0.4	4.5–5.7 4.8 ± 0.6	1.7–2.0 1.8 ± 0.1	A	

Таблица 2. Окончание

Исследованный образец	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина колбы, мкм	Размеры оры, мкм	Ширина мезоколбы, мкм	Диаметр апоколбы, мкм	Толщина экзины, мкм	Скульптура и число пипиков на 1.5 мкм ² поверхности	Отклонения (см. обозначения на рис. 5)	Иллюстрации
Секция неизвестна										
36	<i>P. arenicola</i> Keamey. U.S.A. Florida. A.H. Curtiss 6634. 22.05.1900	25.2–29.4 27.2 ± 2.2	21.4–22.7 22.1 ± 0.6	2.7–3.2 2.9 ± 0.2	3.0–3.3 × 10.5–12.8 3.1 ± 1.5 × 11.6 ± 1.1	16.3–17.4 16.8 ± 0.5	4.7–5.2 4.9 ± 0.2	1.6–2.0 2.0 ± 0.2	мелкошиповая (14)	Ж, И рис. 4л, н, у
37	<i>P. barbadensis</i> Jacq. Mexico, State of Jalisco, Quadalajara, C.G. Pringle. 4.08.1902. № 8630	33.0–38.8 35.9 ± 2.9	29.0–32.5 30.7 ± 1.7	3.0–4.2 3.5 ± 0.6	4.1–4.5 × 16.0–17.3 4.7 ± 0.3 × 16.6 ± 0.6	19.5–23.1 21.3 ± 1.8	4.5–5.7 5.1 ± 0.6	2.0–2.5 2.2 ± 0.2	мелкошиповая (10–11)	
38	<i>P. diffusa</i> Willd. Herd. Ex Nees. Herb. Ledebour	28.6–30.0 29.3 ± 0.7	26.6–29.7 28.1 ± 1.5	2.1–2.8 2.4 ± 0.3	3.8–3.9 × 12.5–13.2 3.8 ± 0.0 × 12.8 ± 0.3	14.0–19.3 16.6 ± 2.6	5.0–7.4 6.2 ± 1.2	1.7–2.0 1.8 ± 0.1	мелкошиповая (14–15)	
39	<i>P. incana</i> Hort. Par. ex Dun. Herb. Mertens. 23.08.1815	28.9–32.5 30.7 ± 1.8	28.5–31.9 30.2 ± 1.7	1.3–2.0 1.6 ± 0.3	1.8–3.0 × 14.1–15.3 2.4 ± 0.6 × 14.7 ± 0.6	17.2–18.0 17.6 ± 0.4	1.0–3.5 2.2 ± 1.2	1.3–2.0 1.6 ± 0.3	мелкошиповая (15–17)	
40	<i>P. macrophysa</i> Rydb. Kansas, Vicinity of Arkansas City, South of Arkansas River, P.A. Rydberg, 2.07.1929. № 469	25.4–30.0 27.7 ± 2.3	20.0–25.3 22.6 ± 2.6	2.5–3.5 2.7 ± 0.5	2.5–3.0 2.7 ± 0.5	14.6–18.5 16.5 ± 1.9	4.2–5.0 4.6 ± 0.4	1.7–2.0 1.8 ± 0.1	мелкошиповая (15–18)	
41	<i>P. microphysa</i> A. Gray. Mexico, Santa Eulatia Mts., 14.08.1885, C.G. Pringle; № 5411	27.0–34.2 30.7 ± 3.6	28.5–30.0 29.2 ± 0.7	2.1–3.2 2.7 ± 0.6	3.5–4.0 × 15.5–17.0 3.7 ± 0.2 × 16.2 ± 0.7	22.4–23.0 22.7 ± 0.3	4.3–5.5 4.9 ± 0.6	1.3–2.5 2.2 ± 0.6	мелкошиповая (13–15)	
42	<i>P. versicolor</i> Rydb. Brangegee Herbarium, Culiacan, Sinalera, Mexico, 20.10.1904	23.1–25.5 24.3 ± 1.2	19.0–20.0 19.5 ± 0.5	2.0–2.5 2.7 ± 0.3	2.5–3.0 2.7 ± 0.2 концы нечеткие	11.5–15.0 13.2 ± 1.7	3.3–4.0 3.6 ± 0.3	1.5 1.5 ± 0.0	мелкошиповая (13–15)	

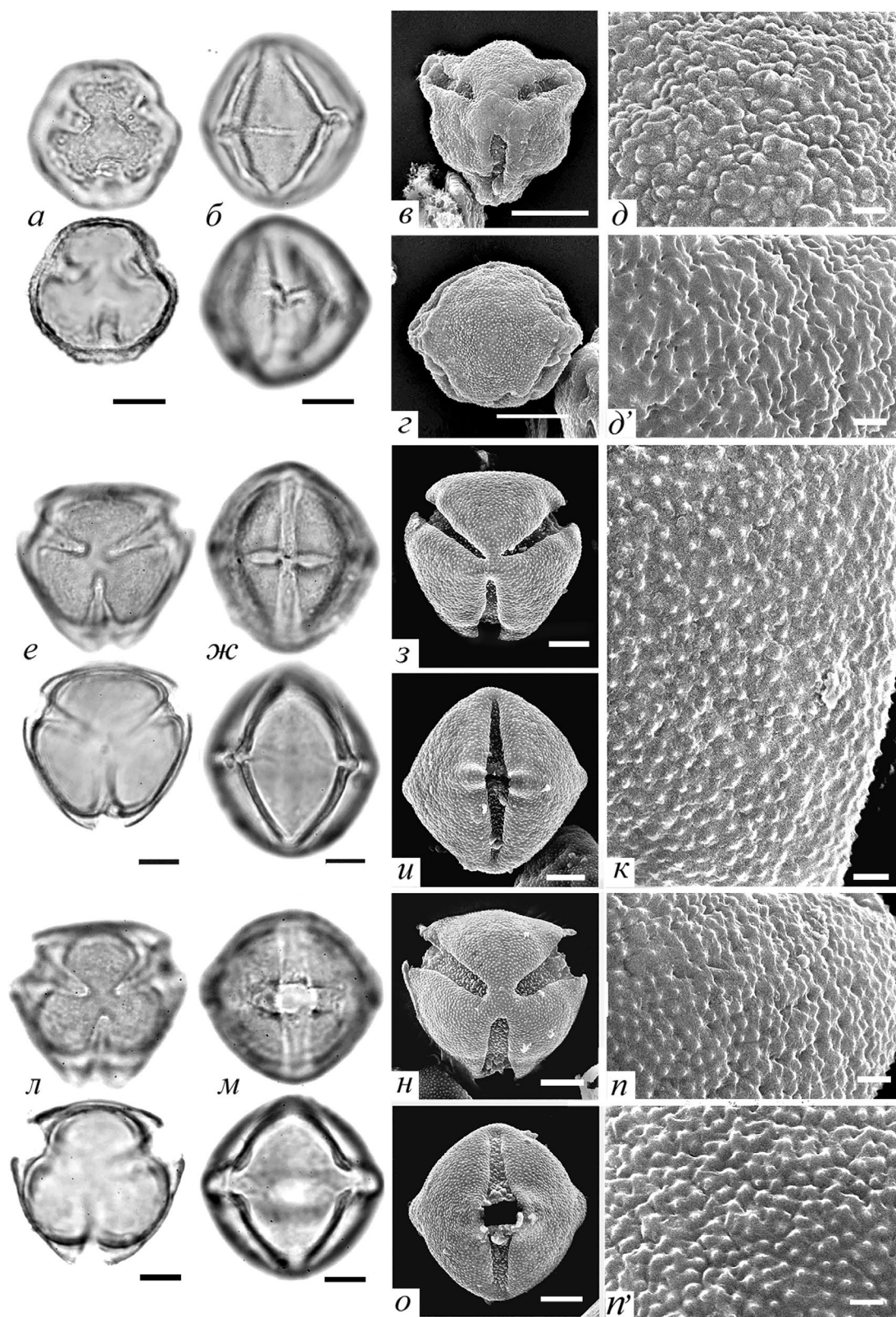


Рис. 1. Морфология типичной пыльцы представителей р. *Physalis* (СМ, СЭМ): а–д – *P. alkekengi*; д' – *P. glabripes*; е–к – *P. lobata*; л–н – *P. lanceifolia*; н' – *P. acuminata*. а, в, е, з, л, н – вид с полюса; б, г, ж, и, м, о – вид с экватора; д, д', к, н, н' – скульптура поверхности (СЭМ). а, б, е, ж, л, м – СМ; в–д, д', з–к, н–н, н' – СЭМ. Для каждого пыльцевого зерна показан верхний и нижний фокус (СМ). Масштабные линейки, мкм: а–г, е–и, л–о – 10; д, д', к, н, н' – 1.

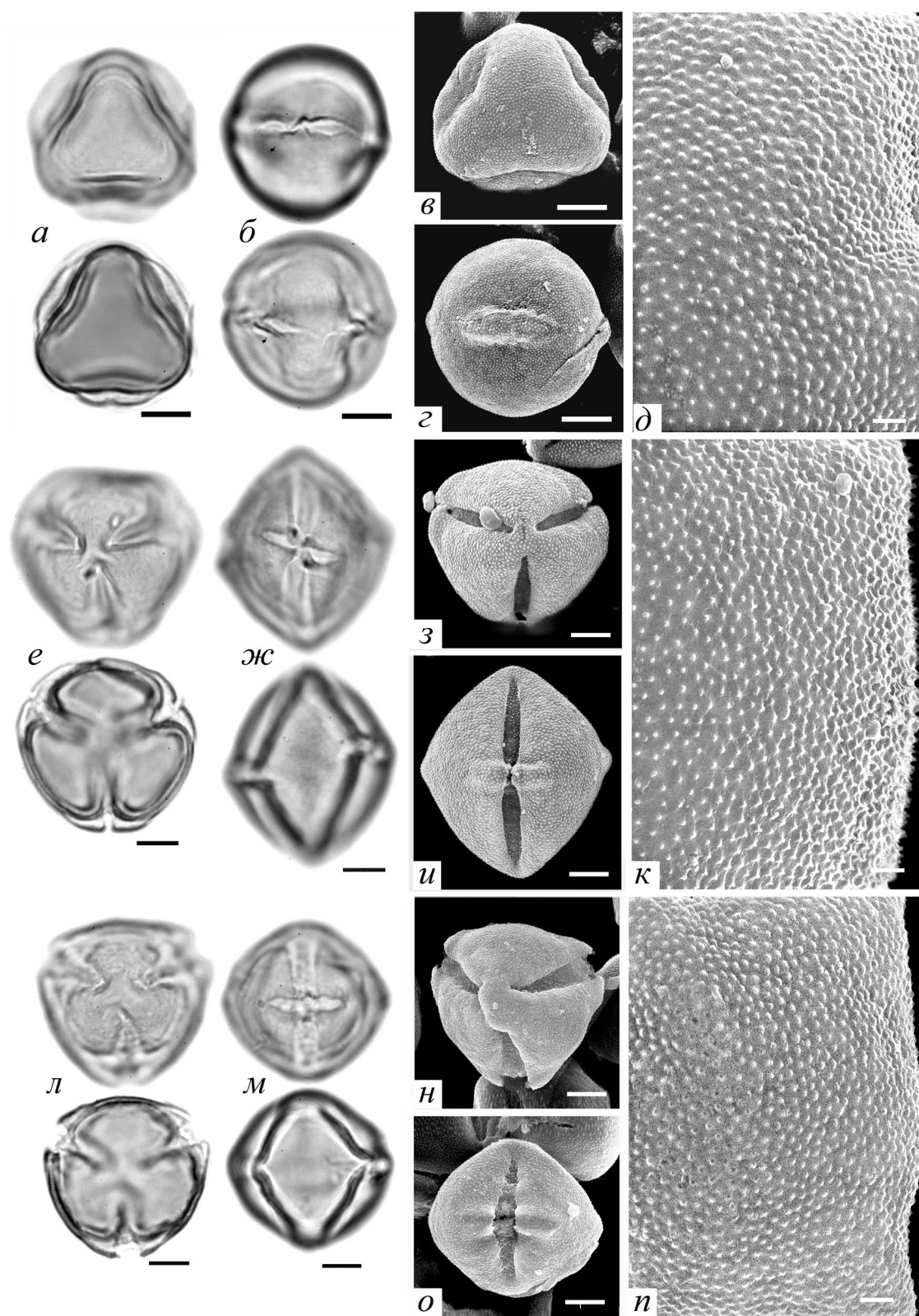


Рис. 2. Морфология типичной пыльцы представителей р. *Physalis* (СМ, СЭМ): а–д – *P. pruinosa*; е–к – *P. ixocarpa*; л–п – *P. angustifolia*.

а, в, е, з, л, н – вид с полюса; б, г, ж, и, м, о – вид с экватора; д, к, п – скульптура поверхности (СЭМ). а, б, е, ж, л, м – СМ; в–д, з–к, н–п – СЭМ. Для каждого пыльцевого зерна показан верхний и нижний фокус (СМ). Масштабные линейки, мкм: а–г, е–и, л–о – 10; д, к, п – 1.

