



УДК 581.41/46:582.929.41:575.2'86(470.6)

## ВЕРОЯТНЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВИДОВ РОДА ДУБРОВНИК *TEUCRIUM* L. (SEM.LAMIACEAE LINDL.) СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

Ю.В. СОРОМЫТЬКО  
М.А. ГАЛКИН

Пятигорский филиал  
Волгоградского государственного  
медицинского университета

e-mail: soromitko@yandex.ru

Статья посвящена изучению эволюционных отношений Северо-Кавказских видов рода *Teucrium*. В работе изложены результаты кладистического анализа этих видов.

Ключевые слова: *Teucrium*, морфологические признаки, микроморфологические признаки, структурная эволюция, филогенетические связи.

**Введение.** За последние десятилетия развития систематики растений вместе с накоплением значительного количества практического материала, возникает ряд вопросов, касающихся классификации, выделения тех или иных таксонов. Вопросы филогении и исследования в области структурной эволюции также являются актуальными направлениями исследований покрытосеменных растений ввиду появления новых методов изучения вопросов родства таксонов. Вместе с тем, значимость морфологических и анатомических признаков в определении филогении бывает неоправданно принижена.

**Цель** настоящего исследования – сравнительный анализ структурного разнообразия и путей эволюции признаков, характерных для стебля, цветка и листа изучаемых растений, а также проведение кладистического анализа на основе изученных характеристик, так как сведений об исследованиях в области структурной эволюции и филогенетических связях в пределах Северокавказских видов рода *Teucrium* L. в доступной ботанической литературе обнаружено не было.

В задачи исследования не входило изучение вопроса филогении всего рода *Teucrium* мировой флоры, который включает более 100 видов. Дубровники изучаемого региона составляют малую часть всех известных видов, и нас интересовали, прежде всего, филогенетические взаимодействия в пределах рода на исследуемой территории.

**Объекты и методы исследования.** Объектом исследования явился род *Teucrium* флоры Северного Кавказа, представленный по последним данным 6 видами: *T. orientale*, *T. hircanicum*, *T. scordioides*, *T. chamaedrys*, *T. canum*, *T. polium* [3]. Для исследований растения были собраны в ходе экспедиционных поездок по районам Ростовской области, Краснодарского и Ставропольского краев, республикам Кабардино-Балкария и Карачаево-Черкесия. Кроме того, изучены лектотипы, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург), коллекции гербариев Северокавказских ВУЗов. При установлении видовой принадлежности использован классический морфолого-географический метод. Микроструктура поперечного среза стебля и эпидермы листа и стебля изучена с помощью микроскопа Биомед-2 на препаратах, приготовленных по общепринятым методикам.

Для кладистического анализа использованы все полученные морфологические и анатомические данные.

**Результаты и их обсуждение.** Как показывают данные сравнительной васкулярной анатомии цветка, подсем. *Ajugoideae*, в которое входит род *Teucrium*, является самым архаичным в семействе *Lamiaceae* [5]. В этом плане признаками рода являются: опадающий венчик с очень короткой верхней губой с загнутыми книзу лопастями, без кольца волосков внутри и опушенный снаружи, чашечка колокольчатая или трубчатая, иногда двугубая (если верхний зубец расширен).

Помимо общеродовых особенностей, каждому из видов свойственны характерные признаки: *T. orientale* – листья перисторассеченные, цветки сине-голубые, *T. scordioides* – листья цельные, в основании стеблеобъемлющие, *T. canum* – листья с нижней стороны прижато серо опушенные, редко зубчатые, *T. chamaedrys* – листья крупно городчато-зубчатые, *T. hircanicum* – двугубая чашечка, *T. polium* – желтовато-белые цветки, собранные в почти шаровидные соцветия. Также для выяснения филогенетических взаимоотношений использованы признаки, непосредственно связанные с адаптацией к определенным экологическим условиям: жизненная форма, форма листьев, тип устьичного аппарата, характер опушения. Например, согласно проведенным анатомическим исследованиям, у *T. orientale* L. антиклинальные стенки основных



клеток верхней эпидермы прямые, нижней – слабоизвилистые. Вероятно, это связано с тем, что узкие сегменты листовой пластинки располагаются почти горизонтально.

