

Параллельная изменчивость цветка в разных трибах семейства Boraginaceae

Parallel variability of the flower in different tribes of the Boraginaceae family

Никифорова О. Д.

Nikiforova O. D.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: Nikiforovansk@yandex.ru
Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. Обсуждается закон Н.И. Вавилова «Гомологические ряды в наследственной изменчивости» и возможности его применения в таксономии семейства Boraginaceae. На основании анализа признаков венчика цветка в родах *Mertensia* Roth, *Myosotis* L. s. str., *Anchusa* L. а также в трибах *Boragineae*, *Myosotideae* Reichenb. и *Asperugeae* Zakirov ex Ovczinnikova доказано, что признаки венчика являются варьирующими и легко разделяются на два состояния (фена) – «брахиморфный венчик» и «мезоморфный венчик». Оказалось, что при сходном типе эремов признаки венчика проявляют параллельную изменчивость в родах и трибах семейства. На примерах видов *Strophostoma involucratum* (Stev.) O. D. Nikif. (= *Trigonocaryum involucratum* (Stev.) Kusn.), *Brachybotrys paridiformis* Maxim. и *Stephanocaryum dschagastanica* (Regel) O. D. Nikif. (= *Mertensia dschagastanica* Regel) показана прогностическая ценность закона Вавилова, позволяющая вести целенаправленный поиск родственных таксонов. Молекулярно-генетические данные являются неоспоримыми помощниками для выявления параллельной изменчивости признаков в таксонах разного ранга семейства Boraginaceae.

Ключевые слова. Брахиморфный венчик, гомологичная изменчивость, мезоморфный венчик, параллелизм изменчивости, семейство Boraginaceae, *Anchusa*, *Mertensia*, *Myosotis*.

Summary. The law of N. I. Vavilov “Homological series in hereditary variability” and the possibility of its application in the taxonomy of the Boraginaceae family are discussed. Based on the analysis of the characters of the flower corolla in the genera *Mertensia* Roth, *Myosotis* L. s. str., *Anchusa* L. as well as in the tribes *Boragineae*, *Myosotideae* Reichenb. and *Asperugeae* Zakirov ex Ovczinnikova, it was proved that the features of the corolla are variable and can be easily divided into two states (phenes) – “brachymorphic corolla” and “mesomorphic corolla”. It turned out that with a similar type of eremi, the corolla characters show parallel variability in the genera and tribes of the family. On the examples of the species *Strophostoma involucratum* (Stev.) O. D. Nikif. (= *Trigonocaryum involucratum* (Stev.) Kusn.), *Brachybotrys paridiformis* Maxim. and *Stephanocaryum dschagastanica* (Regel) O. D. Nikif. (= *Mertensia dschagastanica* Regel) shows the predictive value of Vavilov’s law, which allows a targeted search for related taxa. Molecular genetic data are indisputable helpers for identifying parallel variability of characters in taxa of different ranks of the Boraginaceae family.

Key words. *Anchusa*, Boraginaceae family, brachymorphic corolla, homologous variability, *Mertensia*, *Myosotis*, mesomorphic corolla, parallelism of variability.

К настоящему времени семейство Boraginaceae Juss. является одним из наиболее изученных семейств цветковых растений. В известной степени этому способствовала монографическая обработка семейства во «Флоре СССР» выдающимся русским ботаником М. Г. Поповым (1953а), а также его обобщающая монография «Опыт восстановления филогенетической истории семейства бурачниковые (Boraginaceae s. s.) на основе теоретических построений» (Попов, 1983), которые в дальнейшем дали толчок интенсивному и многостороннему изучению морфологии и генезиса таксонов. На данном этапе накоплен значительный материал по кариологии (Grau, 1964, 1965; Przywara, 1983; Stepankova, 1993; Selvi, Bigazzi, 2002 и др.), морфологии пыльцевых зерен (Аветисян, 1956; Grau, Leins, 1968; Земскова, Попова, 1991; Попова, Земскова, 1995; Bigazzi, Selvi, 1998; Овчинникова, 2001; Никифорова, 2002, 2008б и др.), форме и скульптуре поверхности эремов (Selvi, Bigazzi, 1998; Никифорова, 2006, 2008а; Овчинникова, 2006, 2007а, 2007б; Каримов, Илларионова, 2018 и др.), морфологии рылец (Grau, Schwab, 1982;

Bigazzi, Selvi, 2000; Buys, 2001; Mehrabian et al., 2017 и др.), которые способствовали решению многих спорных вопросов таксономии.

С появлением молекулярно-генетических методов исследования начался новый этап изучения видов семейства Boraginaceae, изменивший представление о филогении многих таксонов (Långström, Chase, 2002; Winkworth et al., 2002; Hilger et al., 2004; Selvi et al., 2006; Weigend et al., 2010; Cohen, 2012, 2014; Nazaire, Hufford, 2012). Наиболее значимой является масштабная работа коллектива авторов, которые с учетом молекулярно-генетических данных пересмотрели систему семейства Boraginaceae, а также таксономический состав ряда триб, в том числе *Trigonotideae* Riedl, *Myosotideae* Reichenb., *Asperugeae* Zakirov ex Ovczinnikova и др. (Chacón et al., 2016).