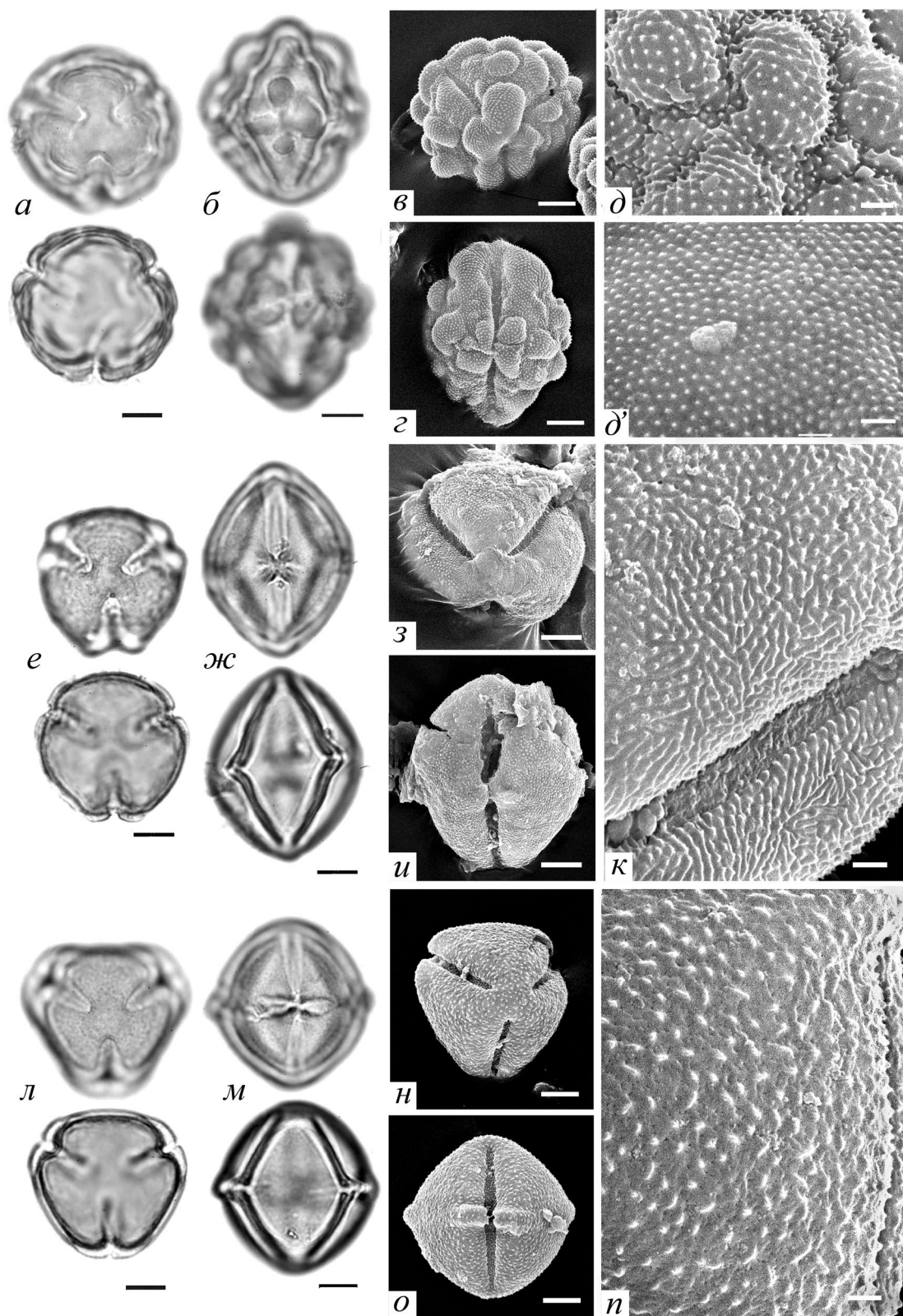


Рис. 3. Морфология типичной пыльцы представителей р. *Physalis* (СМ, СЭМ): а–д – *P. parviflora*; д' – *P. nicandroides*; е–к – *P. missouriensis*; л–п – *P. lagascae*.

а, в, е, з, л, н – вид с полюса; б, г, ж, и, м, о – вид с экватора; д, д', к, п – скульптура поверхности (СЭМ). а, б, е, ж, л, м – СМ; в–д, д', з–к, н–п – СЭМ. Для каждого пыльцевого зерна показан верхний и нижний фокус (СМ). Масштабные линейки, мкм: а–г, е–и, л–о – 10; д, д', к, п – 1.

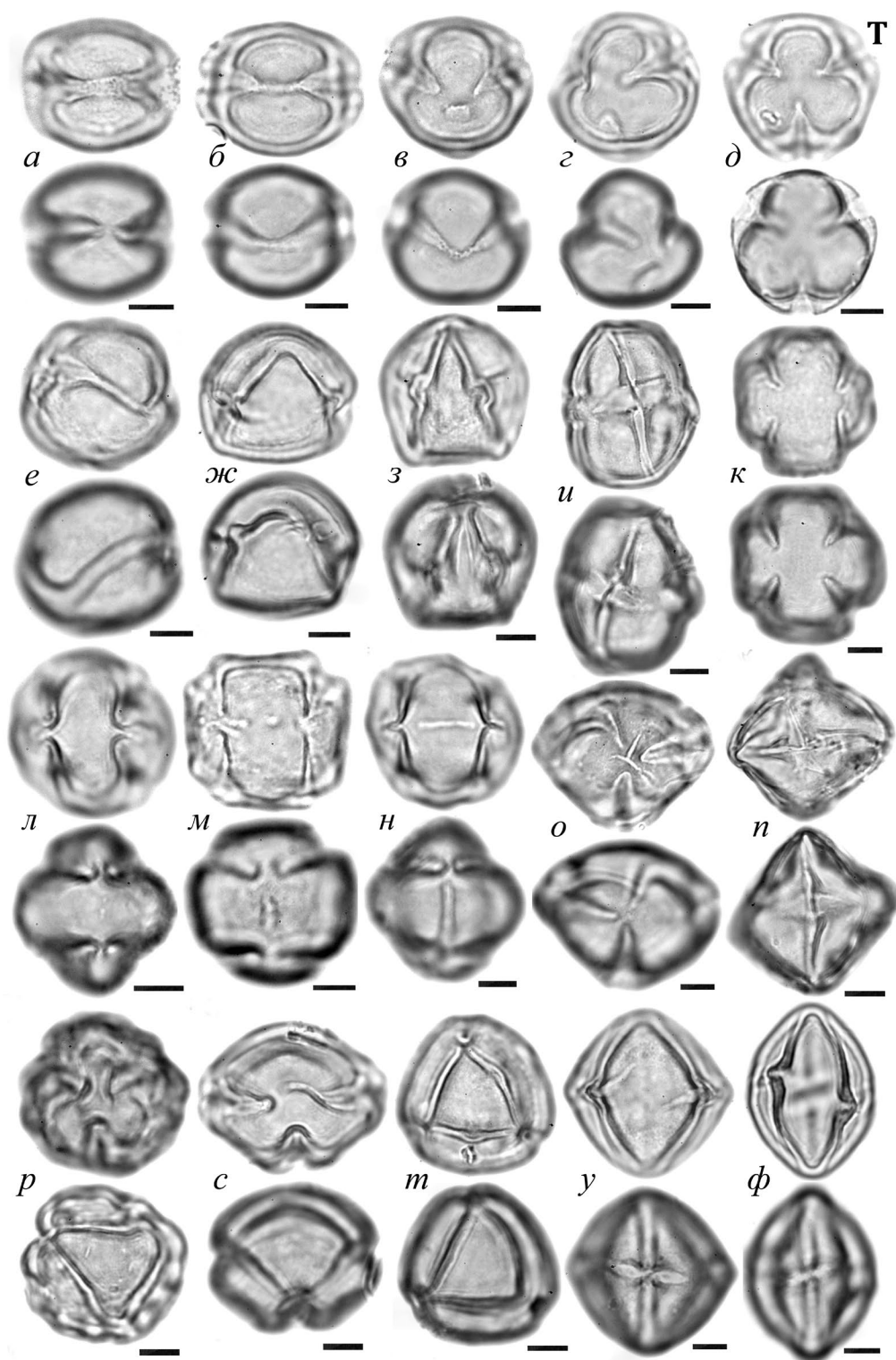


Рис. 4. Отклоняющиеся формы расположения апертур пыльцы р. *Physalis* (СМ): а, е, ж — *P. gracilis*; б–д — *P. virginiana*; з, к, н, т — *P. adulterina*; и — *P. subintegra*; л, н, у — *P. macrophysa*; м — *P. angustifolia*; о — *P. angulata*; п — *P. parviflora*; с — *P. cinerascens*; ф — *P. mollis*.

а — форма А; б — форма В; в, г — форма Г; д — форма Д (типичная Т); е — форма Б; ж — форма Ж (слитно-апертурная, tennis ball-форма); з, и, л — форма Ж (раздельно апертурная W-форма); м — форма З; н, п, р — форма И; о — форма Е; с — форма Л; т — форма М; у, ф — отклоняющееся 3-кольпоратное пыльцевое зерно со скошенным расположением эндоапертур. Б, В, Г, З, Л — промежуточные формы расположения апертур. Буквенные обозначения форм см. на рис. 5. Для каждого пыльцевого зерна показан верхний и нижний фокус (СМ). Масштабные линейки — 10 мкм.

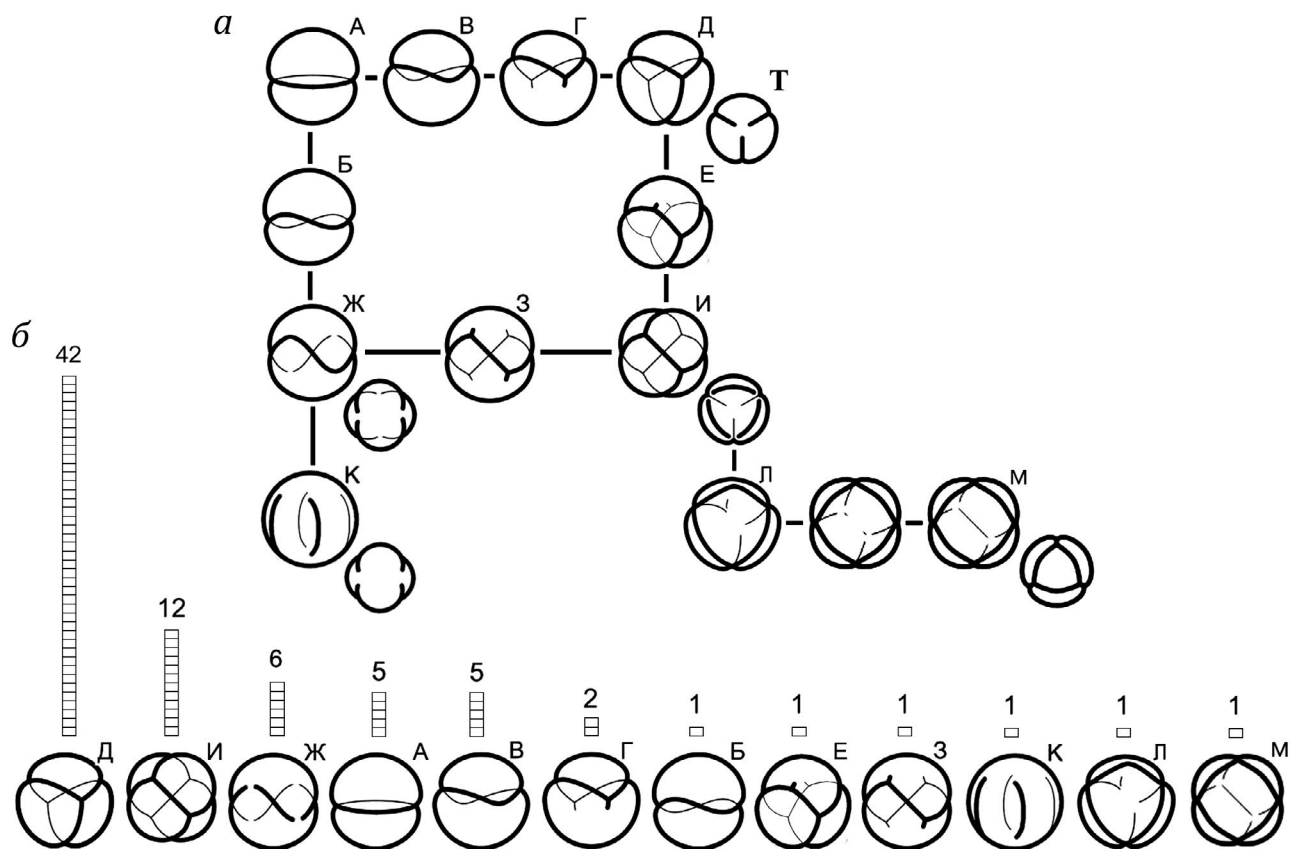


Рис. 5. Схематическое изображение многообразия форм пыльцы р. *Physalis* и периодическая структура упорядоченности многообразия форм пыльцы цветковых. *а* – Схематическое изображение многообразия форм пыльцы р. *Physalis* (А–М многообразие форм пыльцы первого периода, Т – типичные пыльцевые зерна); уменьшенные изображения внизу справа от форм Г, Д, Ж, И, К и М показывают эти же формы в другой проекции. *б* – Распределение встречаемости форм пыльцы по числу видов р. *Physalis* (высотой столбцов и цифрами у каждой формы на диаграмме обозначено число видов, в которых обнаружена указанная форма).

