

**СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ  
СОЦВЕТИЙ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ ГРУПП *SILYBUM MARIANUM* (ASTERACEAE),  
ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В СИБИРИ И НА УРАЛЕ**

**Е.А. Кошелева<sup>1</sup>, Е.К. Комаревцева<sup>2</sup>, В.А. Черёмушкина<sup>2</sup>, С.И. Неуймин<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Ботанический сад УрО РАН,

620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а, e-mail: eakosheleva@mail.ru

<sup>2</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,

630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

Изучена структурная организация генеративной сферы трех морфогенетических групп (МГГ) *Silybum marianum* (L.) Gaerth. Проанализирован комплекс качественных и количественных признаков соцветий расторопши пятнистой с помощью математического алгоритма “Радикальный (интегральный) показатель системы сжатых отображений”. Выявлены значимые таксономические признаки, позволяющие идентифицировать особи *Silybum marianum*.

**Ключевые слова:** Asteraceae, *Silybum marianum* (L.) Gaerth., структура, структурная организация, особенности соцветий.

**INFLORESCENCES STRUCTURE  
IN *SILYBUM MARIANUM* (ASTERACEAE) MORPHOGENETIC GROUPS  
GROWING IN INTRODUCTION IN SIBERIA AND URAL**

**E.A. Kosheleva<sup>1</sup>, E.K. Komarevceva<sup>2</sup>, V.A. Cheryomushkina<sup>2</sup>, S.I. Neuymin<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Institute Botanic Garden, UrB RAS,

620144, Ekaterinburg, Vosmogo Marta str., 202a, e-mail: eakosheleva@mail.ru

<sup>2</sup>Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,

630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

The structure of generative sphere in three morphogenetic groups of *Silybum marianum* (L.) Gaerth. was studied. The complex of quantitative and qualitative morphological characters of holy thistle was analyzed with the “Radical index of contracting mapping system”. Significant taxonomic characters allowing to identify *Silybum marianum* specimens were revealed.

**Key words:** Asteraceae, *Silybum marianum* (L.) Gaerth., structure, structural organization, inflorescences features.

**ВВЕДЕНИЕ**

Синонимами термина “структура” в различных областях естественной науки являются выражения: “модульная теория”, “модульная структура”, “принципы модульной организации” и “структурно-функциональная организация”, которые позволяют говорить о строении растения с точки зрения структурного подхода. К одному из начальных этапов исследований относится системный анализ морфологических признаков, позволяющий выявить структурные элементы растительной системы, их биоморфологические особенности, что способствует оптимизации процесса классификации и систематизации исследуемых видов растений (Николенко, 2010).

Известно, что важнейшей морфологической структурой любого растительного организма, отвечающего за репродуктивную функцию растения, явля-

ется соцветие. Соцветия изучаются многими отечественными и зарубежными исследователями (Кузнецова, 1985, 1991; Курченко, Седых, 1996; Дорохина, 1998; Курченко, 1998; Николенко, 2010; Никифоров, 2011; Белашова, Шпанько, 2012; Troll, 1964, 1969; и др.). Они рассматривают структуру соцветия для решения вопросов морфогенеза, филогенетической систематики и эволюции растений.

При описании структуры соцветий чаще всего ограничиваются кратким указанием основных типов соцветий, особенностями их ветвления и цветорасположения, олиственностью, а также другими характеристиками специфических частей соцветий, используемых, как правило, в ключах определителей растений. Для более глубокого понимания структуры соцветия необходимо учитывать не только вышепере-

численные признаки, но и относительное пространственное расположение (ОПР) морфолого-метрических элементов соцветия, что позволяет выделить новые диагностические признаки вида, способствующие разграничению близкородственных видов и выделению форм внутри вида.

В данном исследовании предлагается комплексный морфологический анализ соцветий трех морфогенетических групп *Silybum marianum* (L.) Gaerth. с использованием относительно пространственно-ориентированных признаков и параметров (Неуймин и др., 2011), которые применяются для описания структуры шарообразной формы соцветия. Типом соцветий *S. marianum* является “корзинка”, которая у этого вида бывает конической, крупной, поникающей или гомогамной (Флора СССР, 1963). В диаметре корзинка

достигает 3–6 см, листочки обертки прижатые, но наружные и средние с крупным отогнутым желтым колочезубчатым по краю придатком, оттянутым в колочку (Маевский, 2006). Это основные качественные признаки соцветия *S. marianum*, отмеченные в определителях растений. Следует учитывать и то, что *S. marianum* обладает высоким уровнем полиморфизма (Расторопша..., 2010), и поэтому данных признаков недостаточно для описания структуры соцветий исследуемого вида.