Эволюция листовой пластинки связана с увеличением фотосинтезирующей поверхности. Это достигается за счет увеличения поперечной оси листовой пластинки как у *T. hircanicum* L. (тогда форма листовой пластинки может существенно измениться) или появлением апomorphicного признака – расчлененных листьев как у *T. orientale* L.

Эволюция окраски венчика Северо-Кавказских видов дубровников шла следующим путем: от флавоновой (желтовато-белой у *T. polium*) к антоциановой (розовой у представителей секции *Chamaedrys*, голубой или синей у *T. orientale*). В целом, цветок у представителей изучаемого рода максимально приспособлен к энтомофилии. Зигоморфность его достигла высокого уровня. В частности, это выражается в развитии нижней губы венчика (посадочной платформы для насекомых опылителей).

Структурная эволюция коснулась также и анатомических признаков. Исходным типом устьичного аппарата следует считать аномоцитный. Этот тип устьичного аппарата обычно сопутствует диацитному, который считается вторичным. Эволюция формы стебля шла от округлой через округло-четырёхреберную к четырёхгранной. Проводящая система стебля эволюционировала от непучковой к пучковой.

Наблюдения за дубровниками в природе и изучение гербарных экземпляров показывают, что отдельные признаки несут значительные черты полиморфизма. Это касается формы листовой пластинки, степени и характера опушения, формы края листа. Характер опушения является самым полиморфным признаком. Однако, выращивание растений в культуре показало, что все выше перечисленные признаки находятся в пределах нормы реакции.

Эволюционное развитие признаков в пределах изучаемого рода можно проследить, предположив, что сохраняя признаки исходной формы, виды эволюционировали независимо друг от друга. Большой пластичностью обладают более молодые в эволюционном отношении виды.

Таким образом, филогенетическое дерево в данном случае строится на опорном подпространстве, линейная упорядоченность которого задается осью «примитивность – продвинутость», положение отдельных видов по отношению к ней определяется по признакам, служащим показателями уровня продвинутости. Отдельные ряды структурных преобразований определяются как общие направления эволюционной специализации. Следует отметить, что признаки специализации могут свидетельствовать не о молодости тех или иных видов, а об освоении других мест обитания в период длительного промежутка времени. Однако, мы можем пренебречь данным фактом, поскольку исследуемая территория обитания данного вида сравнительно невелика, так же как и объем изучаемого таксона.

На основании морфолого-анатомических диагнозов северокавказских видов рода и теоретических положений, приведенных в сводке А.Л.Тахтаджяна «Система и филогения цветковых растений» [4], намечены наиболее вероятные направления эволюции некоторых признаков вегетативных и репродуктивных органов изученных видов.

Морфологические признаки:

Жизненные формы: полукустарнички – многолетние травянистые растения.

Листья: сидячие стеблеобъемлющие – сидячие нестеблеобъемлющие – коротко черешковые – длинночерешковые.

Листовая пластинка: цельная – рассеченная.

Окраска венчика: белая – желтоватая – нежелтая (антоциановая)

Форма соцветия: рыхлое кистевидное – густое колосовидное или головковидное.

Плоды: крупные – мелкие.

Эремы: округлые – яйцевидные – продолговатые.

Микроморфологические признаки:

Форма стебля на поперечном сечении: округлая – четырёхгранная.

Проводящая система стебля: непучкового типа – пучкового типа.

Форма антиклинальных стенок основных клеток эпидермы: антиклинальные стенки прямые – антиклинальные стенки слабо извилистые – антиклинальные стенки сильно извилистые.

Тип устьичного аппарата: аномоцитный – диацитный.

Трихомы кроющие: простые одноклеточные – простые многоклеточные – простые многоклеточные коленчато согнутые – многоклеточные ветвистые.

На основании выше приведенных морфолого-эволюционных рядов предлагается описание предполагаемой исходной предковой формы для Северо-Кавказских видов рода дубровник.

