МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Шатова София Германовна

Морфолого-таксономические особенности видов *Minuartia* s.l. Старого Света

Специальность 1.5.9. Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2026

Диссертация подготовлена на кафедре высших растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова

Научный руководитель: *Зернов Александр Сергеевич*
доцент, доктор биологических наук.

Официальные оппоненты:

Сытин Андрей Кириллович — доктор биологических наук, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, отдел Гербарий высших растений, ведущий научный сотрудник.

Шанцер Иван Алексеевич —доктор биологических наук, Главный ботанический сад им. Н.В.Цицина РАН, Лаборатория молекулярной систематики растений, главный научный сотрудник.

Серегин Алексей Петрович — доктор биологических наук, МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра экологии и географии растений, ведущий научный сотрудник.

Защита диссертации состоится «18» декабря 2026 г. в 15 часов 35 минут на заседании диссертационного совета МГУ. 015.6 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, аудитория М-1.
E-mail dissovet_00155@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке МГУ имени М.В. Ломоносова (г. Москва, Ломоносовский просп., д. 27) и на портале:
https://dissovet.msu.ru/dissertation/4181
Автореферат разослан « » ноября 2026 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук Д.М. Гершкович

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы и степень ее разработанности

Род *Minuartia* s.l. (*Caryophyllaceae* L.) — одна из наиболее сложных и дискуссионных групп, объединяющая около 175–200 видов. На протяжении XX века система рода, разработанная Mattfeld (1922) и McNeill (1962), основывалась исключительно на морфологических признаках. Однако современные молекулярно-филогенетические исследования (Dillenberger & Kadereit, 2014; Moore et al., 2021) убедительно доказали полифилетическую природу *Minuartia* s.l., что привело к выделению самостоятельных родов: *Cherleria*, *Pseudocherleria*, *Facchinia, Sabulina* и других.

Несмотря на значительный прогресс в понимании филогении группы, многие аспекты её морфологической эволюции и экологической специализации остаются недостаточно изученными. До сих пор отсутствовал комплексный анализ, связывающий особенности строения побеговых систем и микроструктуру семенной кожуры с филогенетическим положением таксонов и условиями их обитания. Особенно это касается представителей Кавказа — одного из ключевых центров видообразования в группе. Интеграция традиционных морфологических методов с молекулярно-генетическими данными позволяет не только уточнить систематическую структуру сложных групп, но и выявить ключевые направления их адаптивной эволюции, что делает данное исследование актуальным как для фундаментальной науки, так и для практической систематики.

В центре нашего исследования находится не таксономическая ревизия *Minuartia* s.l., а анализ адаптаций к местообитаниям. У растений такие адаптации наиболее ярко проявляются через две взаимосвязанные системы признаков: жизненные формы, отражающие динамику ростовых процессов и стратегии выживания, и морфологию семян как диаспор, обеспечивающих эффективное распространение и закрепление видов в биотопах. Следуя современной практике, мы рассматриваем эволюцию этих структур не изолированно, а в

филогенетическом контексте, сопоставляя признаки жизненных форм и семенной кожуры с кладограммами, построенными по молекулярным данным. Такой подход позволяет связывать конкретные морфологические признаки с ключевыми событиями филогенеза группы. Именно такое сопряжение трёх основных направлений работы — биоморфологии, карпологии и молекулярной филогении – обеспечивает внутреннее единство диссертационного исследования, поскольку все три направления работы сходятся к общей проблематике адаптивной эволюции в экстремальных средах, что выводит работу за рамки частной таксономической проблемы на уровень фундаментальных вопросов эволюционной экологии растений.

Цель исследования

Целью исследования было установление закономерностей морфологической эволюции побеговых систем и микроструктуры спермодермы представителей *Minuartia* s.l. в контексте систематики группы на основе комплексного анализа биоморфологического разнообразия и интеграции морфологических и молекулярно-филогенетических данных.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Провести детальный биоморфологический анализ модельных видов *Minuartia* s.l. с выделением основных жизненных форм, моделей и стратегий побегообразования.
2. Изучить адаптивные особенности строения побеговых систем в связи с условиями местообитания, продолжительностью жизненного цикла и репродуктивными стратегиями.
3. Провести сравнительно-морфологическое и анатомическое изучение микроструктуры спермодермы, выявить таксономически значимые признаки в ее строении.
4. Исследовать филогенетические отношения внутри рода *Minuartia* s.l. с уточнением положения ранее неизученных кавказских представителей при помощи молекулярных методов.

5. Соотнести полученные морфологические данные с молекулярно-филогенетическими реконструкциями, географическим распространением таксонов и экологическими характеристиками местообитаний.

6. На основе комплексного подхода выявить основные эволюционные тренды жизненных форм и реконструировать вероятные пути морфологической диверсификации группы.

Научная новизна

Впервые проведено комплексное исследование, объединяющее в себе детальный биоморфологический анализ побеговых систем для 18 модельных видов, репрезентирующих 7 секций *Minuartia* s.l. по системе McNeill (1962) (7 сепаратных родов, согласно системе Dillenberger и Kadereit (2014)).

Впервые было проведено детальное сравнительное изучение микроструктуры спермодермы для 40 модельных видов, и проведена интеграция полученных данных о строении семенной кожуры с молекулярно-филогенетическими данными.

Для кавказских представителей рода *Minuartia* s.l. впервые были получены нуклеотидные последовательности, использованные для уточнения их положения на филогенетическом дереве. Построены филогенетические деревья, дополненные кавказскими представителями.