Цель нашей работы – изучить и описать структурную организацию соцветий *S. marianum* в различных географических точках (города Екатеринбург, Свердловская область и Новосибирск, Новосибирская область) и выявить новые таксономически значимые признаки.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На основании внутривидовой дифференциации семян расторопши пятнистой по окраске семенной кожуры были выделены три морфогенетические группы (МГГ). В первую группу (МГГ 1) входили семена светлой окраски, во вторую (МГГ 2) – темной и третью (МГГ 3) – черной. МГГ 1 и МГГ 2 по происхождению относятся к интродукции Ботанического сада УрО РАН Екатеринбурга, а МГГ 3 – сорт Дебют селекции Средневолжского филиала ВИЛАР.

Исследования проводились в 2009 г. в двух различных географических точках: Ботанический сад УрО РАН в Екатеринбурге (Свердловская область) и Центральный сибирский ботанический сад СО РАН в Новосибирске (Новосибирская область).

В каждой точке сбора отбирали типичные особи *S. marianum* в фенофазу созревания плодов. С каждого растения срезали соцветия, которые маркировали и оставляли на досушивание. Далее полученный материал сканировали, после чего изображения импортировали в программу Corel DrawX3, где и выполняли метрические измерения. Анализ проводили по 15 признакам и 5 последовательностям элементов признака генеративной сферы.

Для анализа количественных морфологических, относительно пространственно-ориентированных (ОПРО) признаков соцветий использовали: диаметр соцветия, длину шипа, длину основания листочка черепитчатой обертки I порядка, длину основания

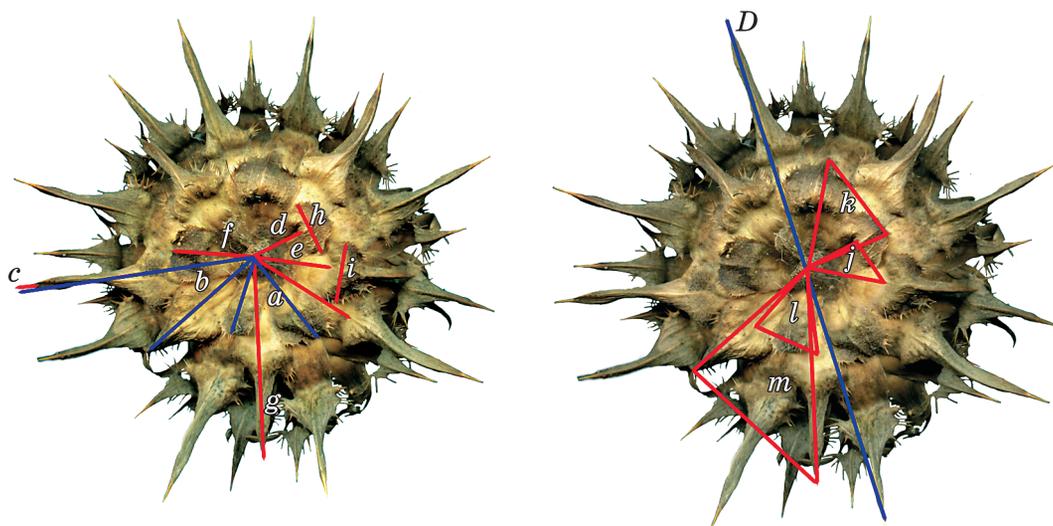


Рис. 1. Морфометрические признаки соцветия *Silybum marianum* (L.) Gaerth.:

*a* – угол между листочками черепитчатой обертки I порядка; *b* – угол между листочками черепитчатой обертки II порядка; *c* – длина шипа; *d* – длина основания листочка черепитчатой обертки I порядка; *e* – длина основания листочка черепитчатой обертки II порядка; *f* – длина листочка черепитчатой обертки I порядка; *g* – длина листочка черепитчатой обертки II порядка; *h* – ширина придатка листочка черепитчатой обертки I порядка; *i* – ширина придатка листочка черепитчатой обертки II порядка; *j* – площадь 1; *k* – площадь 2; *l* – площадь 3; *m* – площадь 4; *D* – диаметр соцветия.