*Teucrium archetypa*. Жизненная форма – полукустарник или полукустарничек. Стебли округло-четырёхреберные, проводящая система стебля непучкового типа. Листья амфистоматические, устьичный аппарат аномоцитного типа с прямым антиклинальными стенками. Ли-



ства сидячие стеблеобъемлющие. Соцветие рыхлое малоцветковое с желтоватыми цветками. Плоды с крупными округлыми зремами.

Северокавказские виды рода *Teucrium* L. располагаются следующими рядами в зависимости от эволюционной продвинутости некоторых морфологических структур:

- по преобразованию формы листовых пластинок, стеблевых и верхушечных листьев, формы эремов, типа устьичного аппарата дубровники располагаются следующим образом: *T. scordioides*, *T. canum*, *T. polium*, *T. chamaedrys*, *T. hyrcanicum*, *T. orientale*.

- по эволюции формы стебля на поперечном сечении – *T. polium*, *T. canum*, *T. chamaedrys*, *T. hyrcanicum*, *T. scordioides*, *T. orientale*.

- по эволюции листьев, связанных с развитием черешка – *T. polium*, *T. chamaedrys*, *T. canum*, *T. scordioides*, *T. orientale*, *T. hyrcanicum*.

- по эволюции проводящей системы стебля – *T. polium*, *T. hyrcanicum*, *T. chamaedrys*, *T. canum*, *T. scordium*, *T. orientale*.

В качестве отправного пункта филогенетических исследований взят метод дифференциального таксономического анализа [1, 2]. Он базируется на следующих основных принципах:

1. При анализе любого ранга операбельной единицей служит таксономическая категория вид.

2. Анализ таксона состоит из нескольких стадий: сначала исследуется весь таксон, затем изолированные соподчиненные группировки вида, а после группировки второго порядка.

3. Все анализируемые группы должны иметь единообразные диагностические признаки.

Следуя выше изложенным правилам, в качестве множества приняты Северокавказские виды рода *Teucrium* L. (6 видов): S1 – *T. orientale*, S2 – *T. hyrcanicum*, S3 – *T. scordioides*, S4 – *T. chamaedrys*, S5 – *T. canum*, S6 – *T. polium*. Анализ единообразных диагнозов проведен с учетом всех изученных морфологических и анатомических признаков. Опираясь на распространение характерных и уникальных признаков, изучаемую группу видов можно представить в виде нескольких вариантов подгрупп:

1. S1-S5 венчик фиолетово-синий, голубоватый, голубовато-белый, розовый, пурпуровый (антоциановый), S6 венчик желтовато-белый (флавоновый).

2. S1 листовая пластинка перисто-рассеченная, S2-S6 листовая пластинка цельная.

3. S1-S5 стебель на поперечном сечении четырехгранный, S6 стебель на поперечном сечении округло четырехреберный.

4. S1, S4-S6 полукустарнички, S2-S3 многолетние травы

5. S1, S3-S6 чашечка почти актиноморфная, S2 чашечка почти двугубая

6. S1-S3 листья длинночерешковые, S4-S6 листья короткочерешковые

7. S1-S5 проводящая система пучкового типа, S6 проводящая система непучкового типа.

8. S1-S4 трихомы простые одно-многоклеточные, S5 трихомы простые коленчато согнутые, S6 трихомы многоклеточные ветвистые.