Например, благодаря новым данным, определено родство и место в системе семейства Boraginaceae родов *Mertensia* Roth и *Anoplocaryum* Ledeb. Оказалось, что ближайшими родственниками рода *Mertensia* являются рода *Asperugo* L. и *Anoplocaryum*, а не род *Trigonotis* Stev. (триба *Trigonotideae* Riedl), как считали ранее Попов (1953a) и Н. Riedl (1968). Род *Anoplocaryum* определяли в трибу *Eritrichieae* (Benth. et Hook. f.) Gürke (Попов, 1953a; Овчинникова, 2007в), но согласно молекулярно-генетическим исследованиям, он вместе с родом *Mertensia* переведен в трибу *Asperugeae* подсемейства *Cynoglossoideae* Weigend., а род *Trigonotis* в трибу *Myosotideae* (Chacón et al., 2016). Таких примеров можно привести много. Возникает вопрос о правомерности изменения статуса таксонов и их положения в системе семейства на основании данных молекулярно-генетических исследований и существуют ли другие доказательства и методы, с помощью которых можно подтвердить или опровергнуть эти данные.

Цель данной работы – показать наличие параллельной изменчивости формы венчика цветка на примерах некоторых родов и триб семейства Boraginaceae, а также возможность использования в таксономических работах закона Н. И. Вавилова «Гомологические ряды в наследственной изменчивости». Показать, что молекулярно-генетические данные помогают выявить закономерности распределения морфологических и генетических признаков в таксонах разного ранга с позиций закона Н.И. Вавилова.

Теоретической основой для настоящего исследования послужил закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова, впервые опубликованный на русском языке в докладах на 3-м Всероссийском Селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. Затем в расширенном варианте на английском языке (Vavilov, 1922).

Использование закона Вавилова «Гомологические ряды в наследственной изменчивости» до сих пор считается мало реализуемой в систематике растений. Это связано с тем, что свой закон Вавилов продемонстрировал в основном на примерах признаков разных сортов видов культурных растений, которые большей частью хорошо прослеживаются растениеводами и генетиками в практике изучения и создания новых сортов.

Например, первый тезис закона был сформулирован на основании анализа огромного числа морфологических признаков разных сортов видов родов *Triticum* L., *Secale* L., *Hordeum* L. семейства Poaceae Barnhart – «Ближайшие генетические виды характеризуются параллельными и тождественными рядами признаков с такой правильностью, что, зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов»

Второй тезис, вытекающий из первого, Вавилов продемонстрировал на примерах параллельной изменчивости признаков в родах *Pisum* L., *Lathyrus* L., *Vicia* L., *Ervum* (триба *Fabeae* (= *Vicieae* Bronn.), *Fabaceae* Lindl.). Он состоит в следующем: «...не только генетически близкие виды, но и роды проявляют тождества в рядах генотипической изменчивости. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды, составляющие семейства».

Данное заключение подтверждает, что закон Вавилова с таким же успехом может быть использован при изучении систематики родов, триб и семейств, так как эти закономерности имеют всеобщий характер. Однако, как выяснилось позднее, попытки выявить эти закономерности и создать доказательную базу закона «Гомологические ряды в наследственной изменчивости» на уровне семейств или триб оказалось значительно сложнее. Как отмечал Д. И. Медников (1979а), систематики не спешили использовать закон гомологических рядов в своей практической деятельности. Ведь это означало коренную перестройку всех традиций, канонов и норм, потребовало разработки принципиально новых методов.

Частные указания систематиков на закономерности и параллелизмы изменчивости признаков в отдельных группах растений и животных показывают широкую распространенность этого явления. Многочисленные примеры обсуждаются в работах известного пропагандиста идей Вавилова профессора МГУ Д. И. Медникова (1979а, б, 1980 и др.). В. В. Зуев (2002) показал возможность применения закона Вавилова при изучении родов семейства *Gentianaceae* Juss. Имеются указание на параллельную

изменчивость признаков плода и опушения листьев в роде *Galium* L. (Балде, 2013). Роль прогнозирующих возможностей закона гомологических рядов в наследственной изменчивости обсуждалась в работе А. А. Жученко (2012).

В законе гомологических рядов наследственной изменчивости Вавилов показал, что различные линнеоны, роды, семейства представлены огромным количеством варьирующих признаков. Отдельные варьирующие признаки, например, a, b, c, d, e, f, g, h, i, k и т.д. имеют различные выражения, т. е. свойства (или состояния) этих признаков, которые обозначены как $a_1, a_2, a_3, a_4 \dots, b_1, b_2, b_3, b_4$ и т. д. Окраска чешуй – это признак – a; белая окраска – a_1 , желтая – a_2 , красная – a_3 , серая – a_4 и т. д. являются выражением, или состояниями, или в современном понимании фенами признака «окраска чешуй».

По мнению Вавилова, линнеоны и роды соответственно отличаются не только этими признаками, но также и их специфической комплексной морфологической, физиологической и генетической природой. Эти специфические различия были названы радикалами. Могут быть радикалы видов, родов и целых семейств. Например, три близких, родственных линнеона одного рода будут иметь следующие выражения их особенностей морфологических и физиологических свойств:

$$L_1 (a + b + c + d + e + f + g + h + i + k + \dots),$$

$$L_2 (a + b + c + d + e + f + g + h + i + k + \dots),$$

$$L_3 (a + b + c + d + e + f + g + h + i + k + \dots).$$

L_1, L_2, L_3 – это радикалы, отличающие линнеоны один от другого; a, b, c ... – различные варьирующие признаки, как окраска, форма чешуй, листьев, стеблей. Н. И. Вавилов уточняет, что каждый из этих признаков сам по себе сложен и может быть соответственным образом разделен на большее или меньшее число морфологических и физиологических единиц: a_1, a_2, a_3 и т. д. Эта же формула может быть применена к различным родам, семействам, т.е. к таксонам разного ранга.