листочка черепитчатой обертки II порядка, длину листочка черепитчатой обертки I порядка, длину листочка черепитчатой обертки II порядка, ширину придатка листочка черепитчатой обертки I порядка, ширину придатка листочка черепитчатой обертки II порядка. В качестве относительно пространственно-ориентированных параметров применяли вычисляемые математические единицы, такие как площади треугольников, образованные с помощью ОПРО признаков двух длин листочков черепитчатой обертки и ОПРО признака угла между ними (рис. 1).

Для формального выражения формы соцветия учитывали не только количественные, но и качест-

венные признаки. Наиболее значимым оказался признак “колючесть” соцветия, т. е. выраженность шипообразных выростов по всей поверхности соцветия. Этот признак оценивали визуально по 9-балльной шкале (Международный классификатор СЭВ..., 1984). Уровень 1–2 балла считается низким, 3–5 баллов – средним, 6–9 баллов – высоким.

Полученные числовые данные формализовали с помощью математического алгоритма “Радикальный (интегральный) показатель системы сжатых отображений” (Рп ССО) (Неуймин, 1991; Неуймин и др., 2007).

Достоверность различий проверяли непараметрическими методами в ПО Statistica 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

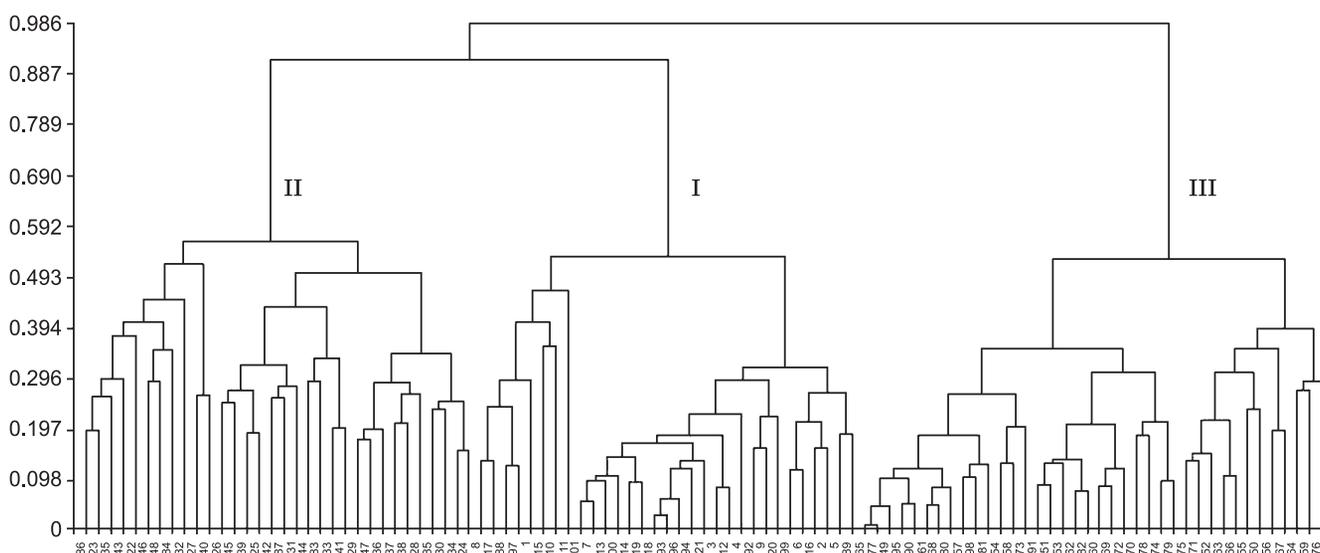
На основе сравнительного морфологического анализа трех морфогенетических групп *S. marianum* в двух географически разных точках (города Новосибирск и Екатеринбург), выделенных по интенсивности окраски семенной кожуры, были получены идентичные структурные характеристики соцветий. Это обусловлено тем, что диагностические признаки генеративных органов растений обладают низким уровнем изменчивости к экологическим и географическим факторам (Мамаев, 1973; Абдуллина, Петрова, 2012).