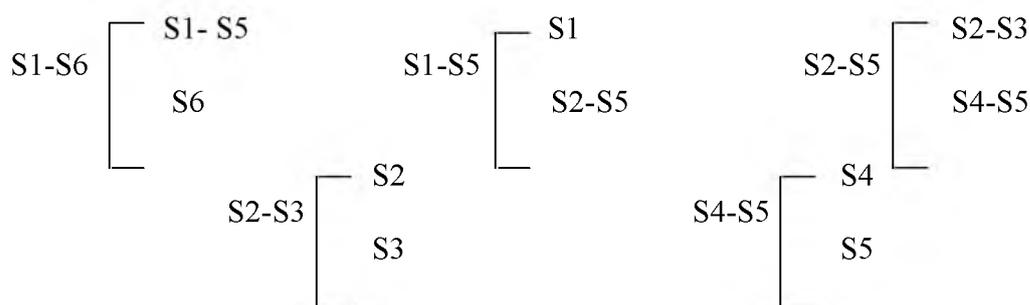


Рис. 1. Структура группировок видов

Таким образом, вся совокупность видов S1-S6 в первой стадии разделилась на группы по типу окраски венчика и сразу выделился вид S6 с флавоновой окраской; в группировке S1-S5 выделяем вид S1, имеющий рассеченные листья. В подмножестве S2-S5 выделяются два подмножества S2-S3 (многолетние травы) и S4-S5 (полукустарнички). Далее в группе S2-S3 имеет чашечку почти двугубую, S3 – почти актиноморфную чашечку, а в подгруппе S4-S5 разделение происходит следующим образом: S4 (опущение представлено простыми трихомами), S5 (опущение представлено многоклеточными коленчато согнутыми волосками).

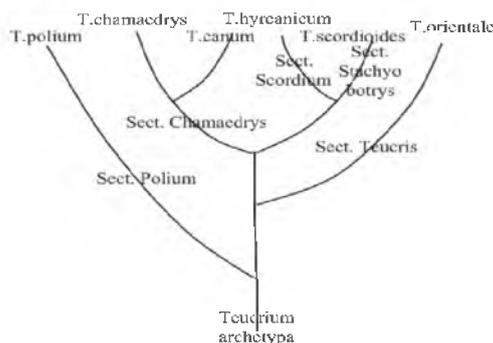


Рис. 2. Возможные филогенетические связи Северокавказских видов рода *Teucrium*

**Выводы.** Как видно из схемы (рис.2), самый длинный отдельный эволюционный путь прошел вид *T. polium* секции *Polium*, рано отделившись от основной ветви. У этого вида сохранились признаки как в плезиоморфном состоянии (жизненная форма – полукустарничек, непучковый тип строения проводящей системы), так и в апоморфном (ветвистые трихомы). Признаки с плезиоморфными свойствами сохранились, видимо, с тех пор, когда вид, отделившись от предкового вида *Teucrium archetypa*, стал развиваться самостоятельно. Признаки с апоморфными свойствами продолжали эволюционировать, достигнув нынешнего состояния. Немногим более короткий путь прошел *T. orientale* секции *Teueris*. Виды *T. hyrcanicum*, *T. scordioides*, *T. chamaedrys*, *T. canum* прошли примерно одинаковый, достаточно короткий путь, однако по наличию почти двугубой чашечки можно предположить, что из перечисленных видов *T. hyrcanicum* – самый молодой.

Изложенные эволюционные взаимоотношения Северокавказских видов *Teucrium* L. являются предположительными и недостаточными для истинного суждения о филетических взаимоотношениях в пределах всего рода, насчитывающего более сотни видов по всему земному шару.

### Литература

1. Галкин М.А. Структурная эволюция родов *Trifolium* L., *Onobrychis* Mill., *Astragalus* L. Северного Кавказа / М.А. Галкин // Дис. докт. биол. наук. – Пятигорск, 1996. – 380 с.
2. Ковалев В.Г. Применение таксономического анализа в систематике двукрылых / Ковалев В.Г. // Зоол. журн. 1968. Т.47. Вып.5. С.720-731.
3. Меницкий Ю.Л. Конспект видов семейства *Lamiaceae* (*Labiatae*) флоры Кавказа / Ю.Л. Меницкий // Ботан. журн. 1992. Т.77. №6. С.63-72.
4. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. / А.Л. Тахтаджян // М., Л.: Наука, 1966. 611с.
5. Hillson C. Comparative studies of floral morphology of the *Labiatae* / C. Hillson // Amer. J Bot. 1959. Vol.46. P.451-459.

## POSSIBLE PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS OF THE GENUS *TEUCRIUM* IN THE NORTH CAUCASUS

**J.V. SOROMYTKO  
M.A. GALKIN**

*Pyatigorsk branch of Volgograd State  
Medical University*

*e-mail: soromitko@yandex.ru*

The article devoted to the study of evolutionary relationships of the genus *Teucrium*. This paper presents the results of the cladistic analysis.

Keywords: *teucrium*, morphological characteristics, micro-morphological characteristics, structural evolution, phylogenetic relationships.