достигать 20 мкм у *P. lobata* (подрод *Quincula*; рис. 1ж), *P. parviflora* (секц. *Angulatae*; рис. 3б) и *P. pubescens* (секц. *Epteiorhiza*).

Обычно оры располагаются в экваториальной плоскости пыльцевого зерна, перпендикулярно к меридионально ориентированной кольпе, однако иногда оры могут располагаться косо по отношению к кольпе и часто на разном уровне, субэкваториально (рис. 2ж, 4у, ф). Над орами эктэкзина может приподниматься, образуя замок в экваториальной части кольпы (рис. 1и, о, 2и, о). Нередко признаки (очертания и размеры пыльцевого зерна, форма мезокольпиумов, кольпы и оры), являясь типичными для рода в целом, могут сильно варьировать по степени их выраженности внутри одного образца.

Мембрана апертур гранулярная, размер гранул и их плотность варьируют у разных видов.

Гранулы могут быть мелкие или того же размера, что и шипики на поверхности пыльцевых зерен, иногда немного крупнее их (*P. lobata*, подрод *Quincula*, рис. 1з, у; *P. lanceifolia*, подрод *Rydbergis*, секц. *Angulatae*, рис. 1н, о).

Скульптура пыльцевых зерен *Physalis* в литературе иногда описывают как бородавчатую (Perveen, Qaiser, 2007) или гранулярную (Airapetyan, 2008), а при использовании только светооптического микроскопа иногда ошибочно описывали как сетчатую (Murry, Eshbaugh, 1971). Однако при больших увеличениях (СЭМ) в боковой проекции отчетливо видно, что это невысокие ширококонические остроконечные шипики.

Хотя скульптура пыльцы исследованных видов достаточно однообразна, могут быть указаны детали строения, в той или иной степени характерные для отдельных подтаксонов р. *Physalis*.

Так, пыльца *P. alkekengi*, выделяемого иногда в монотипный подрод *Physalis* или отдельный род, отличается от всех остальных физалисов мелкобугорчато-шипииковатой скульптурой. Поверхность несет бугорки разного размера и неправильной формы, плотно сидящие по всей поверхности пыльцевого зерна без заметных перфораций; на вершине бугорков могут располагаться небольшие сглаженные шипики (рис. 1д). Однако скульптура *P. glabripes* (сводимый в синонимы *P. alkekengi*; рис. 1д') не имеет ярко выраженных бугорков, но имеет бугристую поверхность с многочисленными перфорациями и более или менее равномерно расположенными остроконечными шипиками, более напоминающую остальные физалисы. Кроме того, вариант, близкий к мелкобугорчато-шипииковатой скульптуре, был обнаружен у *P. acuminata* (= *P. stapelioides*, секц. неизвестна; рис. 1н'), что, по-видимому, свидетельствует о том, что такой вариант скульптуры может встречаться в других подродах.

Остальные изученные физалисы подродов *Quincula* и *Rydbergis* имеют пыльцу с более гладкой поверхностью, почти лишенной перфораций, или с перфорациями в коротких заглубленных канальцах неправильной формы на поверхности между шипиками. Подобные перфорации встречаются у пыльцы *P. lanceifolia* (подрод *Rydbergis*, секц. *Angulatae*; рис. 1н); этот же признак, выраженный в большей или меньшей степени, встречается также у *P. subintegra* (секц. *Coztomatae*) и *P. hederifolia* (секц. *Lanceolatae*).

Пыльца *P. lobata* (рис. 1е–к), выделяемого в самостоятельный подрод *Quincula*, имеет неровную поверхность без заметных перфораций с равномерно распределенными шипиками и по общему виду не сильно отличается от пыльцы большинства видов из подрода *Rydbergis*.

Для большинства видов подрода *Rydbergis*, наиболее многочисленного в роде, характерна довольно однообразная мелкошипииковатая скульптура (рис. 2) с очень мелкими шипиками (обычно 0.1, реже 0.2 мкм высотой; до 0.3 мкм высотой и 0.3 мкм в основании у *P. ixocarpa*, секц. *Angulatae*; рис. 2к), равномерно расположенными по всей поверхности, а иногда лежащими параллельными рядами (*P. parviflora*, секц. *Angulatae*, рис. 3д; *P. nicandroides*, секц. *Epeteiorhiza*, рис. 3д').

Хотя однообразная морфология пыльцевых зерен видов р. *Physalis* и не может послужить удобным различием для подродов и секций, скульптура отдельных видов может иметь характерные отличительные особенности. Так, своеобразный

вариант шипиковатой скульптуры пыльцы был обнаружен в образце *P. parviflora* (= *P. angulata* var. *angulata*, секц. *Angulatae*; рис. 3д). На поверхности пыльцы есть вздутия разного размера (большинство крупные, 3.0–6.0 мкм), неправильной формы, равномерно расположенные по всей поверхности пыльцевого зерна; расстояние между ними варьирует от 0.6 до 2 мкм. Шипики мелкие, покрывают и вздутия, и промежутки между ними, располагаясь иногда параллельными рядами. У *P. missouriensis* (секц. *Epeteiorhiza*; рис. 3к) шипики лежат на коротких морщинках, имеющих вид ветвящихся струек, особенно отчетливых по краям кольп. Струйки мелкие, около 0.2 мкм шириной, короткие, 0.5–1.5 мкм длиной, прямые или изогнутые. У *P. lagascae* (секц. *Angulatae*; рис. 3н) шипики довольно крупные, образуют на поверхности зерна структуры в виде коротких червеобразных струек; поверхность между шипиками морщинистая с мелкими перфорациями.

Подсчет числа шипиков на участке поверхности пыльцевого зерна размером 1.5 на 1.5 мкм (табл. 2) показал, что их плотность варьирует от 7–8 (*P. peruviana* = "*P. edulis*", секц. *Lanceolatae*) до 25–30 (*P. cinerascens*, секц. *Viscosae*; *P. hederifolia* и *P. fendleri* = *P. hederifolia* var. *fendleri*, секц. *Lanceolatae*). Практическое использование признака затруднительно из-за мелких размеров скульптурных элементов, измеримых только с применением электронной микроскопии.

Атипичные формы пыльцевых зерен *Physalis*.

Акольпатная пыльца

В исследованном образце *P. pruinosa* все пыльцевые зерна отличаются от типичной пыльцы *Physalis* — пыльцевые зерна безкольчатые 3-орывые. Кольпы (экзоапертуры, образованные в эктэкине) почти полностью неразличимы и не имеют четких границ, на их месте поверхность пыльцевого зерна имеет такую же скульптуру, что и вся остальная поверхность (без редукции структур эктэкины, за счет которой образуется экзоапертура; рис. 2а–д). Над орой (эндоапертура, образованная в эндэкине) поверхность экзины может быть слегка приподнята. К сожалению, в нашем распоряжении имелся всего один гербарный образец *P. pruinosa*, что не позволило оценить распространенность подобных отклонений пыльцы у этого вида. В литературе приведены описания пыльцевых зерен *P. pruinosa* типичного для *Physalis* строения, с отчетливыми, нормально сформированными кольпами (Henry, 1958). Подобное, необычное среди всех цветковых растений строение

апертур пыльцы (отсутствие экзоапертуры при нормально развитых эндоапертурах) встречается в качестве типичной формы лишь у неотропического р. *Krameria*, сопоставление с морфологией которого представляет теоретический интерес в свете обсуждаемой темы (см. Обсуждение).

*Индивидуальная изменчивость пыльцы рода
Physalis по числу и расположению апертур*

В изученных видах р. *Physalis*, как и во многих таксонах, изученных ранее (принадлежащих к сем. Solanaceae и к другим семействам; табл. 1), было обнаружено, что изредка в одном образце (бутоне, пыльнике, постмейотической тетраде) вместе с типичными пыльцевыми зернами встречаются разнообразно отклоняющиеся формы (рис. 4, 5а), значительно отличающиеся от типичной по числу апертур и их расположению на пыльцевом зерне. Наличие отклонений было зафиксировано у 19 из 42 изученных видов (44%; табл. 2). Наибольшее число вариантов нетипичных форм пыльцевых зерен было обнаружено у *P. gracilis* (рис. 4а, е, ж), *P. adulterina* (рис. 4з, и, n, m), *P. obscura* (табл. 2).

В изученных образцах пыльцы р. *Physalis* обнаруживается различный размах изменчивости атипичных форм: атипичные формы встречаются в неполных наборах, в небольшом числе вариантов и в разных их сочетаниях (табл. 2). Во всех образцах отклонения очень редки или единичны, с неустойчивыми частотами встречаемости, поэтому сравнение распределения частот встречаемости форм в каждом образце оказывается малоинформативным. Содержательной оказывается более грубая оценка: сравнение широты распространения отклоняющихся форм в изученных видах — доля видов, в которой встречается данная форма (рис. 5б). Распределение встречаемости форм пыльцы по числу изученных видов имеет квазигиперболический вид, характерный для целостных систем. Других форм в изученных образцах р. *Physalis* не обнаружено. Более распространенными отклоняющимися формами в изученных образцах р. *Physalis* являются наиболее геометрически правильные, терминальные формы рядов (от 5 до 12 видов; рис. 5б, формы А, Ж, И). Остальные формы встречаются реже и в меньшем числе видов (у одного-двух; рис. 5б). Наиболее часто встречающимися отклоняющимися формами в исследованных образцах (12 из 42) является 6-ругатая форма с апертурами, расположенными по ребрам тетраэдра (рис. 4н, n, p; рис. 5б, форма И). Реже встречаются форма с кольцевой апертурой, закрученной как шов на теннисном мяче

(рис. 4е, ж; рис. 5б, Ж), и близкая к ней 4-кольчатая форма с W-образно попарно скошенными кольцами (рис. 4з, и, л; рис. 5б, Ж), а также форма с одной кольцевой апертурой, лежащей по экватору пыльцевого зерна, и ее варианты (рис. 4а, б; рис. 5, формы А—В). Остальные формы встречаются реже или обнаружены в единичных образцах.

Некоторые формы, встречающиеся у пыльцы *Physalis* как отклонения, могут повторять типичные формы далеких, неродственных и генетически несовместимых таксонов. Так, циклоапертурная форма (рис. 4а; рис. 5, форма А; рис. 6з, и, m, n, o—p) не встречается в качестве типичной во всем сем. Solanaceae, но описана как типичная у двудольных в сем. Scrophulariaceae (*Pedicularis*; рис. 6р), Cunnoniaceae (*Belongera*; Pozhidaev, 2000b, fig. 57), Crypteroniaceae (*Crypteronia*; Pozhidaev, 1998, Plate I, 13), Nymphaeaceae (*Victoria*, *Nymphaea*; Pozhidaev, 2000b, fig. 73, 74), Eupomatiaceae (*Eupomatia*; рис. 6м) и у однодольных в сем. Araceae (*Monstera*; рис. 6н), Rapateaceae (*Rapatea*; Pozhidaev, 2000b, fig. 12), Arecaceae (*Nypa*). 6-ругатая форма (рис. 4н, n; рис. 5а, форма И) не бывает типичной в сем. Solanaceae, но как норма встречается в сем. Basellaceae (*Basella*), Eupteleaceae (*Euptelea*), Fumariaceae (*Corydalis*), Cactaceae (*Rhipsalis*), Lamiaceae (*Sideritis*, подрод *Empedoclea*; рис. 6ч) (Pozhidaev, 1992). Обе эти формы вместе со слитно-апертурной формой “теннисный мяч” (или отдельно апертурной W-формой), обозначенные на рис. 5 буквой Ж, не бывают типичными и являются наиболее частыми отклонениями в таксонах двудольных с типичной 3-кольчатой пыльцой. Не только отдельные формы, но и весь описанный упорядоченный набор (ансамбль) форм (рис. 5а) могут быть обнаружены повторяющимися подобно рефрену (Мейен, 1978) в самых разных, далеких, неродственных таксонах цветковых: *Acer* (рис. 6о; Pozhidaev, 1993, fig. 3), *Aesculus* (Pozhidaev, 1995, fig. 7), *Scrophularia* (Шелудякова и др., 2017, рис. 6), *Nicotiana* (Григорьева и др., 2019) и многих других (Pozhidaev, 1998, 2000b).