Полученные в работе данные показывают значимость карпологических и биоморфологических признаков внутри *Minuartia* s.l. для уточнения диагнозов таксонов, а также возможность использования этих признаков для оценки эволюционных механизмов формирования морфологического разнообразия внутри *Minuartia* s.l.

Теоретическая и практическая значимость

Результаты исследования вносят вклад в понимание адаптационных механизмов побегообразования в экстремальных условиях у растений и в развитие теории морфологической эволюции растений.

Прикладное значение данного исследования состоит в том, что оно представляет обновленную и дополненную версию филогенетической системы рода с

включением кавказских представителей. Кроме того, выявлены новые морфологические признаки, которые могут быть использованы при разработке диагностических ключей.

Настоящее исследование представляет собой важный этап в комплексном изучении одной из наиболее сложных и интересных групп семейства *Caryophyllaceae*, сочетающий фундаментальные и прикладные аспекты ботанической науки.

Методология и методы диссертационного исследования

Объекты исследования – виды рода *Minuartia* s.l. Предмет исследования – закономерности морфологической эволюции побеговых систем и микроструктуры спермодермы представителей *Minuartia* s.l. в контексте комплексного анализа биоморфологического разнообразия и интеграции морфологических и молекулярно-филогенетических данных.

Исследование *Minuartia* s.l. выполнено с применением сравнительно-морфологического и молекулярно-генетического методов в рамках комплексного подхода: биоморфологические характеристики проанализированы у 18 видов, признаки семян и спермодермы – у 40, нуклеотидные последовательности ДНК определены для 30 видов; материалом послужили собственные сборы 2014–2021 гг. на территории Крыма и Кавказа, а также более тысячи гербарных образцов из фондов MW, MHA, B и TBI, при этом для кавказских представителей группы получены оригинальные последовательности ядерного маркера ITS и проведен филогенетический анализ методами максимальной экономии и Байеса с привлечением опубликованных ранее сиквенсов.

Положения, выносимые на защиту

1. Выделение новых родов из полифилетического рода *Minuartia* s.l. (*Cherleria*, *Pseudocherleria*, *Minuartiella*, *Facchinia*, *Sabulina*) подтверждается комплексом морфологических признаков, включая биоморфологические особенности побегообразования и микроструктуру спермодермы.

2. У изученных видов между биоморфологическими признаками, структурой спермодермы, экологическими особенностями и молекулярно-филогенетическими данными существует устойчивая корреляция, что свидетельствует о комплексной адаптивной эволюции родов, выделенных из *Minuartia* s.l.

Степень достоверности и апробация работы

По теме диссертации опубликовано 4 статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности 1.5.9. Ботаника (биологические науки).

Основные результаты диссертации представлены на трех международных и всероссийских конференциях, опубликованы 3 статьи – в сборниках материалов конференций: V Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы биологической и химической экологии» (Москва, 21-23 ноября 2016 года); Конференции по систематике и эволюционной морфологии растений, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н.Тихомирова (Москва, 31 января – 3 февраля 2017); II Международной конференция «Систематические и флористические исследования Северной Евразии» (к 90-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского) (Москва, 5-8 декабря 2018).

Личный вклад автора

Автором лично выполнен весь объём полевых исследований, анализ более тысячи гербарных образцов из фондов MW, MHA, LE, B, TBI, детальный биоморфологический анализ 18 модельных видов и сравнительное изучение спермодермы 40 видов с применением световой и сканирующей электронной микроскопии. Самостоятельно проведены выделение ДНК, амплификация, выравнивание последовательностей и филогенетические реконструкции. Полученные данные проанализированы и обобщены автором и оформлены в виде публикаций и текста диссертации. Все описания и иллюстрации в диссертации являются оригинальными или взяты из работ, написанных автором.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 153 работы (71 на русском, 82 на иностранных языках). Общий объем работы – 182 страницы, включает 80 иллюстраций и 13 таблиц.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение. Во введении обосновывается актуальность темы исследования, а также формулируется цель и задачи исследования.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Глава посвящена истории изучения рода *Minuartia* s.l. Проанализированы системы Mattfeld (1922) и McNeill (1962). Рассмотрены молекулярно-филогенетические данные (Dillenberger & Kadereit, 2014; Moore et al., 2021), доказавшие полифилетичность *Minuartia* s.l. Показано, что биоморфологический и карпологический аспекты остаются недостаточно изученными, особенно для кавказских представителей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Глава содержит подробное описание объектов и методов исследования.

Объекты. Материал – собственные сборы с Кавказа и Крыма (2014–2021) и гербарные образцы (MW, MHA, LE, B, TBI). Биоморфологический анализ – 18 модельных видов из 7 клад (*Cherleria, Pseudocherleria, Mcneillia, Minuartia* s.str., *Minuartiella*, *Facchinia*, *Sabulina*). Карпологический анализ – 40 видов. Молекулярно-филогенетический анализ – последовательности ITS для 18 кавказских образцов.

Биоморфологический анализ. Проведён на основе методологии И.Г. Серебрякова (1952, 1962, 1964), Т.И. Серебряковой (1977, 1981, 1987) и модульной концепции (Савиных, 2006). Для каждого вида изучено не менее 3–5 особей из разных популяций. Определяли: тип нарастания побеговых систем; модель побегообразования; характер междоузлий; продолжительность жизни монокарпических побегов (МК); строение монокарпических побегов и синфлоресценций (Troll, 1964).

Карпологический анализ. Семена отбирали из 3–5 коробочек. Морфология и микроскульптура поверхности семян изучалась с помощью сканирующей электронной микроскопии, а анатомическое строение спермодермы – стандартными методами световой микроскопии.