Под вариационным состоянием или варьированием признака часто понимают модификационную, а не наследственную изменчивость, что приводит к разногласию биологов на понимание природы качества признака. Варьирование признака – это его альтернативные и дискретные составляющие, обнаруживающие качественную природу признака. В зоологической, а иногда и в ботанической литературе, вариационные состояния признака (фены) называют вариациями или модальностями.

Приведем конкретные примеры варьирования признаков венчика в родах и трибах семейства Boraginaceae.

У видов семейства венчик обычно актиноморфный, сростнолепестный от колесовидного до трубчатого. Все существующее многообразие венчиков семейства легко разделяется на 2 типа – пасленовый и бурачниковый. Пасленовый тип характерен для маловидового, средиземноморского по происхождению, рода *Borago* L., *Trachystemon* D. Don и *Cystostemon* Balf. f., но в целом встречается у многовидового австрало-африканского рода *Trichodesma* R. Br. Остальные роды имеют венчик бурачникового типа, который по соотношению длины трубки и отгиба венчика условно можно разделить на три вариационных состояния (фена): брахиморфный, мезоморфный, долихоморфный (частный случай – булавовидный).

У брахиморфного венчика трубка короткая, не выступающая из чашечки и б. м. широкий, плоский, колесовидный отгиб, 5–10 мм диам., тычинки и столбик спрятаны в трубке венчика.

Мезоморфный венчик обычно крупный, 12–22(25) мм дл., имеет б. м. широкую и длинную трубку, значительно выступающую из чашечки, а отгиб равный или короче трубки, тычинки и столбик обычно выступают из трубки венчика. Долихоморфный венчик отличает длинная трубка, но отгиб отсутствует или слабо выражен и представлен зубчатыми краями, направленными вверх. Встречается в родах, относящихся к разным трибам семейства: *Onosma* L., *Cerinthe* L. (*Lithospermeae* DC.), *Symphytum* L. (*Boragineae*) *Rindera* Pall. (*Cynogossoideae*),

Рассмотрим изменчивость признаков венчика цветка у азиатско-североамериканского рода *Mertensia* Roth. Как ранее отмечено, род занимал спорное положение в системе семейства Boraginaceae и согласно молекулярно-генетическим данным, он переведен в трибу *Asperugeae* (Chacon et al., 2016). Род насчитывает свыше 45 видов (Никифорова, 2014а), из них большая часть (виды секций *Mertensia*, *Pterocarpeae* Попов ex O. D. Nikif., *Neuranthia* Williams) и подрода *Steenhammera* (Reichenb.) O. D. Nikif. имеют мезоморфный крупный венчик, 15–25 мм дл., с широкой трубкой, которая значительно длиннее чашечки, тычинки и столбик выступают из трубки венчика. Однако, три североамериканских вида родства *M. alpina* (Torr.) G. Don fil. (секция *Alpinae* O. D. Nikif.), имеют брахиморфный венчик, до 10 мм в диам., у которого трубка короткая, не превышает длину чашечки, тычинки и столбик спрятаны в трубке венчика. Как видно, в роде *Mertensia* форма венчика проявляет изменчивость и имеет, по крайней мере, два вариационных состояния (фена) венчика – брахиморфный венчик и мезоморфный

Обозначим признак «форма венчика» буквой **a**, его два дискретных (вариационных) состояния соответственно буквами **a₁** – брахиморфный венчик, **a₂** – мезоморфный венчик.

Запишем формулу, где символом **S** обозначена секция; **Ss** – подсекция; **Sg** – подрод.

G – *Mertensia* – 45 видов

S 1 – *Mertensia* (**a₂**) – 22 вида

S 2 – *Pterocarpeae* (**a₂**) – 3 вида

S 3 – *Neuranthia* (**a₂**) – 1 вид

S 4, Ss – *Alpinae* (**a₁**) – 3 вида

S 4, Ss *Virides, Lanceolatae* и др. (**a₂**) – 13 видов

Sg – *Steenhammera* (**a₂**) – 3 вида

Из формулы видно, что для большинства видов рода *Mertensia* характерен мезоморфный венчик (42 вида) и только 3 вида имеют брахиморфный венчик.

Важно отметить, что при изменчивой структуре венчика, признаки эремов (часть плода) и особенность прикрепления их к гинобазису являются константными. У видов рода гинобазис низкопирамидальный, эремы тетраэдрические или дорсивентрально сжатые, с выпуклой килеватой или реже прямой овальной спинкой, со сходящимися на брюшной стороне боками, поверхность шиповатая (Никифорова, 2008а). Оказалось, что они сходны с эремами азиатского рода *Anoplocaryum*, морфологию которых изучала С. В. Овчинникова (2007а). При этом род *Anoplocaryum* имеет брахиморфный венчик, был отнесен в трибу *Eritrichieae*, а род *Mertensia* – в трибу *Trigonotideae*. Молекулярно-генетические исследования подтверждают родство родов *Mertensia* и *Anoplocaryum* и правильность отнесения их в трибу *Asperugeae*. В современной системе триба *Asperugeae* включает 4 рода, из которых рода *Anoplocaryum*, *Asperugo*, *Memoremea* A. Otero, Jim. Mejias, Valcárcel et P. Vargas имеют брахиморфный венчик (у *Asperugo* он без сводиков), а род *Mertensia* – мезоморфный. Как видно, в родах трибы *Asperugeae* при одинаковой структуре плода и скульптуре поверхности эремов, встречаются два типа венчика, что является доказательством параллельной изменчивости признаков венчика в пределах трибы. Из проведенного исследования следует, что форма венчика не является определяющим признаком, и этот факт подтверждают молекулярно-генетические исследования. Как будет отмечено ниже, эти закономерности носят общий характер и проявляются в большинстве триб семейства.