В изученных образцах р. *Physalis* (как и во многих других исследованных таксонах; табл. 1) было обнаружено, что среди отклоняющихся форм удается найти пыльцевые зерна с промежуточным расположением апертур между этими терминальными состояниями (форма Б: рис. 4б; форма В: рис. 4е; форма Г: рис. 4в, г; форма Е: рис. 4о; форма З: рис. 4м; форма Л: рис. 4с). В результате формы пыльцевых зерен (типичных и отклоняющихся) могут быть упорядочены в непрерывный последовательный ряд, в котором наиболее простая по своей

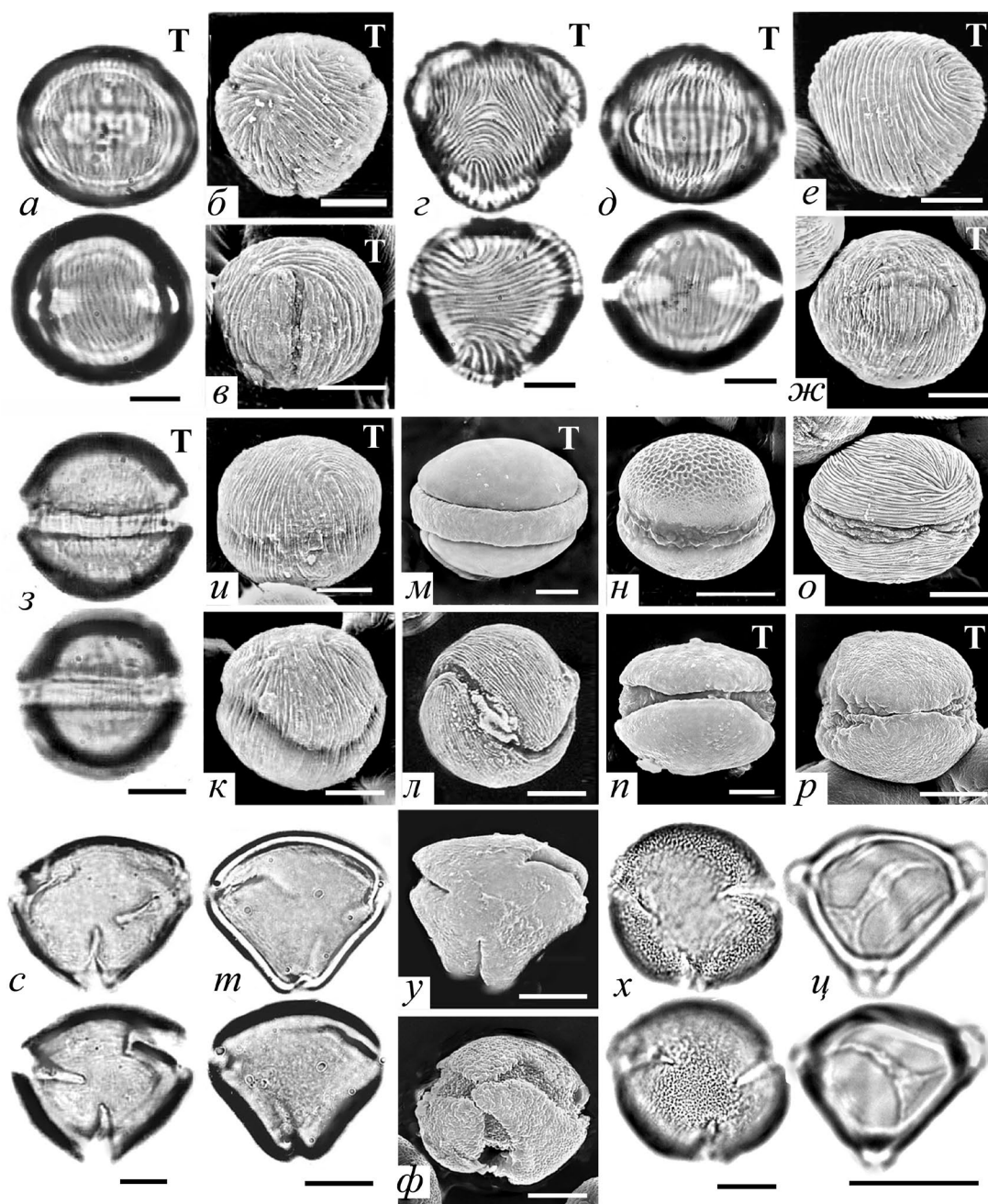


Рис. 6. Параллелизм типичной и отклоняющихся форм пыльцы некоторых таксонов цветковых.

a–в – *Krameria secundiflora* DC.; *г* – *K. grayi* Rose; *д–ж* – *K. cistoides* Hook.; *з* – *K. ramosissima* S. Wats.; *и* – *K. erecta* Willd. ex Shultes; *к* – *K. parviflora* Benth (Krameriaceae); *л* – *Acer maybei* Maxim. (Sapindaceae); *м* – *Eupomatia laurina* R. Br. (Eupomatiaceae); *н* – *Scutallaria dubia* Taliev et Schirj. (Lamiaceae); *о* – *Acer davidii* Franch. (Sapindaceae); *п* – *Monstera deliciosa* Liebm. (Araceae); *р* – *Pedicularis peduncularis* Popov (Scrophulariaceae); *с* – *Alsodeia echinocarpa* Korth. (Violaceae); *т, у* – *Acanthosyris falcata* Griseb. (Santalaceae); *ф* – *Euphorbia leptocaula* Boiss.; *х* – *E. saravschanica* Regel (Euphorbiaceae); *ц* – *Eugenia luzonensis* Snerr. (Myrtaceae).

a–и, м, н, р – типичные пыльцевые зерна (обозначены буквой Т в верхнем правом углу); *к, л, н, о, с–ц* – атипичные формы пыльцы.

a–в – 3-кольчатая форма Д; *г–ж* – акольчатая-3-оровая форма Д; *з, и* – акольчатая, эндоапелтура формы А; *к* – акольчатая, эндоапелтура формы Ж (tennis ball-форма); *з, и, м–р* – форма А; *к, л* – форма Ж (tennis ball-форма); *с–ц* – форма Е (*с, т* – правый вариант; *х, ц* – левый вариант). Буквенные обозначения форм см. на рис. 5.

a–в – типичная пыльца р. *Krameria* (Krameriaceae) с экзоапелтурами; *г–ж* – без экзоапелтур.

a, г, д, з, с, т, х, ц – СМ; *б, в, е, ж, и–р, у, ф* – СЭМ. Для каждого пыльцевого зерна показан верхний и нижний фокус (СМ). Масштабные линейки – 10 мкм.

симметрии форма А (циклоапертурная, с кольцевой апертурой, лежащей в одной плоскости; рис. 4а, рис. 5, А) постепенно преобразуется в формы с другой симметрией и другим типом организации схемы тела, некоторые из которых являются типичной для далеких, генетически изолированных таксонов:

1. За счет ассиметричного сгибания кольцевой апертуры к одному из полюсов под 120° и появления дополнительной апертуры в типичную 3-кольчатую форму Д с меридионально ориентированными апертурами (рис. 4а–д; рис. 5, Д).

2. Циклическая апертура может сгибаться симметрично в сторону обоих полюсов, как шов на теннисном мячике, превращаясь в форму Ж (слитно-апертурная, tennis ball-форма; рис. 4е, ж; рис. 5, Ж), или в 4-кольчатую раздельно-апертурную форму с W-образно попарно скошенными кольцами (рис. 4з, и, л; рис. 5, Ж), или в 4-кольчатую форму К с меридионально ориентированными апертурами (рис. 4к; рис. 5, К).

3. За счет появления на противоположных сторонах W-формы двух накрест лежащих дополнительных руг превращается в 6-ругатную форму И с глобально расположенными апертурами, ориентированными по ребрам тетраэдра (рис. 4м–р; рис. 5, И).

4. Тетраэдр-форма И затем трансформируется в 9-ругатную форму М с глобально расположенными апертурами, ориентированными по граням треугольной призмы (рис. 4с, т; рис. 5, Л, М).

Расположение апертур, даже самых “кривых” и неправильных отклоняющихся форм пыльцевых зерен р. *Physalis* (рис. 4в, г, о, с; рис. 5, Г, Е, Л), с точностью повторяется в разных, далеких группах двудольных растений (рис. 6с–ц) и не менее упорядочено, чем расположение апертур более симметричных и “правильных” типичных форм пыльцы. Большинство отклоняющихся форм расположения апертур встречаются редко, устойчиво не наследуются и никогда не бывают типичными, но обнаруживаются в индивидуальной изменчивости современных таксонов (Пожидаев, Петрова, 2022).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сопоставление изменчивости морфологических признаков типичной пыльцы в трех под родах *Physalis* показало, что род в целом палиноморфологически достаточно однообразен. Пыльца схожа, размах изменчивости признаков крайне невелик и перекрывается в разных под родах и секциях, полученные данные малоинформативны для поиска диагностических различий внутривидовых подразделений р. *Physalis*.

Палиноморфологические данные не противостоят выделению *P. alkekengi* с мелкобугорчатой поверхностью (рис. 1д) в отдельный монотипный под род *Physalis* рода *Physalis* (Martínez, 1998, 1999) или в самостоятельный р. *Alkekengi* (Whitson, Manos, 2005; Wang, 2014). Пыльца *P. lobata* (рис. 1е–к), выделяемого в самостоятельный под род *Quincula*, не сильно отличается от пыльцы большинства видов из под рода *Rydbergis*, поэтому морфологические признаки пыльцы не могут быть использованы для подтверждения самостоятельности монотипного р. *Quincula*.

Несколько видов выделяются своеобразными вариантами морфологических признаков. Так, *P. missouriensis* выделяется среди изученных видов шипиками, сгруппированными в недлинные струйки на гладкой поверхности (рис. 3е–к); для *P. lagascae* характерны одиночные шипики, основания которых слегка вытянуты в короткие червеобразные струйки (рис. 3л–н); *P. parviflora* со вздутиями на поверхности (рис. 3а–д); *P. lanceifolia* (а также *P. glabripes*, *P. subintegra*, *P. hederaceaefolia*) с редкими и заметными перфорациями (рис. 1л–н).

Впечатление некоторой специфичности признаков скульптуры на уровне под родов создается за счет их малочисленности (по одному виду в под родах *Physalis* и *Quincula*) и минимального размаха их изменчивости. Сравнение показывает, что признаки этих под родов (а, по сути, видов) изредка повторяются среди видов оставшегося и наиболее многочисленного под рода *Rydbergis* (порядка 60 видов), создавая редкие и необъяснимые параллелизмы.

Акольпатная пыльца *Physalis pruinosa* и рода *Krameria*

Пример с акольпатной пылью (без экзоапертуры при нормально развитых эндоапертурах), обнаруженной в образце *P. pruinosa*, показателен в сравнении с акольпатной пылью неотропического р. *Krameria* (рис. 6а–к; Pozhidaev, 2002), насчитывающего 17 видов и выделяемого в отдельное сем. Krameriaceae неясного таксономического положения (включали в Polygales, сближали с Cessalpinioidea (Simpson, 1989); согласно системе APG II, сближают с сем. Zygophyllaceae). Два вида *Krameria* имеют обычную для двудольных 3-кольпоратную пыльцу (рис. 6а–в); пыльца 15 видов вообще не имеет каких-либо экзоапертур (рис. 6г–к); из них у пыльцы 13 видов имеются, как у пыльцевых зерен *P. pruinosa* (рис. 2а–г), только три экваториальные эндоапертуры (рис. 6г–ж), и два вида имеют одну кольцевую экваториальную эндоапертуру

(рис. 6з—и), подобно циклоапертуратной отклоняющейся форме *Physalis* (рис. 4а; рис. 5а, А).

У видов *Krameria* с пыльцой, имеющей и экзо-, и эндоапертуры, и с пыльцой, имеющей только эндоапертуры (без экзоапертур), отклоняющиеся формы расположения экзоапертур (образованных в эктэктине) и эндоапертур (образованных в эндэктине) повторяют одни и те же формы (рис. 4е, 6к, л), которые могут быть составлены в параллельные ряды, подчиняющиеся одной упорядоченной геометрической последовательности (Pozhidaev, 2002).

Экзо- и эндоапертуры образованы разными слоями экзины (экт- и эндэктинной соответственно), не гомологичными по своему строению, расположению, химизму и времени закладки в онтогенезе. Одинаковую форму отклонений и их рядов имеют экзо- и эндоапертуры, образованные негомологичными структурами пыльцевой оболочки (экт- и эндэктинна) в далеких, неродственных таксонах. Пример наглядно демонстрирует параллелизм, совершенно немыслимый с типологической и филогенетической точек зрения (объяснение морфологического сходства через родство таксонов и гомологию структур) — сходство негомологичных структур в неродственных таксонах, упорядоченное в соответствии с одной и той же универсальной закономерностью.

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Свойства изменчивости признаков пыльцы, наблюдаемые на примере представителей р. *Physalis* и других таксонов цветковых растений, с необходимостью приводят к ряду общих заключений, без которых объяснение природы изменчивости признаков изучаемого таксона представляется невозможным (Пожидаев, 2015; Пожидаев, Петрова, 2022; Пожидаев и др., 2023, 2024). Неизбежные теоретические следствия необычных свойств этой изменчивости следует рассмотреть подробнее.