Молекулярно-филогенетический анализ. ДНК выделяли из гербарных образцов, амплифицировали ITS1-5.8S-ITS2, секвенировали по Сэнгеру; выравнивание – MUSCLE с ручной корректировкой, филогенетический анализ с помощью программ – MrBayes, PAUP*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Биоморфология рода *Minuartia* s.l.

3.1.1. Биоморфология *Cherleria*

C. arctica – многолетник, плотная подушка; модель моноподиальная розеточная с базитонией; разрастание центробежное. МК моноциклические, ортотропные, из пазушных почек розеточных побегов; главная инфлоресценция – терминальный цветок, реже монохазий или дихазий.

C. baldaccii – многолетник, рыхлая объёмная подушка; модель моноподиальная плагиотропно-полурозеточная–ортотропно-розеточная с мезотонией. Контуры формируют плагиотропные побеги, центр заполняют пазушные апогеотропные розеточные побеги. МК дициклические, анизотропные; главная флоресценция – монохазий или дихазий с 3 и более цветками.

C. biflora – многолетник, плотная шпалерная подушка; модель моноподиальная розеточная с базитонией. Разрастание на ранних этапах онтогенеза, далее центробежное. МК моноциклические, из пазушных почек розеточного побега; главная инфлоресценция – одиночный терминальный цветок, паракладии – 1–2 цветка.

C. doerfleri – многолетник, плотная объёмная подушка из густо облиственных побегов; модель моноподиальная розеточная с мезотонией. На ранних этапах побеги второго порядка растут анизотропно; с увеличением порядка ветвления рост замедляется. МК полурозеточные дициклические, ортотропные; главная инфлоресценция – цветок, 1–2 паракладия.

C. garckeana – многолетник, рыхлая объёмная подушка; модель моноподиальная плагиотропно-полурозеточная–ортотропно-розеточная с мезотонией. Разрастание за счёт плагиотропных полурозеточных побегов, затем заполнение подушки розеточными. МК дициклические, анизотропные; главная инфлоресценция – цветок, паракладии – два многочленных монохазия. *C. sedoides* – многолетник, сплошная почвопокровная подушка; модель моноподиальная розеточная с мезотонией. После формирования подушки образуются редкие плагиотропные полурозеточные побеги для захвата территории. МК моноциклические, апогеотропные, из пазушных почек розеточных побегов; представлены одиночным цветком на цветоносе.

3.1.2. *Pseudocherleria*

P. aizoides – многолетник, плотная шпалерная подушка; модель моноподиальная плагиотропно-полурозеточная–ортотропно-розеточная с мезотонией. Захват пространства — за счёт многолетних горизонтальных побегов с розеточными побегами; активное ветвление формирует густую радиально-плоскую подушку. МК дициклические, анизотропные; главная инфлоресценция – цветок, паракладии – два цветка или два монохазия. *P. imbricata* – многолетник, рыхлая радиально-шаровидная подушка; модель моноподиальная полурозеточная с мезотонией. Разрастание за счёт силлептического развития побегов из пазушных почек. Генеративные органы развиваются одновременно с ростом побегов: вертикальные поликарпические побеги растут с длинными междоузлиями до заложения пазушного цветка, затем – с короткими; цветоножка выносит цветок над подушкой; после формирования коробочки побег вновь растёт с длинными междоузлиями (интеркалярное цветорасположение).

3.1.3. *Mcneillia*

M. saxifraga – многолетник, плотная радиально-плоская подушка; модель моноподиальная розеточная с базитонией. Разрастание центробежное. МК моноциклические, из почек после периода покоя; главная инфлоресценция – цветок, паракладии – 1–2 цветка.

3.1.4. *Minuartia* s.str.

M. funkii – двулетник, рыхлая подушка. Первый год – розетка с 5–10 укороченными междоузлиями; на второй сезон апекс переходит в генеративное состояние, формируется терминальный цветок, из пазушных почек развиваются эфемерные цветоносные побеги (равные многочленные дихазии), ниже – удлинённые побеги с зоной торможения (3–5 междоузлий) и генеративной частью в виде многочленного равного дихазия. Синфлоресценции монотелические: главная инфлоресценция – цветок, паракладии – брактеозные многочленные дихазии.

M. montana subsp. *wiesneri* – однолетник с прямостоячими побегами и выраженными междоузлиями; соцветия скученные. Синфлоресценция монотелическая, главная инфлоресценция – цветок; паракладии двух типов: супротивные цветки и ветвящийся до 5-го порядка паракладий, повторяющий строение главной оси.

M. sclerantha – однолетник, рыхлая незаполненная подушка. Ось первого порядка оканчивается монотелической синфлоресценцией (главная инфлоресценция – цветок); зона паракладиев – два простых дихазия в пазухах супротивных листьев, синфлоресценция цимоидная; есть зона торможения; в нижнем узле – сложный разветвлённый паракладий, повторяющий строение синфлоресценции оси первого порядка.

M. confusa – многолетник, плотная шпалерная подушка; модель симподиальная полурозеточная с мезотонией. Развитие осей в две стадии: первый год – вегетативный розеточный побег; второй – синфлоресценция (главная инфлоресценция – цветок, паракладии двух типов) и пазушные вегетативные побеги в зоне торможения; на третий сезон ось полегает, пазушные побеги формируют синфлоресценции, происходит перевершинивание. После плодоношения отмирают только синфлоресценции, побеги из зоны торможения входят в многолетнюю систему.