Ранее отмечалось, что молекулярно-генетические исследования опровергли существующее мнение о родственных связях рода *Mertensia* с родом *Trigonotis* (Chacón et al., 2016). Действительно, по форме эремов и скульптуре поверхности виды рода *Trigonotis* существенно отличаются от видов рода *Mertensia*: они с брюшной стороны тетраэдрические, со спинной – яйцевидные, опушенные длинными мягкими волосками, перикарпий тонкий, хрупкий, кожистый; к гинобазису прикрепляется с помощью ножки (Никифорова, 2006). Зато сходный тип эремов имеет своеобразный маньчжурский вид монотипного рода *Brachybotrys* Maxim. – *B. paridiformis* Maxim. ex Olivier. (Никифорова, 2011). Но от видов рода *Trigonotis*, его отличает габитус и крупный, до 2,0 см дл., мезоморфный венчик. Молекулярно-генетические данные однозначно указывают, что *B. paridiformis* родственен роду *Trigonotis*, у видов которого брахиморфный венчик. Таким образом, форма венчика и внешний облик растения (габитус) являются признаками второстепенными по отношению к признакам эремов, что подтверждают молекулярно-генетические исследования.

Если рассматривать единственный вид рода *B. paridiformis* в составе рода *Trigonotis*, то мы имеем возможность наблюдать параллельную изменчивость формы венчика в роде *Trigonotis*, а также напомнить, что излишнее дробительство таксонов разного ранга на более мелкие и часто номоморфные структуры, в конечном счете, отвлекает от решения главной проблемы – выявления родственных связей таксона и познания его генезиса.

Вопрос, какие признаки цветка или плода важнее для систематики семейства Boraginaceae, в данном случае решается в пользу признаков плода. М. Г. Попов (1983), обсуждая вопрос приоритетности систем, построенных на признаках цветка (короллярные системы) и признаках плода (карпологические системы), не сделал однозначного вывода эффективности той или иной системы. В настоящее время, благодаря молекулярно-генетическим исследованиям, можно утверждать, что признаки венчика цветка являются варьирующими на уровне родов и триб и второстепенными по отношению к признакам плода. Признаки плода (форма гинобазиса, форма эремов) имеют высокий таксономический статус подсемейственного и трибного уровней, а форма скульптуры поверхности в большинстве случаев определяет родовой ранг.

Рассмотрим особенности распределения признаков венчика в бореальном роде *Myosotis* s. str. Род насчитывает около 100 видов, объединенных в 8 секций, для которых характерен брахиморфный венчик, но у трех европейских реликтовых видов из подсекции *Decumbentes* O. D. Nikif. секции *Sylvaticae* (Popov ex Riedl) Tzvelev венчик имеет тенденцию к мезоморфности – трубка венчика превышает длину чашечки, а тычинки и столбик выставляются из нее (Никифорова, 2001). В целом, мезоморфный тип венчика характерен для австрало-новозеландских видов рода *Exarrhena* R. Br., который близкородствен роду *Myosotis*. Данный факт явился одним из аргументов для доказательства гибридной природы бореального рода (Никифорова, 2000). М. Г. Попов утверждал, что параллелизмы признаков в разных трибах семейства являются следствием древней гибридизации, происходящих в разных филиях семейства (Попов, 1983).

Род *Anchusa* L., в объеме принятом во «Флоре СССР», включал 4 секции, которые в настоящее время признаны самостоятельными родами. Виды типовой секции имеют мезоморфный тип венчика (a_2), секции *Cynoglottis* Guşul. (= род *Cynoglottis* (Guşul) Vural et Kit Tan.), *Buglossum* (Gaertn.) Reichenb., *Buglosellum* Guşul. – брахиморфный (a_1). Как видно, в роде *Anchusa* s. l. также наблюдается гомологичная изменчивость венчика и параллелизм признаков с другими родами.

Эта же закономерность хорошо прослеживается в других родах трибы *Boragineae*. Триба *Boragineae* наиболее естественна по составу родов, так как изначально формировалась по признакам эремов, заметно отличающихся от видов других триб: они имеют выраженное кольцо прикрепления к гинобазису, а также наличием или отсутствием белой карункулы.

В настоящее время триба *Boragineae* насчитывает около 17 родов, но, по моему мнению, часть родов, особенно включающие только однолетние виды, являются искусственными. В целом для родов трибы характерно 4 типа венчика – брахиморфный (a_1), мезоморфный (a_2), долихоморфный (a_3) и пасленовый (a_4). Из них рода *Anchusa* L., *Nonea* Medic., *Lycopsis* L., *Pulmonaria* L., *Phyllocara* Guşul имеют мезоморфный венчик (a_2). Брахиморфный венчик (a_1) характерен для 7 родов, в том числе для рода *Brunnera* Steven. Долихоморфный венчик (a_3) встречается только в роде *Symphytum* L., а пасленовый тип (a_4) у родов *Borago* L., *Trachystemon* D. Don. Как видно, в трибе встречаются все 4 типа венчика, характерные для семейства.