Сравнение показателей сходства (Животовский, 1982), на основании которых проведен кластерный анализ, по совокупности качественных и количественных признаков не выявило связи с географической дифференциацией морфогенетических групп (рис. 2). В результате этого анализа выделены три крупных кластера, которые соответствовали опреде-

ленным морфогенетическим группам *S. marianum*: кластер I – первая, кластер II – вторая, кластер III – третья морфогенетические группы. В каждый кластер входят особи с однотипной структурой соцветия одновременно из двух точек произрастания.

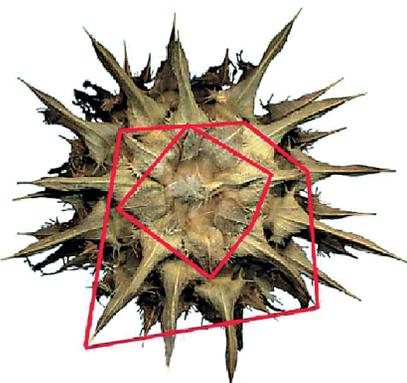
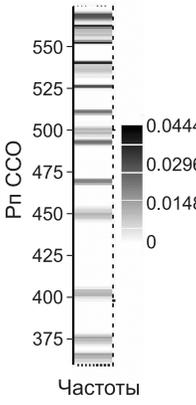
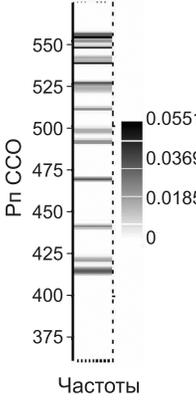
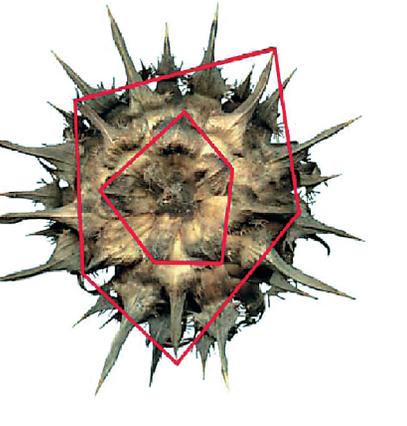
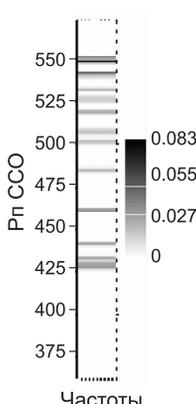
Однако по совокупности относительно пространственно-ориентированных признаков и параметров обнаружены достоверные различия всех морфогенетических групп между собой у особей, произрастающих в Екатеринбурге ( $p < 0.01$ ), и выявлены достоверные различия ( $p = 0.0499$ ) между МГТ 1 и МГТ 3, произрастающими в Новосибирске.

Анализируя морфологические относительно пространственно-ориентированные признаки и параметры соцветий *S. marianum* с помощью описательной статистики и математического алгоритма “Радикальный (интегральный) показатель системы



**Рис. 2.** Дендрограмма сходства по Л.А. Животовскому (1982) с использованием правила *single linkage* относительно пространственно-ориентированных признаков соцветий морфогенетических групп *Silybum marianum* (L.) Gaerth.:

I – МГТ 1, II – МГТ 2, III – МГТ 3; 0–0.986 – это расстояние сходства; 1–101 – особи расторопши пятнистой из разных географических точек.