M. rostrata – многолетник, рыхлая незаполненная подушка; модель симподиальная полурозеточная с мезотонией. Развитие осей за несколько

сезонов: первый – розеточный ортотропный побег; второй – полурозеточный побег с синфлоресценцией (главная инфлоресценция – цветок; паракладии двух типов – дихазии и побеги с одним вегетативным узлом, оканчивающиеся дихазием) и пазушные розеточные побеги в зоне торможения. После цветения синфлоресценция отмирает, зона торможения входит в многолетнюю часть; на следующий год пазушные розеточные побеги образуют синфлоресценции. *M. recurva* – многолетник, плоская рыхлая незаполненная подушка; модель симподиальная полурозеточная с мезотонией. На начальных этапах – плагиотропные оси с укороченными междоузлиями. МК дициклические, анизотропные; главная инфлоресценция – терминальный цветок, паракладии – одиночные цветки. После плодоношения МК выше зоны возобновления отмирает, нижняя плагиотропная часть входит в скелетные оси подушки.

3.1.5. *Minuartiella*

M. acuminata – многолетник, плотная объёмная радиально-шаровидная подушка; модель моноподиальная розеточная с базитонией. Укороченные вегетативные побеги нарастают моноподиально много лет; боковые побеги закладываются на начальных этапах онтогенеза, далее ветвление почти отсутствует; разрастание равномерное центробежное. МК моноциклические. Главная инфлоресценция – цветок, зона паракладиев — одиночные цветки и 1–3 паракладия-дихазия.

3.1.6. *Facchinia*

F. cherlerioides – многолетник, плоская плотно-заполненная подушка; модель симподиальная полурозеточная. На начальных этапах – плагиотропные побеги с выраженными междоузлиями для захвата территории; позже формируются розеточные побеги. Развитие заканчивается синфлоресценцией – терминальным одиночным цветком. Зона торможения: подзоны с удлинёнными и укороченными междоузлиями; из пазушных почек последней развиваются боковые ортотропные розеточные или плагиотропные полурозеточные побеги. МК ди- или полициклические; одновременно с терминальным цветком из пазушных почек под ним развиваются розеточные побеги, формирующие подушку.

3.1.7. *Sabulina*

S. biebersteinii – многолетник, объёмная рыхлая подушка; модель симподиальная полурозеточная. Побег из почки образует только укороченные междоузлия (один вегетационный период); на следующий год – рост с длинными междоузлиями и синфлоресценция; одновременно закладываются боковые розеточные побеги из пазух всех листьев. МК ди- или полициклические; главная инфлоресценция – отдельный цветок, зона паракладиев может отсутствовать или включать 1–5 дихазиев с 15 и более цветками. Зона торможения – подзоны с удлинёнными и укороченными междоузлиями. После цветения синфлоресценция и подзона с удлинёнными междоузлиями отмирают; базальная часть с укороченными междоузлиями входит в многолетнюю осевую систему как зона возобновления.

3.2. Карпология рода *Minuartia* s.l.

3.2.1. Общие закономерности строения семян

Гетероспермии не выявлено. Семена округло-эллиптической формы, уплощённые, с гладкой спинкой или гребенчато-бахромчатым краем. Общий план анатомического строения спермодермы представлен на рисунке 1. Семенная кожура – производное наружного интегумента. Экзотеста – механический слой с утолщенными стенками и танинами; эндотеста и тегмен облитерированы. Клетки экзотесты удлинённые (кроме *P. laricina* – изодиаметрические). Кутикула тонкая, с микропапиллами или трихомоподобными микропапиллами. Перисперм занимает основной объем, клетки крупные, тонкостенные; зародыш подковообразный.

Таксономически значимые признаки строения спермодермы, выявленные у изученных родов *Minuartia* s.l., приведены в таблице 1.

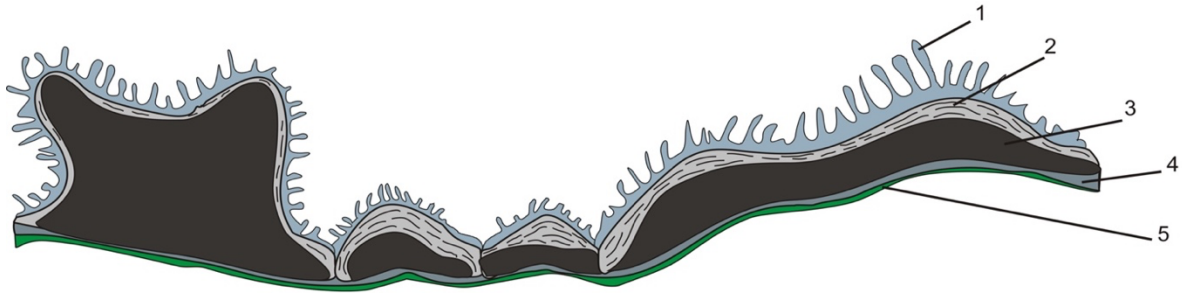


Рисунок 1. Схема строения семенной кожуры *Minuartia* s.l.: 1 – кутикулярный слой; 2 – клеточная стенка клетки экзотесты; 3 – заполненная полость клетки танинами; 4 – сжатый слой эндотестеальных клеток; 5 – сжатый тегмен

Таблица 1. Особенности строения спермодермы *Minuartia* s.l

Признак	***Cherleria***	***Pseudocherleria***	***Minuartia s.str.***	***Minuartiella***	***Facchinia***	***Sabulina***
Тип антиклинальных стенок	U-тип/волнистые	V/U-тип	V/U-тип	V-тип	S-тип	V/U-тип
Кривизна периклинальных стенок	Разнообразная	Куполообразна/ плоские с папиллой-трихомой	4 типа	Коническая	Трихомовидные и плоские с папиллой-трихомой	4 типа
Наличие гребенчато-бахромчатого края семени	Присутствует (кроме *C. circassica*)	Присутствует у *P. imbricata, P. inamoena*	нет	нет	нет	нет
Кутикулярный слой	Трихомоподобные микропапиллы	Разнообразный	Разнообразный	Трихомоподобные микропапиллы	Трихомоподобные микропапиллы/микропапиллы	Микропапиллы
Цвет семян	Светло-коричневый /коричневый (*M. circassica*)	Коричневый	Светло-коричневый	Красно-коричневый	Светло-коричневый/ красно-коричневый	Разнообразный

3.3. Молекулярно-филогенетический анализ

Филогенетические деревья (Bayesian, MP, ML) конгруэнтны. Кавказские виды распределились по кладам, что подтверждает полифилетичность *Minuartia* s.l. **Клада *Cherleria*** включает *M. circassica*.