Свойства индивидуальной изменчивости признаков пыльцы рода Physalis и других таксонов

При детальном изучении и определенном внимании к корректному описанию свойств изменчивости разные признаки пыльцы (скульптура, число и расположение апертур; Пожидаев, Петрова, 2022) на разном таксономическом уровне обнаруживают одинаковую структуру изменчивости — непрерывные и упорядоченные ряды — целостные фрагменты генеральной совокупности (полной изменчивости полного поколения). Широкая изменчивость признаков формы пыльцы наблюдается на уровне

индивидуальных живых тел одного поколения с минимальными генетическими различиями, а изменчивость признаков скульптуры пыльцы — на уровне далеких, генетически несовместимых групп (роды и надродовые таксоны). То есть там, где изменчивость может быть объяснена механизмами наследования, отбором мутаций и дивергенцией (близкородственные виды) — изменчивости нет; а там, где изменчивость есть (генетически сходные живые тела одного поколения или генетически несовместимые таксоны) — она не дивергентна, а выстраивается в ряды, непрерывные и параллельные (не в *клады*, а в *клины*; Пожидаев, Петрова, 2022; Пожидаев и др., 2023, 2024).

Современная изменчивость (результат всей предшествовавшей эволюции), наблюдаемая на примере полного поколения пыльцы, обнаруживает свойства, иные до противоположности тем, что следуют из предположений о причинах и механизмах ее возникновения (мутирование, наследование, вымирание, отбор, дивергенция). Изменчивость не дискретна, а непрерывна; не случайна, а высоко упорядочена; не таксон-специфична, а транзитивна (параллелизм, рефрен; Мейен, 1978); не иерархична, а рангово-независима (правило Кренке; Кренке, 1933—1935; Чайковский, 2018).

На примере многообразия форм пыльцы р. *Physalis* и других таксонов цветковых растений удастся наблюдать, как в далеких, неродственных таксонах в результате бесполого размножения (без гибридизации) регулярно, с определенной частотой происходит не наследование типичной формы (родительский, предковый, таксоноспецифичный тип организации живого тела; функциональная, физиологическая и адаптивная норма). Вместо этого при рождении нового живого тела в индивидуальной изменчивости близкородственных гаметофитов в поколениях одной генеалогической линии предков и потомков раз за разом воспроизводятся типичные формы, разнообразные отклонения, их ряды и в пределе одно и то же универсально упорядоченное многообразие в целом (в рамках строгих геометрических закономерностей, параллельно и транзитивно, перекрывая границы родства таксонов и гомологии структур; рис. 4, 5а, 6). В разных таксонах рефреном повторяется единый геометрический ряд, в котором удастся объединить как естественные части разные типичные формы далеких, генетически несовместимых таксонов (сбалансированный онтогенез иного архетипа; правило Кренке; Кренке, 1933—1935) и отклоняющиеся формы, промежуточные между типичными, которые не бывают типичными и которые дополняют изменчивость

типичных форм из разных таксонов до единой системы непрерывных параллельных рядов (рис. 5а). Ряд — не градационный (не направленный, восходящий ряд совершенствования, но лестница существ в прямом смысле) и не генеративный (в своей рядоположенности формы не связаны происхождением), а геометрический (формы связаны не просто типологическим сходством, а законами композиции и отношением единства формы, по Урманцеву; Meuyen, 1973).

Изменчивость форм пыльцы непрерывна и не может быть корректно описана с помощью классификации. Попытка классифицирования непрерывной изменчивости приводит к полной потере представления о части изменчивости (промежуточные формы), необратимому искажению упорядоченной структуры целостной системы параллелизмов и неудовлетворительна по результату (таксон-меронное и таксон-биоморфное несоответствие; In Memoriam, 2007). Задача партономического деления целого на части (естественной изменчивости на отдельные формы и признаки) оказывается сложнее и богаче задачи таксономического родо-видового объединения дискретных живых тел (Павлинов, 2023) — требует иного подхода в силу наличия у изменчивости собственных свойств, не предусмотренных в типологическом подходе к ее описанию.

Изменчивость форм пыльцы исходно упорядочена и не нуждается в дополнительном упорядочивании путем нашего классифицирования. При попытке классифицирования (дискретизации) целостное многообразие распадается на отдельные формы и множество парадоксальных, по-отдельности ничем не объяснимых параллелизмов. Каждый по отдельности случаи параллелизма отклоняющихся форм в разных таксонах объяснения причин не имеют; но взятые вместе, целиком они образуют рациональную морфологическую систему (Пожидаев и др., 2023), геометрическая самосогласованность которой сама по себе может служить рациональным основанием, причиной их осуществления (возникновения и существования). Очевидно, что в этом целостном и неразделимом геометрическом ряду (рис. 5а) возникновение типичных форм не может быть объяснено отдельно от ансамбля связанных отклонений, например: типичные формы — как результат наследования (родовое сходство), а остальные формы — как результат сходных закономерностей развития, случайность или удача. Типичные формы не могут быть вырваны из непрерывных и транзитивно упорядоченных рядов и выстроены в генеалогической последовательности,

как и гомологии не могут быть выделены из целостной системы параллелизмов (никак не связанных с происхождением) и объяснены родством.

Игнорирование существования редких отклоняющихся форм живых тел приводит к неверному описанию структуры современной морфологической изменчивости, а значит, неизбежно — к некорректным суждениям о причинах ее возникновения и эволюции. Совпадают, описываются одними и теми же ясными геометрическими закономерностями (являются аспектами одной и той же изменчивости) индивидуальная изменчивость форм пыльцы, современная таксономическая изменчивость (типичные формы) и эволюционная изменчивость (результат морфологической эволюции, возникновение новых типов организации, наблюдаемое в геологических слоях). В размахе индивидуальной изменчивости форм пыльцы, который может встретиться в одном образце *Physalis*, повторяются типичные формы таксонов семенных растений высшего ранга (описываемая одной и той же закономерностью от вида до отдела). Полная индивидуальная изменчивость в полном поколении оказывается универсальной — включает типичные формы далеких родов (разные архетипы, правило Кренке; Кренке, 1933–1935).

Упорядочивание естественной изменчивости

Попытка геометрического упорядочивания естественного многообразия форм пыльцы неожиданно оказывается выполнимой с непредвиденно высокой для биологических объектов точностью. Вся изменчивость формы пыльцы р. *Physalis* может быть сведена к универсальной для семенных растений системе параллелизмов. Все формы индивидуальной изменчивости, с частотами встречаемости до долей процента, вплоть до единичной встречаемости (Pozhidaev, 2002, fig. 3; Пожидаев, 2009, рис. 3), строго следуют одной и той же универсальной над-индивидуальной геометрической закономерности (рефрен, как правило, не знающее исключений; In Memoriam, 2007).

Столь высокая степень упорядоченности наблюдаемых морфологических признаков живых тел не следует с обязательностью ни из каких естественно-научных, религиозных или метафизических представлений и обнаруживается чисто эмпирически. Такой (геометрической) упорядоченности живого никто не требовал даже от творения Божия. Согласно Откровениям авраамических религий, совершенные (неизменные) твари “сотворены по роду их” (Бытие 1: 24–27), приносящими “по роду своему плод” (Бытие 1: 11–12); а глава,

повествующая о творении по родам, так и названа — “Genesis” (лат. *genus* — род; в контексте теоретической морфологии нам важны не оригинальные, древнеарамейские, а более поздние европейские классические и схоластические смыслы, ставшие основой научных понятий нового времени; Павлинов, 2023). В полном поколении на стадии жизненного цикла, когда смерти нет, многообразие форм пыльцы проявляет совершенные качества (упорядоченность, целостность), почти буквально иллюстрируя библейскую притчу (единственная разработанная онтология, предусматривающая исходное совершенство мира, как признак заверщенного творения, которое “хорошо весьма”; Бытие 1: 31).

Ту же генеративную взаимосвязь (а не геометрическую упорядоченность) подразумевает и сложившееся позже естественно-историческое понимание генезиса как происхождения путем развития одной формы из другой и представление о тройном параллелизме Агассиса—Геккеля (онтогенез, морфогенез, филогенез). В связи с этим следует заметить, что доступна наблюдению только последовательность стадий индивидуального развития (онтогенез), а филогенез и морфогенез — наши предположения. К тому же в онтогенезе пыльцы отсутствуют какие-либо стадии последовательной трансформации ее формы (апертура закладывается сразу на своем месте; Albert et al., 2022). В представлении о генезисе как о тройном параллелизме сведены не независимые оценки сходства независимых онтогенетических, морфогенетических и филогенетических рядов, а, скорее, суждение о разных аспектах одной и той же индивидуальной изменчивости по одной аналогии (всегда неверное, как всякая аналогия).

И типичные формы разных таксонов, и отклоняющиеся формы оказываются фрагментами, гармоничными частями универсального надорганизменного ансамбля согласованных форм, системы параллелизмов — непрерывного ряда, в геометрической закономерности сохраняющие свойства целого — упорядоченную форму (а не результат мутаций, наследования или вымирания и приспособления). Столь широкий параллелизм и транзитивность закономерностей индивидуальной изменчивости, по сути, лишает смысла саму генеративную идею — наследование и наследственность как передача родовых, диагностических отличий в ряду поколений потомков, детерминированных таксоноспецифичной программой онтогенеза, унаследованной от предка. Возникновение в качестве отклонения формы типичной пыльцы далекого неродственного таксона наглядно демонстрирует, как

глубоко могут быть трансформированы способы детерминации индивидуального развития у близкородственных, генетически сходных живых тел — а по сути, насколько изменчивость формы пыльцы может быть не связана с генетической изменчивостью. Транзитивность, универсальность сходства форм пыльцы в далеких таксонах, высокий таксономический уровень параллелизма означают, что признаки формы пыльцы не наследуются от общего предка, но воспроизводятся всякий раз заново, с нуля, а возникновение их многообразия, изменчивости не связано с дивергенцией (вымирание промежуточных вариантов, “расщепление” предковой формы, наследование изменений) или последовательным развитием.

Геометрическая правильность рядов форм пыльцы (рис. 5а) — это закономерности чистых форм, результат абстрагирования, отвлечения от всех свойств материального субстрата, кроме протяженности, и всех, в том числе и биологических, смыслов. Чистые формы протяженности — вне связи с родством, без особого эффекта для адаптации и функциональности структур, до возможного влияния внешних условий действия и естественного отбора. Чистые геометрические формы не имеют ни исторических, ни функциональных коннотаций; нет оснований ожидать зависимости их признаков от географии, экологии, биологии опыления и т.п. Как и возможности их усовершенствования (развития), их геометрия совершенна и не может быть усовершенствована ни путем упражнения, ни естественным отбором, ни каким-либо другим способом.

Существование чистых форм может быть “объяснено” из свойств протяженности (пустоты) и не нуждается в другом объяснении. Что поворачивает в содержательную, естественно-научную плоскость древний парадокс о причине формы: “форма есть пустота” (чистая протяженность, без учета свойств материального субстрата; как отражение геометрических свойств пустого вмещающего пространства — плоского и непрерывного — без различия внешнего и внутреннего). Свойства формы не материальны и в то же время существуют реализованными предметно. Непрерывный ряд имеет целостность сплошной формы, чья упорядоченность перекрывает границы единичных предметов (индивидуальные онтогенезы) и существует не локально — над генеративными связями (в индивидуальном онтогенезе может возникнуть форма неродственного рода и негомологичной структуры) и организмоцентричными типами (не изменчивость схем живого тела, а их надорганизменные

ряды). Свойства биологической формы искажаются в процедурах обобщения (редукции, идеализации).

Неопределенность (текучесть) дискретной формы в непрерывном многообразии.

Морфозы и метаморфозы

Непрерывный объект содержит точки, но не складывается из отдельных точек — непрерывное множество не счетное (понимание континуума, при котором число его точек заранее не определяется; Чайковский, 2004, с. 137—141). Непрерывность (неделимость) рядов морфологической изменчивости означает неразличимость, неопределенность в ней каких-либо границ деления на отдельные морфологические формы, индивидуальные живые тела, а также их классы, группы, типы и таксоны. Многообразие потому и непрерывно, что никаких отдельных состояний признака (дискретных форм, типов, классов) в нем нет; делить непрерывность такое же бесперспективное занятие, как перечислять бесконечность.

Неопределенность дискретной формы в непрерывном многообразии и есть метаморфоз формы по И.В. Гете, понятый как *“текучесть”* формы (*“Schwankende Gestalten”*; Гете, 2014, с. 515) — впервые отрефлексированное в теоретическом понятии наблюдение непрерывных рядов естественной изменчивости.

Появление в изменчивости полного поколения одной генеалогической линии типичной формы пыльца далекого, генетически несовместимого таксона означает не генезис ее формы (порождение, возникновение одной формы из другой), а морфоз (перерождение формы; резкое ненаследуемое изменение родовых признаков без изменения видовых, в духе Копэ (Cope, 1896); возникновение иной формы из пустоты, *“ex nihilo”*, согласно надорганизмным геометрическим закономерностям).

Неопределенность (текучесть) дискретных форм в непрерывном многообразии может служить обоснованием логической допустимости способности индивидуальной формы к морфозу, перерождению, глубокой модификации, выходящей за пределы типа морфологической организации живого тела. Возникающие в полном поколении полные наборы морфозов (изредка, но регулярно происходящее ненаследуемое перерождение, сальгационное возникновение иной формы) складываются в метаморфозы (непрерывные и неделимые ряды постепенного перетекания формы в рамках четких морфологических закономерностей). На полном поколении пыльца удается наблюдать, как текучесть индивидуальной формы дискретных живых

тел укладывается в непрерывный упорядоченный ряд изменчивости, связанный ансамбль форм, целостный фрагмент естественной системы (Пожидаев и др., 2023). Способность к метаморфозу, возможность резкого (за одно поколение) изменения плана морфологической организации живых тел — это не теоретическое предположение, а регулярно наблюдаемое и даже фотографируемое событие (рис. 4, 6).