Внешний вид соцветия	Диагностические признаки	Частотное распределение Pn CCO
<p data-bbox="197 314 284 342">Группа 1</p> 	<p data-bbox="668 306 863 355">Колючесть – 1 балл Индекс <math>S_1/S_2</math></p> 	 <p data-bbox="1125 346 1156 570">Pn CCO</p> <p data-bbox="1182 346 1213 751">550 525 500 475 450 425 400 375</p> <p data-bbox="1182 719 1264 746">Частоты</p> <p data-bbox="1248 463 1330 570">0.0444 0.0296 0.0148 0</p>
<p data-bbox="197 793 284 821">Группа 2</p> 	<p data-bbox="668 785 863 834">Колючесть – 3 балла Индекс <math>S_1/S_2</math></p> 	 <p data-bbox="1125 821 1156 1044">Pn CCO</p> <p data-bbox="1182 821 1213 1225">550 525 500 475 450 425 400 375</p> <p data-bbox="1182 1193 1264 1221">Частоты</p> <p data-bbox="1248 927 1330 1034">0.0551 0.0369 0.0185 0</p>
<p data-bbox="197 1272 284 1300">Группа 3</p> 	<p data-bbox="668 1264 863 1312">Колючесть &gt; 5 баллов Индекс <math>S_1/S_2</math></p> 	 <p data-bbox="1125 1300 1156 1523">Pn CCO</p> <p data-bbox="1182 1300 1213 1704">550 525 500 475 450 425 400 375</p> <p data-bbox="1182 1693 1264 1721">Частоты</p> <p data-bbox="1248 1427 1330 1534">0.0835 0.0556 0.0278 0</p>

**Рис. 3.** Основные характеристики соцветий *Silybum marianum* разных морфогенетических групп.  
Индекс  $S_1/S_2$  – это соотношение малой площади ( $S_1$ ) к большой ( $S_2$ ).

сжатых отображений” (Неуймин, Шмырин, 2003; Неуймин и др., 2007), выявлены следующие типы соцветий (рис. 3):

1. Соцветиям МГГ 1 свойственны средние размеры конечных корзинок. Обертка шаровидная; листочки обертки черепитчатые, по краю с колючезубчатым придатком. Листочки черепитчатой обертки I порядка удлиненные, листовидный придаток узкий. Качественный признак “колючесть” – низкий (1 балл). Листочки черепитчатой обертки наружного и средних рядов находятся в одной плоскости.

2. Соцветия и их структурные элементы МГГ 2 обладают небольшими размерами. Обертка узкошаровидная. Листочки черепитчатой обертки I порядка широкие. Основание листочков черепитчатой обертки II порядка удлиненное. Листочки черепитчатой обертки наружного и средних рядов переходят в небольшой листовидный придаток, направленный вверх. Качественный признак “колючесть” – средний (3 балла).

3. Соцветия МГГ 3 крупных размеров. Обертка широкошаровидной формы. Листочки черепитчатой обертки I порядка (наружные) широкие, с небольшим колючезубчатым придатком. Листочки черепитчатой обертки средних рядов располагаются близко друг к другу по всей окружности соцветия. Качественный признак “колючесть” – высокий (>5 баллов).

В результате исследования относительно пространственно-ориентированных параметров получен индекс – соотношение малой площади ( $S_1$ ) к большой

( $S_2$ ), которые состоят из суммы площадей треугольников, образованных с помощью ОПР признаков двух длин листочков черепитчатой обертки и ОПР признака угла между ними соответствующих порядков (см. рис. 1).

Установлено, что соцветия МГГ 1 и МГГ 3 обладают более высоким индексом по сравнению с индексом МГГ 2 (см. рис. 3). Анализируя полученные проекции индекса, можно сделать вывод о том, что каждой морфогенетической группе свойственно свое пространственное расположение элементов признака, которое помогает идентифицировать соцветия *S. marianum*.

С помощью математического алгоритма “Радикальный (интегральный) показатель системы сжатых отображений” был построен частотный ряд Рп ССО для каждой исследуемой группы соцветий *S. marianum*. Так, соцветия МГГ 1 обладают наибольшим полиморфизмом в позиционной изменчивости частот Рп ССО и локализованы в диапазоне 362–572; МГГ 2 имеют менее полиморфную комбинацию частот и находится в диапазоне 411–556 и МГГ 3 присуще равномерное распределение частот от 424 до 552 и относительно сжатые позиции частот.

Таким образом, каждая изученная группа соцветий характеризуется определенным комплексом позиционной изменчивости частот Рп ССО и независимо от условий произрастания является типичной для изучаемых образцов по структурному составу *S. marianum*.