Клада *Pseudocherleria* включает кавказских эндемиков *M. aizoides* , *M. imbricata*, *M. inamoena*, *M. brotheriana*.

Клада *Sabulina* объединяет кавказские виды: *M. verna*, *M. biebersteinii* и *M. lineata.*

Клада *Minuartia* s.str. включает многолетние и однолетние виды, в том числе кавказские однолетники и двулетники: *M. akinfiwi, M. meyeri, M. wiesneri*, *M. sclerantha*, *M. dichtoma*, *M. glomerata*; многолетние: *M. oreina M. setaceae*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

4.1. Биоморфология *Minuartia* s.l.

4.1.1. Соотношение жизненных форм и моделей побегообразования с условиями обитания

Исследование показало, что у изученных видов *Minuartia* s.l. нет единого плана строения подушки: выявлены три стратегии побегообразования. Наиболее специализированная – у *P. imbricata*, обитающего на ледниковых моренах с вегетационным периодом 2–2,5 месяцев. Её основа — поликарпические моноподиальные оси с пазушными одиночными цветками, не отмирающими после вегетации и занимающими псевдотерминальное положение. Это обеспечивает одновременное цветение, плодоношение и вегетативное разрастание в течение короткого сезона – уникальная аутопоморфия в пределах *Minuartia* s.l.

Иная стратегия реализуется у группы высокогорных видов – *P.aizoides*, *C. biflora*, *C. circassica*, *M. recurva* и *S. biebersteinii*. Обитая на сходных высотах, они тяготеют к более стабильным местообитаниям: скальным уступам, расщелинам, участкам с развитым почвенным покровом. Ключевое отличие в том, что

генеративные побеги здесь – сложно устроенные монокарпические конструкции, полностью отмирающие после цветения и плодоношения. Это создаёт иную архитектуру: наращивание многолетних вегетативных осей происходит отдельно от функционирования генеративных побегов.

Третья стратегия – у видов нижней части альпийского пояса и среднегорья: *M. funkii, M. glomerata* и *M. rostrata*. Более длинный вегетационный период позволяет формировать вертикальные полурозеточные побеговые оси с хорошо развитыми многочисленными паракладиями; необходимость в компактных розетках отсутствует, и подушковидная форма перестаёт быть критичной для выживания. Сходная стратегия реализуется как у многолетней *M. rostrata*, так и у двулетнего *M. funkii*, что указывает на высокую эволюционную пластичность модели, эффективной при разной продолжительности жизненного цикла. Для этих видов характерен ортотропный или анизотропный рост побеговых осей и образование большого количества паракладиев; стратегия ориентирована на максимальную репродуктивную отдачу за счёт многочисленных цветков в составе флоресценций. У изученных видов *Minuartia* s.l. выявлены три стратегии побегообразования (рис. 2): 1) по типу *P. imbricata*; 2) по типу *C. biflora*; 3) по типу *M. rostrata*.

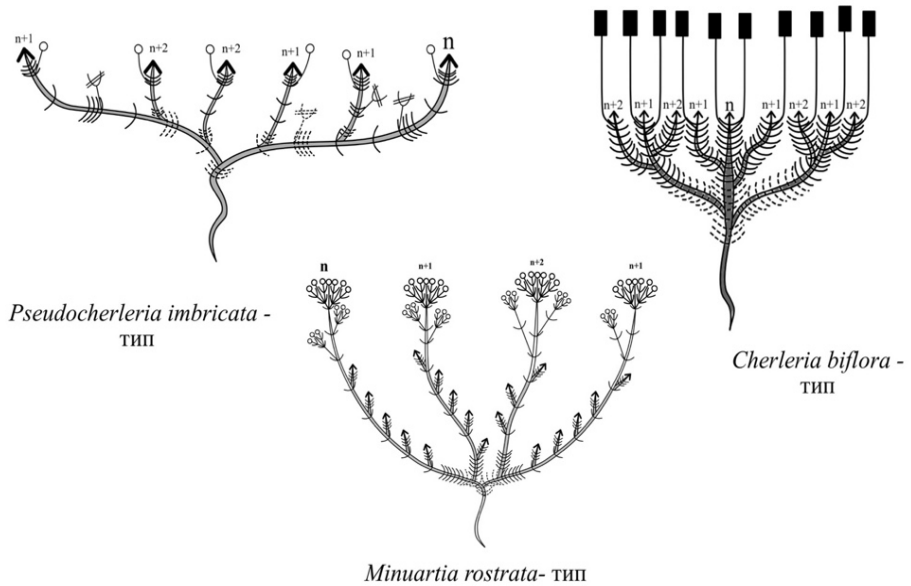


Рисунок 2. Основные стратегии побегообразования *Minuartia* s.l.