Свойства самой формы (непрерывность, упорядоченность, целостность) приводят к самовоспроизведению изменчивости из любой ее части, не требуя введения каких-либо дополнительных причин (путем перерождения формы при рождении нового живого тела в ходе размножения, не важно, полового или бесполого). У нас нет необходимости для объяснения возникновения каждой из форм по отдельности (помимо ее чисто геометрических свойств), предполагать ее функциональность, адаптивность, физиологическую нормальность или соответствие цели, каждый раз вводя множество дополнительных причин (дивергенция, адаптация, мутация, родство, ген, рудимент, атавизм, гомология, тип).

Морфоз — макропотенциальная изменчивость (эволюция каждый день)

Явление перерождения, возникновение типичной формы другого таксона показывают, что в индивидуальном развитии пыльца происходят события, которые по глубине необходимых онтогенетических преобразований должны быть сопоставимы с макроэволюционными явлениями — гипотетическими (ненаблюдаемыми) макромутациями (чрезвычайно редкие события, эпохальные по своим последствиям; вызываются специфическими причинами, о природе которых, впрочем, науке по-прежнему ничего не известно). Наблюдаемое явление перерождения биологической формы означает, что причины макропотенциальной (эволюционной) изменчивости не отнесены в далекое прошлое, а происходят во времени *“сейчас”*. Все формы ряда синхронны, все существуют одновременно; все формы ряда — это зрелые, дефинитивные формы; ничто не говорит о том, что члены ряда расположены в хронологической последовательности стадий динамической траектории (кинематографический метод — Бергсон, 1999; процессуальная реконструкция — *In Memoriam*, 2007).

Новая форма, типичная для другого таксона, может возникнуть за одно поколение, сразу, без неопределенных мутаций, горизонтального переноса, наследования, гибридизации, дивергенции,

вымирания, приспособления или усовершенствования и целенаправленного развития. Упорядоченная форма может быть воспроизведена “из ничего”, но возникать в результате случайных изменений или произойти от менее упорядоченного состояния — не может.

Переходные, промежуточные формы, которые не удастся найти ни в современной, ни в ископаемой таксономической (типологической) изменчивости, несложно обнаруживаются в изменчивости индивидуальной в каждом поколении в их полном ассортименте. Значит, эти формы не вымирали в ходе предполагаемого длительного процесса адаптации и дивергенции. Реально существуют и требуют объяснения они, а не гипотетические предковые формы и промежуточные звенья модели дивергентной эволюции (вымерших форм типичной пыльцы известно необычайно мало, например: Hofmann, Zetter, 2007). Эволюционная новизна появляется в форме упорядоченного многообразия и исключает предположения о неопределенной изменчивости и первозданном хаосе как источнике современного многообразия биологических форм. Изменчивость, неоднородность и первичная структура исходны; идея, что простое собирается в сложное, несмотря на свою интуитивную наглядность, не охватывает свойства наблюдаемой изменчивости. Наблюдаемая картина полной изменчивости форм пыльцы определено не возникала в результате последовательности дивергенций, произошедших в геологическом прошлом, а складывается в настоящем каждый раз заново на основе параллелизмов. Возможность перерождения индивидуальной формы, обратимое возникновение в генеалогической линии типичной формы иного, не родственного таксона, с одной стороны, объясняет неэффективность морфологии для генеалогических реконструкций, а с другой — убеждает, что возникновение в результате произошедшей морфологической макроэволюции биологического многообразия с наблюдаемыми свойствами (непрерывной, закономерной и транзитивной структурой индивидуальной изменчивости) не может быть объяснено в рамках генеалогической (генеративной) модели (с концепцией рода, родства, происхождения, генезиса, дивергенции). Молекулярные методы реконструкции генеалогических (таксономических) связей приводят к тому же заключению, в его отрицательной формулировке: морфологическое сходство слишком часто оказывается парафилетичным или полифилетичным и не дает возможности точной реконструкции порядка диверсификации монофилетичных таксонов. Для этого больше подходит анализ

молекулярных последовательностей и продуктов их матричного копирования (кодирование, репликация, транскрипция, трансляция) — процесс, дихотомичный по своей структуре (описываемый дихотомическим графом, хотя такое обоснование дивергенции не имеет отношения к идеям естественного отбора или приспособления).

Несмотря на некоторую радикальность сделанных заключений, такой “геометрический” подход к описанию биологической формы экономичнее и рациональнее, чем классификация типичных форм, и более соответствует наблюдаемым свойствам естественной изменчивости пыльцы р. *Physalis* и других цветковых. Использование пыльцы как модельного объекта для изучения свойств индивидуальной изменчивости позволяет описать сходство не как следствие родства или приспособления, а свойство целостности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают особую признательность и благодарность Людмиле Александровне Карцевой, инженеру ЦКП БИН РАН (Санкт-Петербург) за многолетнее творческое сотрудничество, высокий профессионализм и преданность делу.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) в рамках выполнения государственного задания по теме: “Пыльца и споры современных и ископаемых растений: морфология и развитие” АААА-А19-119080790048-7.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айрапетян А.М., 1991. Апертурный полиморфизм пыльцы у вида *Physalis maxima* L. (Solanaceae) // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Вып. 13. С. 107–115.
- Айрапетян А.М., 2002. Палинологические данные к подсемейству Solanoideae (Solanaceae Juss.): триба Solaneae // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Т. 14. С. 118–130.

- Бергсон А., 1999. Творческая эволюция. Материя и память. Минск: Харвест. 1408 с.
- Гете И.В., 2014. Научные сочинения. Т. 1. Образование и преобразование органических существ (морфология). М.: КМК. 696 с.
- Григорьева В.В., Брицкий Д.А., Коробков А.А., 2018. Морфология пыльцевых зерен видов рода *Artemisia* (Asteraceae) Дальнего Востока России // Бот. журн. Т. 103. № 10. С. 1255–1264. <https://doi.org/10.7868/S0006813618100046>
- Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., Семенов А.Н., Брицкий Д.А., 2019. Морфологическая изменчивость пыльцы представителей рода *Nicotiana* (Solanaceae) // Бот. журн. Т. 104. № 6. С. 900–917. <https://doi.org/10.1134/S0006813619060061>
- Кренке Н.П., 1933–1935. Феногенетическая изменчивость // Сборник работ отделения фитоморфогенеза. Т. I. М.: Изд. Биол. ин-та им. Тимирязева. С. 11–415.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А., 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л.: Наука. 84 с.
- Любищев А.А., 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 376 с.
- Мейен С.В., 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. Т. 39. № 4. С. 495–508.
- Павлинов И.Я., 2023. Проблема вида в биологии. Истоки и современность. М.: Т-во науч. изд. КМК. 216 с.
- Пожидаев А.Е., 1989. Структура экзины пыльцевых зерен представителей сем. Lamiaceae // Бот. журн. Т. 74. № 10. С. 1410–1422.
- Пожидаев А.Е., 2009. Структура многообразия морфологического признака на примере расположения апертур пыльцы цветковых и естественная упорядоченность биологического многообразия. Или – что такое многообразие (описание и интерпретация) // Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций. Тр. ЗИН РАН. Приложение № 1. М.: КМК. С. 151–182.
- Пожидаев А.Е., 2015. Рефренная структура биологического многообразия и теория филогенеза // Палеоботанический временник. Т. 2. С. 115–127.
- Пожидаев А.Е., Григорьева В.В., Семенов А.Н., 2023. Структура естественной изменчивости палиноморфологических признаков на примере некоторых видов *Nierenbergia* и *Bouchetia* (Solanaceae) и естественная система биомногообразия // Журн. общ. биологии. Т. 84. № 4. С. 279–295. <https://doi.org/10.31857/S0044459623040061>
- Пожидаев А.Е., Григорьева В.В., Семенов А.Н., 2024. Структура индивидуальной изменчивости палиноморфологических признаков рода *Cestrum* (Solanaceae Juss.). Типичная форма и отклонения (морфозы) // Журн. общ. биологии. Т. 85. № 3. С. 207–229.
- Пожидаев А.Е., Петрова Н.В., 2022. Структура изменчивости палиноморфологических признаков внутри рода *Galeopsis* L. Hjl. (Lamiaceae) и за его пределами в связи с идеей дивергентной морфологической эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 3. С. 151–169. <https://doi.org/10.31857/S004445962203006X>
- Телицына И.В., Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., Гаврилова О.А., Шванова В.В., 2019. Морфология пыльцевых зерен некоторых видов рода *Polygala* (Polygalaceae) флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 104. № 7. С. 1110–1121. <https://doi.org/10.1134/S0006813619050168>
- Свасьян К.А., 2001. Философское мировоззрение Гете. М.: Evidentis. 219 с.
- Сладков А.Н., 1967. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Наука. 275 с.
- Чайковский Ю.В., 2004. О природе случайности. М.: Центр системных исследований. 280 с.
- Чайковский Ю.В., 2018. Автопозз. Опыт пособия тем, кто хочет понять эволюцию живого. М.: КМК. 560 с.
- Шелудякова М.Б., Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., 2017. Морфология пыльцевых зерен представителей рода *Scrophularia* (Scrophulariaceae) // Бот. журн. Т. 102. № 3. С. 361–379.
- Airapetyan A.M., 2008. Features of the exine ornamentation of pollen grains in the family Solanaceae Juss. I. The simple types of ornamentation // Nat. Sci. V. 2. № 11. P. 46–50.
- Albert B., Matamoro-Vidal A., Prieu C., Nadot S., Till-Bottraud I., et al., 2022. A review of the developmental processes and selective pressures shaping aperture pattern in angiosperms // Plants. V. 11. Art. 357. <https://doi.org/10.3390/plants11030357>
- Blackmore S., Crane P.R., 1998. The evolution of apertures in the spores and pollen grains of embryophytes // Reproductive Biology / Eds Owens S.J., Rudall P.J. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 159–180.
- Campo M., van, 1976. Patterns of pollen morphological variation within taxa // The Evolutionary Significance of the Exine / Eds Ferguson I.K., Muller J. L.: Academic Press. P. 125–137.
- Cope E.D., 1896. Primary Factors of Organic Evolution. Chicago: Open Court. 547 p.
- D'Arcy W.G., 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography // Solanaceae II. Taxonomy, Chemistry, Evolution / Eds Hawkes J.G., Lester R.N., Nee M., Estrada N. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 75–138.
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyn P.H., 1993. Pollen aperture polymorphism and gametophyte performance in *Viola diersifolia* // Evolution. V. 47. № 4. P. 1080–1093.
- Gavrilova O., Britski D., Grigorieva V., Tarasevich V., Pozhidaev A., Leunova V., 2018. Morphology of pollen of representatives of the genus *Euonymus* (Celastraceae) // Turczaninowia. T. 21. № 4. С. 188–206.