## ВЫВОДЫ

В результате исследования выявлено, что структурная организация генеративной сферы морфогенетических групп *S. marianum* не зависит от экологических и географических факторов, что связано с низкой изменчивостью признаков генеративной сферы и высокой адаптивностью вида.

Установлено, что каждая морфогенетическая группа расторопши пятнистой обладает отличительными морфолого-биологическими характеристиками как на визуальном уровне (окраска семян, особенности формы соцветия), так и на уровне распределения

частот Рп ССО. Наиболее значимыми признаками являются качественный признак “колючесть” и выделенный нами индекс соотношения площадей I и II порядков, которые помогают идентифицировать особи *S. marianum*.

*Исследования выполнены при финансовой поддержке проекта № 12-С-4-1028 и интеграционного проекта № 20 СО РАН “Адаптационные механизмы в природных и интродукционных популяциях растений Сибири и Урала”.*

## ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллина Д.С., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной по фенотипическим признакам на северо-восточном пределе ареала // Аграрный вестн. Урала. 2012. № 9. С. 34–36.
- Белашова О.В., Шпанько Д.Н. Сравнительное анатомо-морфологическое исследование цветка видов рода *Trifolium* L. // Фундаментальные исследования. 2012. № 1. С. 143–147.
- Дорохина Л.Н. Морфологические особенности объединенных соцветий (синфлоресценций) в роде *Artemisia* (Asteraceae) // Проблемы ботаники на рубеже 20–21 вв.: Тез. докл. СПб., 1998. Т. 1. С. 29–39.
- Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М., 1982. С. 38–45.
- Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветий. 1. Описательный метод и концепция синфлоресценции Вильгельма Тролля // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 3. С. 129–147.
- Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: современное состояние // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1991. Т. 12. С. 39–98.
- Курченко Е.И. Синфлоресценция *Agrostis tenuis* (Poaceae) и морфологическая природа частей цветка и

- зародыша злаков // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 10. С. 18–27.
- Курченко Е.И., Седых И.Б.** Морфология соцветий полевиц (род *Agrostis* L.) и ее связь с систематикой рода // Бюл. МОИП. 1996. Т. 101, вып. 3. С. 54–67.
- Маевский П.Ф.** Флора Средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. 600 с.
- Мамаев С.А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М., 1973. 283 с.
- Международный** классификатор СЭВ рода *Triticum* L. Л., 1984. 84 с.
- Неуймин С.И.** Система изменчивости пшеницы эфиопской (*Triticum aethiopicum* Jakubz.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1991. 19 с.
- Неуймин С.И., Монтиле А.И., Шавнин С.А.** Модель сжатия совокупности эпигенетических признаков растений в виде интегрального показателя // Электрон. журн. "Математическая биология и биоинформатика". 2007. Т. 2, № 1. С. 154–159.
- Неуймин С.И., Темирбекова С.К., Кошелева Е.А.** Новый подход к анализу пространственно-ориентированных параметров генеративной сферы (на примере рода *Agropyron* Gaertner) // Культурные растения для устойчивого сельского хозяйства в XXI веке (иммунитет, селекция, интродукция: к 110-летию академика ВАСХНИЛ и Россельхозакадемии М.С. Дунина. М., 2011. Т. 4, ч. 2. С. 270–273.
- Неуймин С.И., Шмырин Н.Н.** Новый подход к формализации структурных подразделений растительной системы // Популяционная экология и интродукция растений: Сб. науч. трудов. Вып. 2. Екатеринбург, 2003. 232 с.
- Никифоров А.Р.** Соцветие *Silene jailensis* N.I. Rubtsov (*Caryophyllaceae*) // Черномор. бот. журн. 2011. Т. 7, № 2. С. 126–131.
- Николенко В.В.** Структура соцветий декоративных сортов рода *Fragaria* // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2010. Вып. 3. С. 102–109.
- Расторопша** пятнистая / В.А. Куркин, Г.Г. Запесочная, Е.В. Авдеева и др. Самара, 2010. 118 с.
- Флора СССР.** Т. XXVIII. М., 1963. С. 227–228.
- Troll W.** Die Infloreszenzen. Bd. I. Yena, 1964.
- Troll W.** Die Infloreszenzen. Bd. II. 1. Yena, 1969.