4.1.2. Биоморфология *Minuartia* s.l при моноподиальном нарастании побеговых систем. Для видов с моноподиальным нарастанием выделены две основные стратегии роста:

1) Центробежное разрастание реализуется в нескольких вариантах:
- активное вегетативное разрастание на ранних этапах онтогенеза с формированием моноподиально нарастающей розеточной подушки и последующим крайне медленным равномерным центробежным разрастанием (*C. arctica*, *C. biflora*, *M. saxifraga*);
- активное вегетативное разрастание на ранних этапах с формированием розеточной подушки и дальнейшим развитием плагиотропных полурозеточных побегов для расселения (*C. sedoides*);
- активное боковое ветвление в радиальных направлениях на протяжении всего онтогенеза за счёт включения побегов, несущих генеративные структуры, в многолетнюю часть растения (*P. imbricata*).

2) Векторное разрастание представлено двумя вариантами:
- активное вегетативное разрастание с ветвлением до n+3, n+4 порядков и последующим "затуханием" процесса образования боковых осей (*C. doerfleri*);
- формирование на ранних этапах онтогенеза полурозеточных побегов с выраженными междоузлиями и плагиотропным характером роста с последующим развитием ортотропных или анизотропных розеточных побегов (*C. baldaccii, C. garckeana, P. aizoides*).

4.1.3. Биоморфология *Minuartia* s.l при симподиальном нарастании побеговых систем. Для видов с симподиальным нарастанием (клады *Minuartia* s.str., *Facchinia*, *Sabulina*) выявлены различные модели побегообразования в зависимости от продолжительности жизненного цикла. У однолетних представителей выделены три модели: длиннопобеговая кустящаяся модель (*M. funkii*); длиннопобеговая кустящаяся модель со сложноустроенным паракладием

в пазухе нижнего листа (*M. sclerantha*); длиннопобеговая ортотропная одноосная модель (*M. montana* subsp. *wiesneri*).

Для многолетних растений характерна симподиальная полурозеточная модель побегообразования с различной судьбой монокарпических побегов. У *M. confusa* и *M. rostrata* после цветения отмирает лишь апикальная часть – синфлоресценция, а базальная и средние части входят в состав многолетних побеговых систем. У *M. recurva*, *M. oreina*, *S. biebersteinii* монокарпические побеги после плодоношения полностью отмирают выше зоны возобновления.

4.1.4. Взаимосвязь биоморфологических характеристик и молекулярно-генетических данных.

Моноподиальный способ нарастания объединяет клады *Cherleria*, *Pseudocherleria*, *Minuartiella* и *Mcneillia* (рис. 3). Внутри моноподиальной ветви наиболее схожи *C. arctica* и *C. biflora*; последняя по молекулярным данным занимает базальное положение, что позволяет предположить плезиоморфность моноподиальной розеточной модели, базитонии и центробежного разрастания для рода. *C. baldaccii* и *C. garckeana*, напротив, образуют полурозеточные плагиотропные побеги с хорошо выраженными междоузлиями – апоморфная черта, сближающая эти виды и подтверждаемая молекулярными данными. *C. sedoides* схож с *C. arctica* и *C. biflora*, но имеет «расселяющие» полурозеточные вегетативные побеги. *P. aizoides* схож с *C. baldaccii* и *C. garckeana*, но формирует плотную шпалерную подушку за счёт апогеотропных розеточных побегов. *P. imbricata* демонстрирует уникальную апоморфию – глубокую интеграцию пазушных генеративных структур в архитектуру многолетнего тела растения. *M. saxifraga* обладает чертами, предполагаемыми как исходные для моноподиальной ветви.

Клады *Minuartia* s.str., *Facchinia* и *Sabulina* характеризуются симподиальным нарастанием. В *Minuartia* s.str. *M. confusa* и *M. rostrata* обладают подушковидным обликом и симподиальной полурозеточной моделью с монокарпическими побегами, входящими после отмирания апикальной части в многолетние побеговые системы; *M. funkii* демонстрирует переход к двулетнему циклу; *M.*

recurva и *M. oreina* – полурозеточную симподиальную модель с плагиотропными побеговыми осями и анизотропными дициклическими монокарпическими побегами, почти полностью отмирающими после плодоношения. *F. cherlerioides* эволюционировала в сторону максимальной интеграции вегетативного роста и репродукции: каждая новая побеговая ось выполняет одновременно функции пространственной экспансии, семенного размножения и закладки будущего вегетационного потенциала. Внутри клады *Sabulina* апоморфные черты связаны с максимальной эффективностью семенного размножения – формируются дициклические побеги с зоной обогащения, несущей паракладии.

4.1.5. Основные направления эволюции биоморфологических признаков. На основании анализа выделены следующие ключевые тренды: 1) переход от розеточных к полурозеточным формам; 2) смена моноподиального нарастания на симподиальное; 3) эволюция генеративных побегов шла по трем направлениям: а) сокращение вегетативной фазы (переход к моноциклическим МК) характерное для видов экстремальных местообитаний; б) усложнение структуры соцветий (увеличение числа цветков, развитие дихазиев), наблюдаемое у видов, произрастающих в более благоприятных условиях; в) удлинение зоны торможения для лучшего экспонирования цветков у многих подушковидных форм; 4) разделение функций между побегами и возникновение специализированных структур для вегетативного разрастания.