Оказалось, что в типовой трибе *Boragineae* гомологичная изменчивость «брахиморфный – мезоморфный венчик» проявляет параллелизм с родами триб *Myosotideae*, *Lithospermeae* (часть родов), *Asperugeae* и др. Долихоморфный венчик гомологичен венчику в родах *Onosma*, *Cerinth* трибы *Lithospermeae*, а пасленовый тип роду *Trichodesma* трибы *Trichodesmeae* Zakirov ex Riedl. Таким образом, в трибе *Boragineae* при сходном типе плода встречаются разные типы венчика. Их гомологичная изменчивость проявляет параллелизм по отношению к разным родам и трибам семейства, что дает основание предположить древний возраст трибы.

Рассмотрим, как проявляется параллельная изменчивость признаков венчика в трибе *Myosotideae*. В современной системе состав трибы *Myosotideae* заметно расширился за счет включения родов *Trigonotis*, *Decalepidantus* Riedl (= *Pseudomertensia*) и др. (Chacón et al., 2016). К сожалению, авторы не провели внутритрибную классификацию, поэтому она оказалась не завершенной и требует дальнейшей систематизации. Ранее триба была более естественной и включала 4 рода, из них 3 рода – евразийский *Myosotis* s. str., юго-западноазиатский *Strophostoma* Turcz. и южноафриканский род *Gymnomyosotis* (A. DC.) O. D. Nikif. имеют брахиморфный тип венчика, а австрало-новозеландский род *Exarrhena* R. Br. – мезоморфный. При этом форма эремов у всех родов одинаковая, т. е. при одном типе плода форма венчика является изменчивой структурой.

В соответствии с ранее предложенными символами, обозначим рода трибы буквой **G**, признак «форма венчика» буквой **a**, тогда его два дискретных (вариационных) состояния (фены) обозначим буквами a_1 – брахиморфный венчик, a_2 – мезоморфный венчик; **b** – особенности (тип) прикрепления эрема к гинобазису: b_1 – ареолой, b_2 – карункулой; **c** – форма пыльцевого зерна (п. з.): c_1 – п. з. мелкие, коконообразные, 6-бороздно-3-оровые из них 3-оровые борозды равномерно чередуются с безоровыми бороздами; c_2 – п. з. крупные, сфероидальной или сфероидально-эллипсоидальной формы, 8–10-бороздно-4–5(6)-оровые.

Используя выше приведенные символы, составим формулу родов трибы *Myosotideae*:

G_1 – *Myosotis* s. str. ($a_1 + b_1 + c_1 + \dots$)

G_2 – *Strophostoma* ($a_1 + b_2 + c_1 + \dots$)

G_3 – *Gymnomyosotis* ($a_1 + b_1 + c_2 + \dots$)

G_4 – *Exarrhena* ($a_2 + b_1 + c_2 + \dots$)

r

Видно, что в трибе *Myosotideae* признаки **a**, **b**, **c** являются варьирующими. Но общим признаком, т.е. радикалом этих родов (ранг трибы) или в современной системе, возможно, ранг подтрибы являются признаки эремов.

Формула трибы будет иметь следующий вид: $T (G_1 + G_2 + G_3 + G_4)$, где символом **T** обозначен радикал трибы. **T** – эремы гладкие, блестящие, темно-коричневые, прямые эллиптические со слегка вытянутой верхушкой, в сечении плоско трехгранные, с широкой округлой спинкой, с брюшным килем разной степени выраженности. В трибе *Myosotideae* род *Strophiosoma* отличается наличием карункулы у эремов, но в целом она характерна для части видов типовой трибы *Boragineae*, у видов которой совершенно другая форма эремов. Значит, признак «наличие карункулы» проявляет изменчивость, т.е. имеет вариационные состояния на трибном уровне.

Анализируя эту формулу, легче понять многие ошибки систематиков. Как отмечал Б. М. Медников (1979а), если систематик примет варьирующий признак за видовой радикал, (вынесет его за скобки), он тем самым отделит все другие формы вида. Эта обычная ошибка систематиков–дробителей. И, наоборот, поскольку варьирующий признак может быть обнаружен у представителей другого линейона (таксона), есть опасность представителей разных видов объединить в один.

По этому поводу приведем пример, который дает понимание важности знания закона Вавилова о гомологичных рядах и параллельной изменчивости признаков.

Монотипный род *Trigonocaryum* Tratt. М. Г. Попов во «Флоре СССР» отнес к трибе *Anchuseae* (= *Boragineae*) из-за наличия у эремов карункулы (белого мясистого придатка), которым он прикрепляется к плоскому гинобазису. Однако основным диагностическим признаком трибы *Boragineae* является наличие у эрема базального кольца в месте прикрепления его к гинобазису, а не карункулы, которая имеется не у всех родов трибы.