- Erdtman G., 1952. Pollen Morphology and Taxonomy: Angiosperms. Stockholm: Almquist and Wiksell. 539 p.
- Estrada E., Martínez M., 1998. *Physalis* (Solanaceae) and allied genera: *Tzeltalia*, a new genus from the highlands of southern Mexico and northwestern Guatemala // Brittonia. V. 50. № 3. P. 285–295.
- Feng S., Jiang M., Shi Y., Jiao K., Shen C., et al., 2016. Application of the ribosomal DNA ITS2 region of *Physalis* (Solanaceae): DNA barcoding and phylogenetic study // Front. Plant Sci. V. 7. Art. 1047. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01047>
- Ferguson M.C., Coolidge E.B., 1932. A cytological and a genetic study of *Petunia*. IV. Pollen grains and method of studying them // Am. J. Bot. V. 19. № 7. P. 644–658.
- Hendrych R., 1989. *Physalis alkekengi* in Europa und in der Tschechoslowakei besonders // Acta Univ. Carolinae. Biol. V. 33. P. 1–42.
- Henry D.R., 1958. Morphological studies of diploid and autotetraploid plants of *Physalis pruinosa* L. PhD Thesis. Ohio. 90 p.
- Hofmann C.-C., Zetter R., 2007. Upper Cretaceous pollen flora from the Vilui Basin, Siberia: Circumpolar and endemic Aquilapollenites, Manicorpus and Azonia species // Grana. V. 46. P. 227–249.
- In Memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель, 2007. М.: ГЕОС. 348 с.
- Laws H.M., 1965. Pollen grain morphology of polyploid *Oenotheras* // J. Heredity. V. 56. № 1. P. 18–21.
- Martínez M., 1998. Revision of *Physalis* section *Epeteiorhiza* // Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México. Bot. V. 69. № 2. P. 71–117.
- Martínez M., 1999. Infrageneric taxonomy of *Physalis* // Solanaceae IV: Advances in Biology and Utilization. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 275–283.
- Meyen S.V., 1973. Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. V. 39. № 3. P. 205–260.
- Murry L.E., Eshbaugh W.H., 1971. A polynological study of the Solaninae (Solanaceae) // Grana. V. 11. № 2. P. 65–78.
- Najčevska C.M., Speckmann G.J., 1968. Numbers of chloroplasts and pollen grain pores in diploid and tetraploid varieties of some *Trifolium* species // Euphytica. V. 17. № 3. P. 357–362.
- Olmstead R.G., Bohs L., Migid H.A., Santiago-Valentin E., Garcia V.F., Collier S.M., 2008. A molecular phylogeny of the Solanaceae // Taxon. V. 57. P. 1159–1181.
- Perveen A., Qaiser M., 2007. Pollen morphology of family Solanaceae from Pakistan // Pak. J. Bot. V. 39. № 7. P. 2243–2256.
- Pozhidaev A.E., 1992. The origin of three- and sixcolpate pollen grains in the Lamiaceae // Grana. V. 31. № 1. P. 49–52.
- Pozhidaev A.E., 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of angiosperm pollen // Grana. V. 32. № 2. P. 79–85. <https://doi.org/10.1080/00173139309429457>
- Pozhidaev A.E., 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics // Grana. V. 34. № 1. P. 10–20. <https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Pozhidaev A.E., 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 104. № 1. P. 67–83. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(98\)00045-1](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(98)00045-1)
- Pozhidaev A.E., 2000a. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 2. Formation of polycolpate patterns and pseudoaperture geometry // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 109. P. 235–254. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(99\)00057-3](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(99)00057-3)
- Pozhidaev A.E., 2000b. Pollen variety and aperture patterning // Pollen and Spores: Morphology and Biology. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 205–225.
- Pozhidaev A.E., 2002. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 3. A family-based study of Krameriaceae // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 127. № 1. P. 1–23. [https://doi.org/10.1016/S00466667\(02\)00251-8](https://doi.org/10.1016/S00466667(02)00251-8)
- Rydberg P.A., 1896. The North American species of *Physalis* and related genera // Mem. Torrey Bot. Club. V. 4. P. 297–372.
- Shishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov S., Demchenko K., et al., 2019. Metabolic alterations in male-sterile potato as compared to male-fertile // Metabolites. V. 9. № 2. Art. 24. <https://doi.org/10.3390/metabo9020024>
- Simpson B.B., 1989. Krameriaceae // Flora Neotropica. V. 49. № 4. P. 1–109.
- Till-Bottraud I., Mignot A., Paepe R., de, Dajoz I., 1995. Pollen heteromorphism in *Nicotiana tabacum* (Solanaceae) // Am. J. Bot. V. 82. № 8. P. 1040–1048.
- Walker J.W., Doyle J.A., 1975. The bases of angiosperms phylogeny: Palynology // Ann. Miss. Bot. Gard. V. 62. № 3. P. 664–723. <https://doi.org/10.2307/2395271>
- Wang R., 2014. A new combination in *Alkekengi* (Solanaceae) for the Flora China // Phytotaxa. V. 178. № 1. P. 59–60.
- Whitson M., Manos P.S., 2005. Untangling *Physalis* (Solanaceae) from the physaloids: A two-gene phylogeny of the Physalinae // Syst. Bot. V. 30. № 1. P. 216–230. <https://doi.org/10.1600/0363644053661841>
- Zamora-Tavares M., Martínez M., Magallón M., Guzmán-Dávalos L., Vargas-Ponce O., 2016. *Physalis* and physaloids: A recent and complex evolutionary history // Mol. Phylogen. Evol. V. 100. № 7. P. 41–50.
- Zhang Z.-Y., Lu A.-M., 1995. Pollen morphology of *Physalis* (Solanaceae) in China and its systematic significance // Cathaya. V. 7. P. 63–74.

The structure of individual variability of pollen morphological features of the genus *Physalis* L. (Solanaceae) and methods of its interpretation (genesis or morphoses)

A. E. Pozhidaev*, V. V. Grigoryeva**, A. N. Semenov***

Komarov Botanical Institute, RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376 Russia

*E-mail: pae62@mail.ru

**E-mail: mikhailov_val@mail.ru

***E-mail: grigorieva@binran.ru

The morphology of pollen grains in samples of 42 species of the genus *Physalis* L. was studied using light and electron scanning microscopes. Pollen is morphologically fairly uniform. Although the intrageneric subgroups (subgenera and sections) are heterogeneous in terms of pollen morphology, it is not possible to draw boundaries between them, since the same variants of characters are found in different subgenera and sections. SEM-detected sculpture details are good additional features for the characterization of some species. The pollen of *P. alkekengi*, sometimes isolated as a monotypic subgenus *Physalis*, or a separate genus, slightly differs from all other *Physalis* in micro-verrucate-echinate sculpture. In samples of 19 species (44% of those studied), various rare pollen forms deviating from the typical ones in the number and arrangement of apertures were found. On the example of morphological features of pollen of the genus *Physalis* and other unrelated taxa, the properties of the complete individual variability of the gametophyte generation are described as an extreme model (having maximum completeness with minimal complexity) for studying the properties of variability. A non-typological description and interpretation of the observed properties of individual morphological variability is given. The own properties of variability (continuity, transitive ordering, parallelism) are described and are not fully provided for in the typological and phylogenetic approach, in which the genus-species discrete-hierarchical ordering of biodiversity is considered universal. The described properties of variability show that during asexual reproduction in the gametophyte generation of pollen (ontologically complete and genetically uniform; haploid, unicellular, spherical living bodies), the ancestral type of organization is not inherited (the typical form is taxon-specific, physiologically normal, adaptive, functional), but with a certain frequency in the generation (in the absence of genetic variability), morphosis arise (form rebirth – non-inherited, but regularly occurring variability), which add up to the series of metamorphosis. In the full generation of the genealogical line, there is not the genesis of the form (generation, the emergence of one form from another), but morphosis (rebirth of the form, change in generic characteristics, archetype, body scheme, without changing the species characteristics). Individual variability can be described as metamorphosis, the fluidity of an individual form, according to J.W. Goethe (complete sets of morphoses, forming a continuous and successive morphological series of living bodies between various typical forms), or the indeterminacy of discrete forms in a continuous series of variability.

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

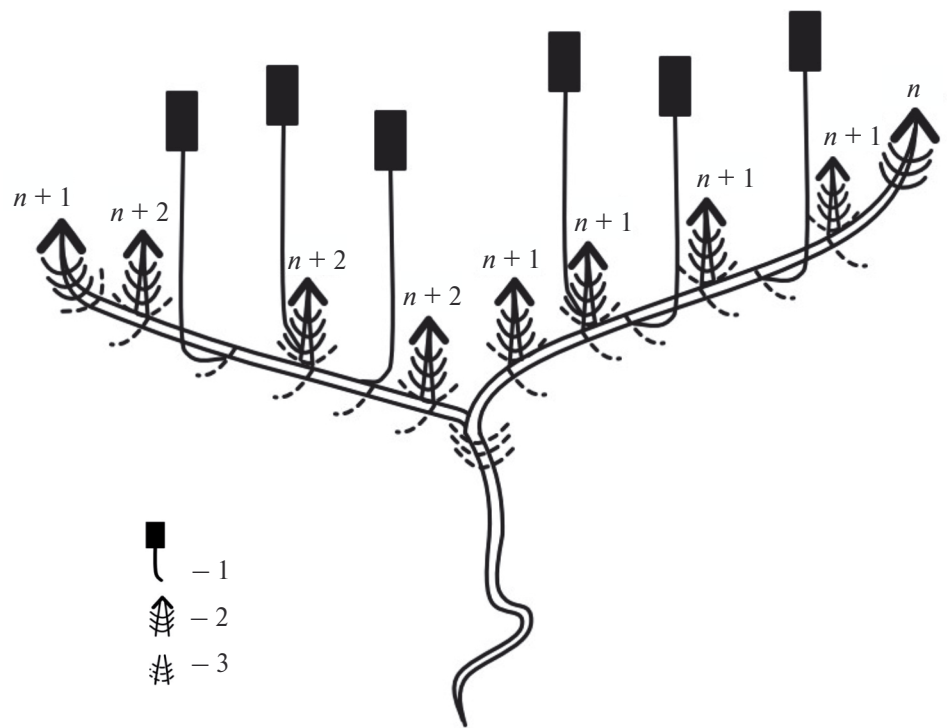


Рис. 1. Схема строения побегов *C. arctica*: 1 – монокарпический побег; 2 – облиственный побег розеточного типа; 3 – побег розеточного типа с отмершими листьями. $n, n + 1, n + 2$ – порядок ветвления осей побега.

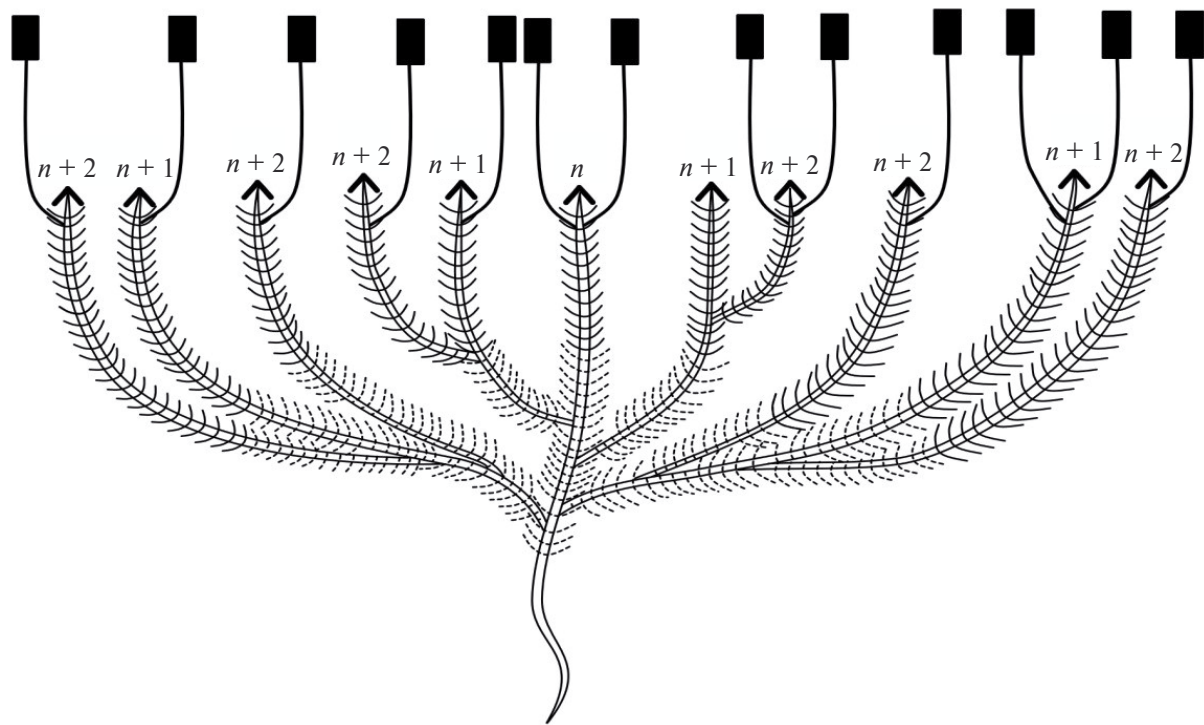


Рис. 2. Схема строения побегов *C. baldaccii*.

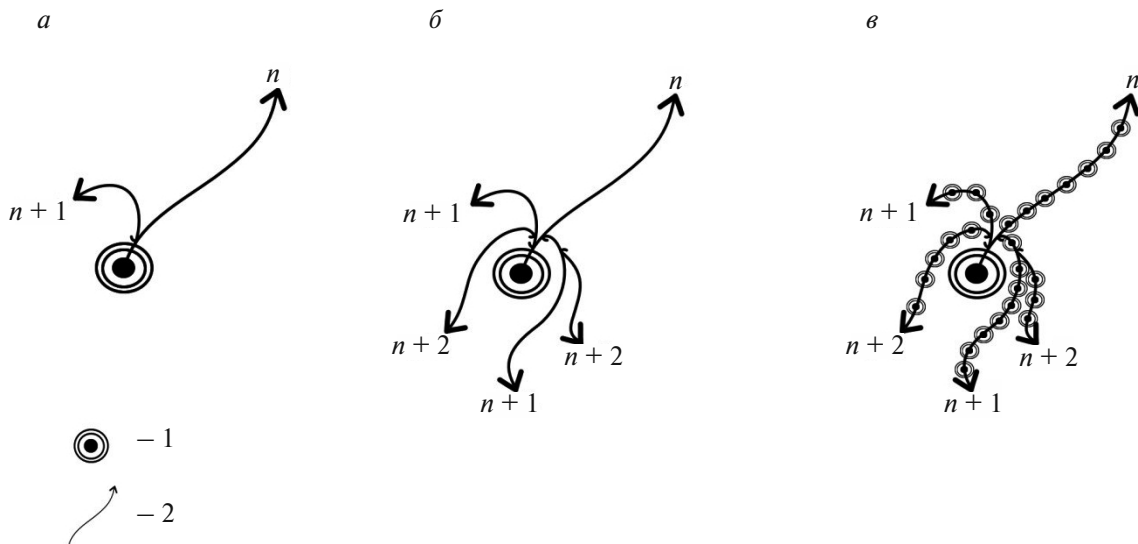


Рис. 3. Схема образования подушки *C. baldaccii*: а, б — нарастание плагиотропных побегов в радиальном направлении от центра к периферии, в — формирование пазушных апогеотропных розеточных побегов. 1 — розеточный побег, 2 — безрозеточный побег.