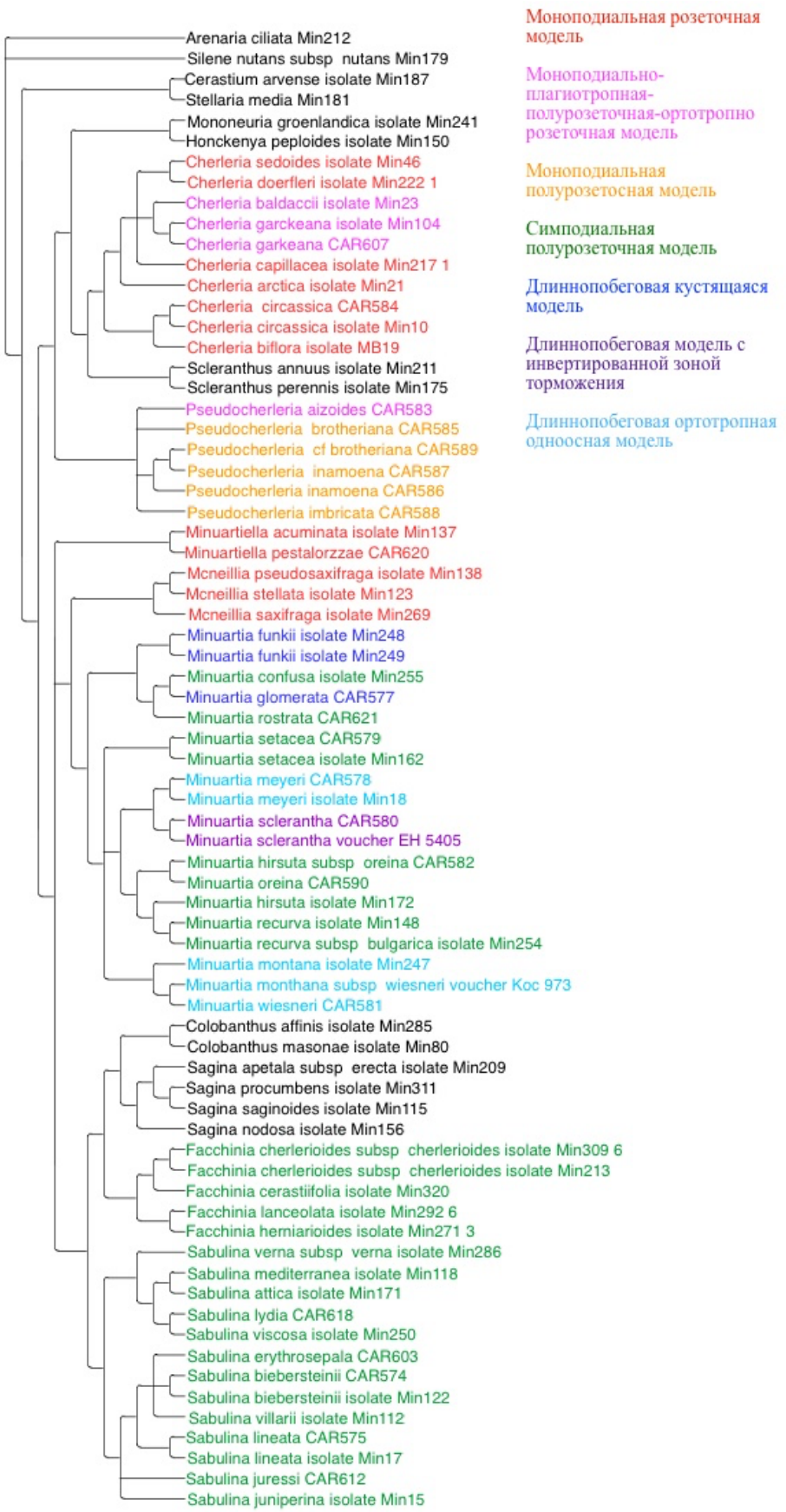


Рисунок 3. Распределение моделей побегообразования, специфичных для изучаемых родов, на филогенетическом древе участков ITS 1-2

4.2. Структура спермодермы *Minuartia* s.l. Сравнительное изучение спермодермы шести групп *Minuartia* s.l. показало, что консервативными признаками являются округлая или эллиптическая форма семян и удлинённые клетки экзотесты (кроме *P. laricina*). Диагностически значимые признаки сосредоточены в экзотесте: тип антиклинальных стенок, кривизна периклинальных стенок и микрорельеф кутикулы. По комбинации признаков группы различаются следующим образом. *Cherleria* характеризуется U-типом антиклинальных стенок и гребенчато-бахромчатым краем семени (кроме *C. circassica* с волнистыми стенками и без гребенчатого края). *Pseudocherleria* отличается преимущественно V-типом стенок, куполообразными или плоскими с папиллой-трихомой клетками экзотесты и разнообразным кутикулярным слоем; гребенчато-бахромчатый край присутствует лишь у части видов. *Facchinia* однозначно идентифицируется по уникальному S-типу антиклинальных стенок, всегда сопровождаемому гребенчато-бахромчатым краем. *Minuartia* s.str. и *Sabulina* — наиболее полиморфные группы: гребенчато-бахромчатый край отсутствует, формы экзотесты и типы стенок (V, U) разнообразны. *Minuartiella* — морфологически однородная группа с устойчивым сочетанием V-типа стенок, конической экзотесты и трихомоподобной кутикулы.