У вида *T. involucreatum* (Stev.) Kusn.) эремы без базального кольца, блестящие, гладкие, с тонким, хрупким перикарпием (Никифорова, 2006). В целом, данный тип эремов характерен для видов рода *Myosotis* и близких ему родов из трибы *Myosotideae*. Оказалось, что карункула эрема *T. involucreatum* морфологически близка и сходна с таковой видов рода *Strophiosoma* Turcz. Однако последний ряд авторов подчиняют роду *Myosotis* в качестве подрода или секции, а род *Trigonocaryum* относят к другой трибе. На близкое родство рода *Trigonocaryum* с родами трибы *Myosotideae*, особенно роду *Strophiosoma*, показывают признаки цветка и п. з. Не противоречат нашим выводам молекулярно-генетические исследования, проведенные группой авторов (Chacón et al., 2016). Полученные ими данные убедительно показывают родство *T. involucreatum* роду *Strophiosoma*, в частности, *S. sparsiflorum* (Mikan ex Pohl) Turcz. Поэтому мы считаем, что *T. involucreatum* является частью рода *Strophiosoma* (Никифорова, 2017). В данном случае ошибка систематиков заключалась в том, что варьирующий признак, «наличие карункулы у эремов», был принят за признак трибного уровня и, соответственно, был включен в трибу *Boragineae*, у видов которого он более распространен.

Важность знания закона Н. И. Вавилова «Гомологические ряды в наследственной изменчивости» и вытекающее из него правило параллельной изменчивости признаков помогает найти аргументы для решения вопросов родства таксонов, занимающих неясное положение в системе семейства *Boraginaceae*. Одним из таких таксонов является вид *Mertensia dschagastanica* Regel. Особенности его морфологии и таксономии подробно обсуждаются в статье (Никифорова, 2014б).

M. dschagastanica редкий памиро-алайско-тянь-шаньский вид, габитуально сходен с алтайскими видами рода *Mertensia*. У *M. dschagastanica* венчик мезоморфный, 15–17 мм дл., с широкой длинной трубкой и коротким отгибом, столбик и пыльники выставляется из трубки венчика, листья розетки вегетативных побегов почковидные или округло-яйцевидные на длинных тонких черешках.

М. Г. Попов (1953а, б) *M. dschagastanica* включил в состав рода *Mertensia* в качестве монотипной секции *Mertensianthe* Роров., при этом подчеркнул, что, несмотря на мертенсиевый облик, по форме эремов он существенно отличается от других видов рода. М. Г. Попов писал: «Среднеазиатский припамирский вид [*M. dschagastanica*], географически далеко удаленный от сибирских видов основной секции, резко отличается от представителей последней совершенно особыми, кубарчатыми и на верхушке крылатыми орешками [эремами], напоминающими орешки припамирского рода *Stephanocaryum* Роров» (Попов, 1951, с. 251). Исследования С. В. Овчинниковой (2007а) уточнили морфологию эремов видов рода *Stephanocaryum*. Сравнительно-морфологический анализ эремов показал, что два вида рода *Stephanocaryum* – *S. olgae* Роров и *S. popovii* Kamelin, имеют сходный с *M. dschagastanica* тип эремов (Никифорова, 2014б), но при этом у них брахиморфный венчик, 7–8 мм диам., с короткой трубкой и колесовидным отгибом, столбик короткий и спрятан в трубке венчика, пыльники на очень коротких ни-

тях и расположены ниже сводиков. Обнаружив сходство эремов *M. dschagastanica* и *S. olgae*, Попов сам оказался под влиянием «гипноза цветка», определив эти таксоны не только в разные роды, но и разные трибы: *M. dschagastanica* в составе рода *Mertensia* – к трибе *Trigonotideae*, а *S. olgae* – к трибе *Eritrchieae* (Попов, 1953а).

Таким образом, в семействе Boraginaceae имеются три вида: *M. dschagastanica*, *S. olgae* и *S. popovii* со сходной морфологией эремов, но различными типами венчика, а именно у первого вида цветки крупные, мезоморфного типа, в рыхлых зонтиковидных завитках; у остальных – более мелкие, брахиморфного типа, в рыхлых облиственных кистях. Данный случай является еще одним примером, когда при одинаковом типе плода проявляется вариационная изменчивость признаков венчика цветка и, согласно закону параллельной изменчивости, *M. dschagastanica* следует считать близкородственным видом роду *Stephanocaryum* (Никифорова, 2014б). К сожалению, до сих пор отсутствуют молекулярно-генетические исследования *M. dschagastanica* и видов рода *Stephanocaryum*, которые поставили бы последнюю и утвердительную точку, доказывающую родство видов, у которых разный тип венчика и габитус.

Отмечаю, что в таксономии семейства Boraginaceae главными и определяющими признаками родового ранга являются не признаки цветка, а признаки эремов. Виды со сходной морфологией плодов являются видами близкого родства и должны относиться к одному таксону.