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

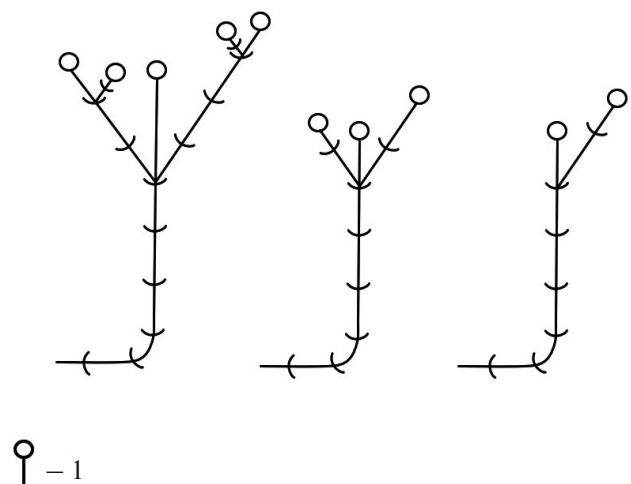
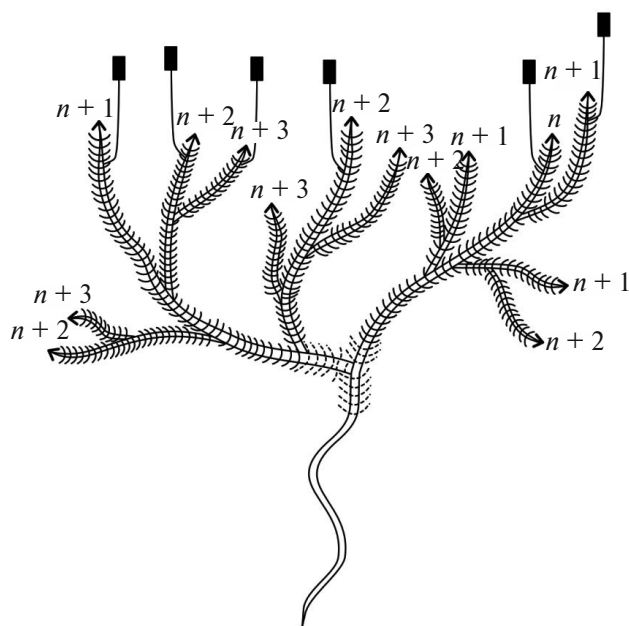


Рис. 4. Схема строения МК *C. baldaccii*. 1 — цветок.

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.

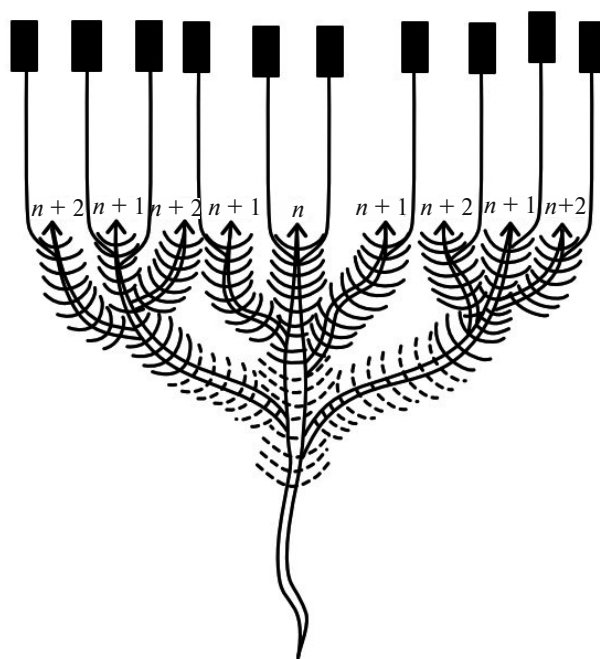
МК устроены крайне просто и имеют либо одиночный цветок с прицветничками, либо два цветка в составе монохазия или три в составе дихазия. Соцветия брактеозные. МК

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

моноциклические и развиваются из пазушных почек розеточного побега.

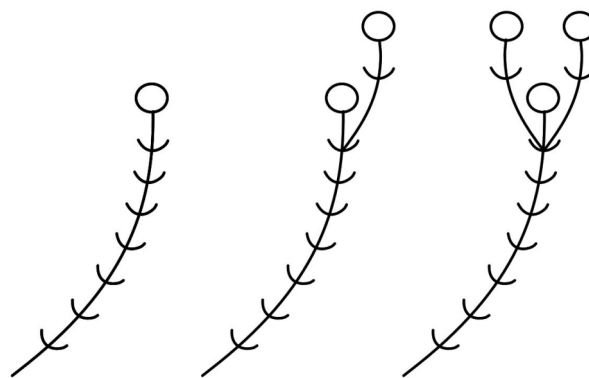
***C. doerfleri*.** Растение в процессе развития образует плотную подушку, состоящую из густо олиственных побегов. Отмершие листья сохраняются на стеблях в основании побегов. Нарастание моноподиальное, однако на ранних этапах онтогенеза из пазушных почек на побеге первого порядка (n) появляются побеги 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 плагитропно, одновременно с этим из пазушных почек образуются апогеотропные розеточные побеги ($n+1$). Вегетативное разрастание осуществляется за счет плагитропных моноподиально нарастающих

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

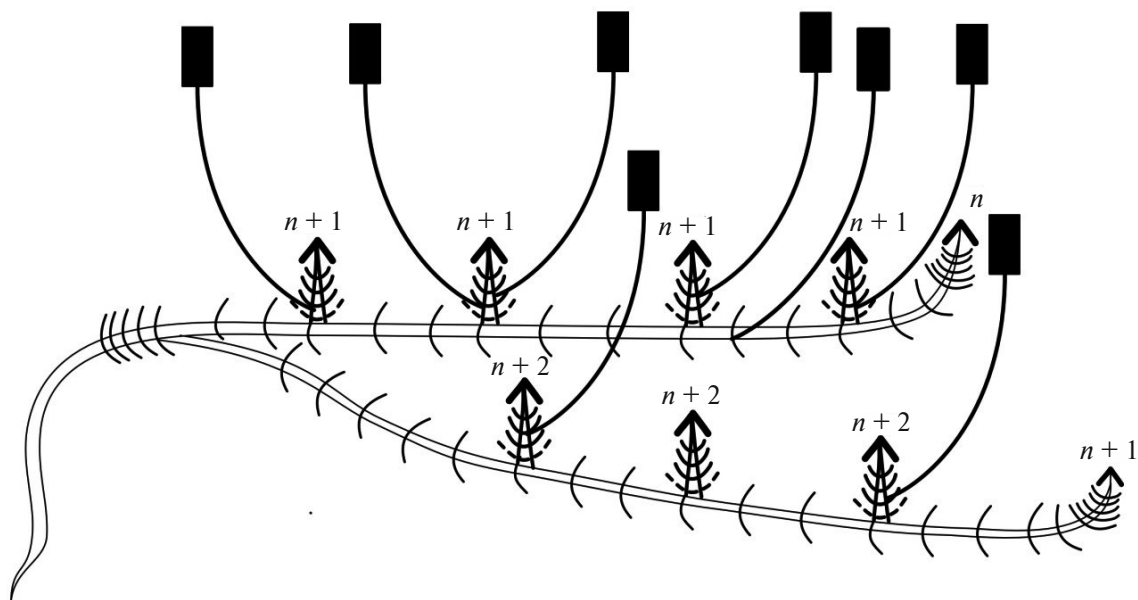


Рис. 8. Схема строения побегов *C. garckeana*.

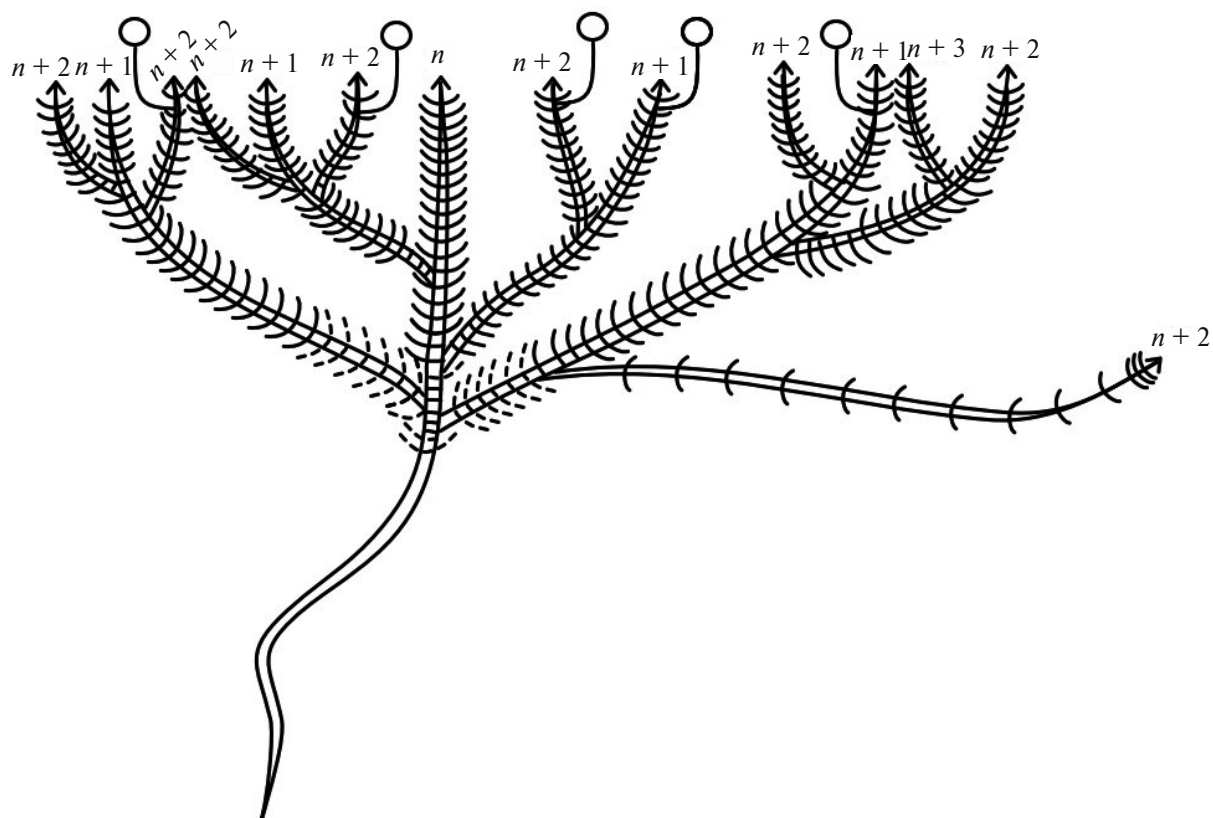


Рис. 9. Схема строения побегов *C. sedoides*.

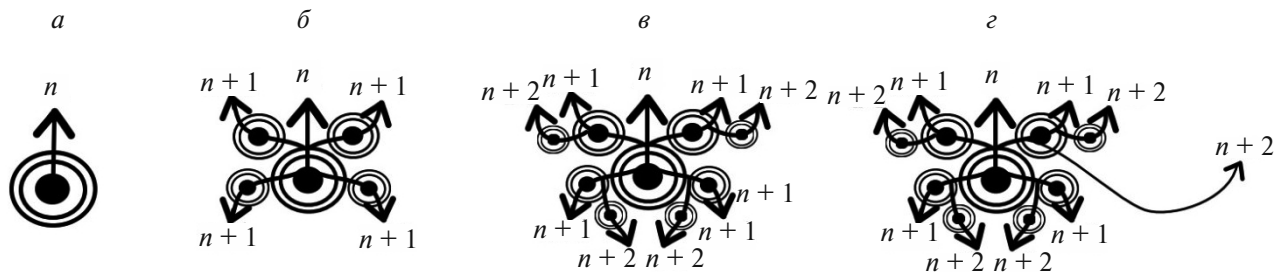


Рис. 10. Схема образования подушки *C. sedoides*: а – формирование побегов розеточного типа, б, в – развитие побегов с укороченными междоузлиями, г – формирование плагиотропного полурозеточного побега.

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	Моноподиальная розеточная	Моноподиальная плагиотропно-полурозеточная – ортотропно-розеточная	Моноподиальная розеточная	Моноподиальная розеточная	Моноподиальная плагиотропно-полурозеточная – ортотропно-розеточная	Моноподиальная 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 ортотропных 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 ортотропных розеточных побегов	Центробежное разрастание с редким появлением радиально направленных боковых специализированных побегов полурозеточного типа
МК	Моноциклические, просто устроенные, ортотропные	Дициклические, анизотропные	Моноциклические, просто устроенные, ортотропные	Дициклические, ортотропные	Дициклические, анизотропные	Моноциклические, ортотропные

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.