4.3. Согласованность морфолого-анатомических и молекулярных данных. Морфологические данные по строению спермодермы согласуются с филогенетическими данными о разделении *Minuartia* s.l. на несколько клад. *Cherleria* и *Pseudocherleria* образуют сестринские клады, что подтверждается схожими признаками спермодермы (наличие семян с гребенчато-бахромчатым краем у представителей *Cherleria* и *P. imbricata*, *P. inamoena*). Для *C. circassica* выявлена уникальная комбинация признаков строения спермодермы, не встречающаяся у других представителей рода. Для остальных изученных представителей *Cherleria* и для группы *Pseudocherleria* характерна чёткая географическая приуроченность разных типов спермодермы к определенным горным регионам (Альпы, Кавказ, Анатолия, Апеннины), что

указывает на процесс длительной дивергенции. Совокупность филогенетических и морфологических данных свидетельствует в пользу длительной эволюции кавказских эндемичных таксонов в условиях географической изоляции Кавказского региона. *Minuartia* s.str. и *Sabulina* формируют отдельные ветви, что соответствует различиям в микроструктуре экзотесты. *Facchinia* занимает обособленное положение, что коррелирует с уникальным S-типом антиклинальных клеточных стенок. U-тип антиклинальных стенок (у *Cherleria*, *P. laricina*) встречается в базальных кладах, что может указывать на примитивный признак в эволюции группы; V-тип доминирует у *Minuartia* s.str. и *Sabulina*, а уникальный S-тип у *Facchinia* — аутапоморфия, поддерживающая его выделение в отдельный род.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплексное исследование биоморфологии *Minuartia* s.l. выявило три стратегии побегообразования, отражающие адаптацию к различным экстремальным условиям. Выделены стратегии роста, связанные с моноподиальным и симподиальным нарастанием, а также модели центробежного и векторного разрастания. Анализ эволюционных трендов показал, что переход от розеточных к полурозеточным формам, смена моноподиального нарастания на симподиальное, усложнение генеративных структур и специализация побегов являются ключевыми направлениями морфологической эволюции, направленными на повышение репродуктивного успеха в суровых условиях.

Изучение семенной кожуры выявило связь между строением спермодермы и филогенетическим положением видов. Тип антиклинальных стенок, форма кривизны наружной периклинальной стенки клеток экзотесты и структура кутикулярного слоя поддерживают современную систематику группы и отражают адаптации к конкретным условиям среды. Гребенчато-бахромчатый край семян у высокогорных *Cherleria* и *Pseudocherleria*, а также у *Facchinia*, демонстрирует сходство в приспособлении к дисперсии семян.

Филогенетический анализ установил положение кавказских представителей *Minuartia* s.l. Эндемичные кавказские таксоны, такие как *Cherleria circassica* и представители группы *Pseudocherleria*, образуют обособленные клады, свидетельствующие о длительной эволюции в условиях географической изоляции Кавказа. Уникальные морфологические особенности кавказских видов, включая строение спермодермы и стратегии побегообразования, коррелируют с их положением на филогенетическом древе, подтверждая роль Кавказа как важного центра видообразования в *Minuartia* s.l.

ВЫВОДЫ

1. У модельных видов *Minuartia* s.l. реализуются три основные стратегии побегообразования: а) поликарпические моноподиальные побеги с пазушными одиночными цветками, занимающими псевдотерминальное положение (по типу *P. imbricata*); б) с дифференциацией побегов на вегетативные длительно нарастающие, образующие скелетные оси и МК, полностью отмирающие после цветения и плодоношения (по типу *C. biflora*); в) все побеги растения завершаются флоресценциями (по типу *M. rostrata*).
2. У модельных видов *Minuartia* s.l. при моноподиальном нарастании проявляются две стратегии роста: центробежное разрастание и векторное разрастание.
3. У модельных видов *Minuartia* s.l. при симподиальном нарастании стратегии роста зависят от продолжительности жизни растений. У однолетников наблюдается большое разнообразие моделей (кустящаяся, кустящаяся со сложноустроенным паракладием, одноосные), а у многолетников только полурозеточная модель с разной судьбой МК.
4. Основными эволюционными трендами жизненных форм модельных видов *Minuartia* s.l. являются: переход от розеточных к полурозеточным; смена моноподиального нарастания на симподиальное; появление более сложно устроенных МК с многочисленными паракладиями; специализация побегов, с разделением на функции.

5. Комбинация признаков строения спермодермы (тип клеточных стенок, форма клеток, структура кутикулы) имеют таксономическую ценность и совпадают с молекулярными данными по разделению *Minuartia s.l.* на отдельные роды.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности 1.5.9. — Ботаника (биологические науки):

1. Zaychenko (Shatova) S.G., Zernov A.S. Structural features of the seed coat in Caucasian representatives of *Minuartia* (Caryophyllaceae) // Wulfenia. — 2017. — Vol. 24. — pp. 205-220. Импакт-фактор (SJR) 0,13. https://istina.msu.ru/publications/article/82941627/ (здесь и далее приведен общий объем работы / вклад автора в процентах). 1,0 п.л. / 70%
2. Зайченко (Шатова) С.Г., Зернов А.С. Биоморфология в таксономии растений, на примере кавказских *Minuartia* s.l. (Caryophyllaceae) // Журнал общей биологии. — 2021. — Т. 82, № 5. — С. 368-381. EDN: UNRNMD Импакт-фактор (РИНЦ) 0,67. 0, 875 п.л. / 65%
3. Шатова, С.Г., Зернов А.С. Модели побегообразования растений в свете молекулярно-генетических данных, на примере представителей *Minuartia* s.l. (Caryophyllaceae). I. Моноподиальные модели // Журнал общей биологии. — 2024. – Т. 85, № 6. – С. 503-514. EDN: TQKYKV Импакт-фактор (РИНЦ) 0,67. 0, 75 п.л. / 70%
4. Шатова С.Г., Зернов А.С. Модели побегообразования растений в свете молекулярно-генетических данных, на примере представителей *Minuartia* s.l. (Caryophyllaceae). II. Симподиальные модели // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. — 2025. — Т. 130, № 3. — С. 23-34. EDN: WTVCTG Импакт-фактор (РИНЦ) 0,45. 0,75 п.л. / 65%