Приведенные выше примеры иллюстрирует прогностическое значение закона Н. И. Вавилова и подтверждают один из главных тезисов закона, что виды и роды генетически близкие между собой характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что зная ряд форм для одного вида можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее тождество в рядах их изменчивости.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян Е. М.** Морфология микроспор бурачниковых // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1956. – Т. 10. – С. 7–65.
- Балде Е. А.** Род *Galium* L. (Rubiaceae Juss.) в Азиатской России (систематика, карпология, хорология): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2013. – 16 с.
- Вавилов Н. И.** Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Докл. III Всерос. съезда селекционеров. – Саратов, 1920. – 16 с.
- Жученко А. А.** Роль прогнозирующих возможностей закона гомологических рядов в наследственной изменчивости при адаптивно значимых и хозяйственно ценных гендоноров // Известия ТСХА, 2012. – Вып. 4. – С. 28–38.
- Земскова Е. А., Попова Т. Н.** Палиноморфологическое исследование рода *Onosma* (Boraginaceae) // Бот. журн., 1991. – Т. 76, № 9. – С. 1279–1291.
- Зуев В. В.** Проблема реальности в биологической таксономии. – Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т, 2002. – 192 с.
- Каримов В. Н., Илларионова И. Д.** Ультраскульптура поверхности плодов видов *Nonea* (Boraginaceae Juss.) флоры Азербайджана // Turczaninowia, 2018. – Т. 21, № 1. – С. 66–80. DOI: 10.14258/turczaniniwia.21.1.8
- Медников Б. М.** Закон гомологических рядов в наши дни // Знание, 1979а. – № 2. – С. 33–37.
- Медников Б. М.** Закон гомологических рядов в наши дни // Знание, 1979б. – № 4. – С. 58–65.
- Медников Б. М.** Закон гомологической изменчивости. – М.: «Знание», 1980. – 64 с.
- Никифорова О. Д.** Бореальные секции рода *Myosotis* L. и их генезис // Turczaninowia, 2000. – Т. 3, № 1. – С. 5–24.
- Никифорова О. Д.** Система рода *Myosotis* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2001. – Т. 86, № 12. – С. 77–86.
- Никифорова О. Д.** Палиноморфологическое исследование рода *Myosotis* (Boraginaceae) и некоторых родственных ему родов // Бот. журн., 2002. – Т. 87, № 3. – С. 44–53.
- Никифорова О. Д.** Особенности ультраскульптуры поверхности эремов родов *Myosotis*, *Trigonotis*, *Trigonocaryum* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2006. – Т. 91, № 9. – С. 77–81.
- Никифорова О. Д.** Морфология и структура поверхности эремов видов рода *Mertensia* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2008а. – Т. 93, № 11. – С. 1749–1759.
- Никифорова О. Д.** Морфология пыльцевых зерен некоторых родов из триб *Trigonotideae* и *Myosotideae* (Boraginaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2008б. – № 1. – С. 37–51.
- Никифорова О. Д.** Значение признаков плодов для выявления степени родства некоторых критических таксонов трибы *Trigonotideae* (Boraginaceae) // Карпология и репродуктивная биология высших растений, посвящ. памяти профессора А. П. Меликяна: Матер. всеросс. конф. с межд. участием. – Москва, 2011. – С. 146–149.
- Никифорова О. Д.** Система рода *Mertensia* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2014а. – Т. 99, № 7. – С. 794–810.
- Никифорова О. Д.** Таксономия *Mertensia dschagastanica* и видов рода *Stephanocaryum* (Boraginaceae) // Turczaninowia, 2014б. – Т. 17, № 3. – С. 5–11. DOI: 10.14258/turczaniniwia.17.3.1

- Никифорова О. Д.** О таксономическом статусе рода *Trigonocaryum* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2017. – Т. 102, № 5. – С. 662–668. DOI: 10.1134/S0006813617050064.
- Овчинникова С. В.** Палиноморфология рода *Craniospermum* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2001. – Т. 86, № 12. – С. 44–50.
- Овчинникова С. В.** Особенности ультраструктуры поверхности плодов у видов подтрибы *Echinosperrinae* (триба *Eritrichieae*, Boraginaceae) // Бот. журн., 2006. – Т. 91, № 10. – С. 1545–1556.
- Овчинникова С. В.** Ультраскульптура плодов некоторых родов из триб *Eritrichieae* (подтриба *Eritrichinae*) и *Trigonotideae* (Boraginaceae) // Бот. журн. 2007а. – Т. 92, № 2. – С. 228–240.
- Овчинникова С. В.** Структура поверхности плодов некоторых видов семейства Boraginaceae (трибы *Eritrichieae* *Echiochileae*, *Lithospermeae*) // Бот. журн., 2007б. – Т. 92, № 3. – С. 365–377.
- Овчинникова С. В.** Система трибы *Eritrichieae* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2007в. – Т. 92, № 5. – С. 751–759.
- Попов М. Г.** Два новых рода из сем. Бурачниковых Средней Азии // Ботанические материалы (Ленинград). – Т. 14. – М.; Л., 1951. – С. 336–342.
- Попов М. Г.** Семейство Boraginaceae // Флора СССР. – Т. 19. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953а. – С. 97–691.
- Попов М. Г.** О системе и филогенетическом развитии рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae) на основании сравнения американских и азиатских видов // Ботанические материалы (Ленинград). – Т. 15. – М.; Л., 1953б. – С. 248–266.
- Попов М. Г.** Филогения, Флорогенетика, Флорография, Систематика. Избранные труды в 2-х частях. Ч. 2. – Киев: Наукова думка, 1983. – 477 с.
- Попова Т. Н., Земскова Е. А.** Палиноморфологическое изучение некоторых видов семейства Boraginaceae (подсемейства *Boraginoideae*) // Бот. журн., 1995. – Т. 80, № 10. – С. 1–14.
- Bigazzi M., Selvi F.** Pollen morphology in the Boragineae (Boraginaceae) in relation to the taxonomy of the tribe // Pl. Syst. Evol., 1998. – Т. 213. – P. 121–151.
- Bigazzi M., Selvi F.** Stigma form and surface in the tribe *Boragineae* (Boraginaceae): Micromorphological diversity, relationships with pollen, and systematic relevance 2001 // Canadian Journal of Botany, 2000. – V. 78, N 3. – P. 388–408.
- Buys M. H.** The stigma and style of *Lobostemon* (Boraginaceae) and their systematic implications // South African Journal of Botany, 2001. – Vol. 67. – P. 47–52.
- Cohen J. I.** Continuous characters in phylogenetic analyses: patterns of corolla tube length evolution in *Lithospermum* L. (Boraginaceae) // Biological Journal of the Linnean Society, 2012. – P. 1–16.
- Cohen J. I.** A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of Boraginaceae: Evolutionary relationships, taxonomy, and patterns of character evolution // Cladistics, 2014. – Vol. 30. – P. 139–169. DOI: 10.1111/cla.12036
- Chacón J., Luebert F., Hilger H. H., Ovchinnikova S., Selvi F., Cecchi L., Gulliams C. M., Hasenstab-Lehman K., Sutory K., Simpson M. G., Weigend M.** The borage family (Boraginaceae s. str.): A revised ifrafamilial classification based on new phylogenetic evidence, with emphasis on the placement of some enigmatic genera // Taxon, 2016. – Vol. 65, No 3. – P. 523–546. DOI: 10.12705/653.6
- Grau J.** Die Cytotaxonomie der *Myosotis alpestris* und der *Myosotis sylvatica*-Gruppe in Europa // Osterr. Bot. Zeitschr., 1964. – Bd. 111, H. 5. – S. 561–617.
- Grau J.** Karyotypphylogenie bei *Myosotis* // Ber. Deutsch. bot. Ges., 1965. – Bd. 77. – S. 99–101.
- Grau J., Leins P.** Pollenkorntypen und Sektions-gliederung der Gattung *Myosotis* // Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1968. – Bd. 81, Hf. 3–4. – S. 107–115.
- Grau J., Schwab A.** Mikromerkmale der Blüte zur Gliederung der Gattung *Myosotis* // Mitt. Bot. Staatssam. München, 1982. – V. 18. – S. 9–58.
- Hilger, H. H., Selvi, F., Papini, A., Bigazzi, M.** Molecular systematics of Boraginaceae tribe Boragineae based on ITS1 and *trnL* Sequences, with special reference to *Anchusa* s. l. // Ann. Bot. (Oxford), 2004. – Vol. 94. – P. 201–212. DOI: 10.1093/aob/mch132
- Långström E., Chase M. W.** Tribes of Boraginoideae (Boraginaceae) and placement of *Antiphytum*, *Echiochilon*, *Ogas-temma* and *Sericostoma*: A phylogenetic analysis based on *atpB* plastid DNA sequence data // Pl. Syst. Evol., 2002. – Vol. 234. – P. 137–153. <http://dx.doi.org/10.1007/s00606-002-0195-z>
- Mehrabian A-R., Arabameri M., Sadeghi S.** Stigma morphology in *Onosma* spp. (Boraginaceae) with emphasis on its systematics implication in Iran // Bangladesh J. Bot., 2017. – Vol. 46, No 4. – P. 1269–1276.
- Nazaire M., Hufford L.** A broad phylogenetic analysis of Boraginaceae: Implications for the relationships of *Mertensia* // Syst. Bot., 2012. – Vol. 37. – P. 758–783. DOI: 10.1600/036364412X648715
- Przywara L.** Further karyological studies on the series *Palustres* M. Pop. of the genus *Myosotis* L. from Poland // Acta Biol. Cracov. (Bot.), 1983. – Vol. 25. – P. 85–101.
- Riedl H.** Die neue Tribus *Trigonotideae* und das System der Boraginoideae // Österr. Bot. Z., 1968. – Vol. 115. – S. 291–321. DOI: 10.1007/BF01373311

Selvi F., Bigazzi M. *Anchusa* L. and allied genera (Boraginaceae) in Italy // Plant Biosystems, 1998. – Vol. 132, No 2. – P. 113–142.

Selvi F., Bigazzi M. Chromosome studies in Turkish species of *Nonea* (Boraginaceae): The role of polyploidy and descending dysploidy in the evolution of the genus // Edinburgh journal of botany, 2002. – Vol. 59, No 3. – P. 405–420. DOI: 10.10M/ S0960428602000240

Selvi F., Bigazzi M., Hilger H. H., Papini A. Molecular phylogeny, morphology and taxonomic re-circumscription of the generic complex *Nonea* / *Elizaldia* / *Pulmonaria* / *Paraskevia* (Boraginaceae – *Boragineae*) // Taxon, 2006. – Vol. 55, No 4. – P. 907–918.

Stepankova J. Ploidy variation in the Group of *Myosotis palustris* and *M. laxa* in the Czech Republic and Slovakia // Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 1993. – Vol. 28, No 1. – P. 113–128.

Vavilov N. The law of homologous series in variation // Journal of Genetics, 1922. – Vol. 12, No 1. – P. 47–89.

Weigend M., Gottschling M., Selvi F., Hilger H. H. Fossil and extant Western Hemisphere Boragineae, and the polyphyly of “*Trigonotideae*” Riedl (Boraginaceae: *Boraginoideae*) // Syst. Bot., 2010. – Vol. 35. – P. 409–419. DOI: 10.1600/036364410791638423

Winkworth R. C., Grau J., Robertson A., Lockhart P. The origins and evolution of the genus *Myosotis* L. (Boraginaceae) // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2002. – Vol. 24. – P. 180–193.