

УДК 581.4 : 582.949.27

БАЙКОВА Елена Валентиновна

**РОД *SALVIA* L. (LAMIACEAE):
СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ**

03.00.05 — “Ботаника”



АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Работа выполнена в Центральном сибирском ботаническом саду Сибирского отделения РАН, г. Новосибирск.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Розита Яковлевна Пленник;
доктор биологических наук, профессор
Александр Павлович Меликян;
доктор биологических наук, профессор
Ирина Ивановна Гуреева.

Ведущая организация — Главный ботанический сад РАН.

Защита состоится "10" июня 2003 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 003.058.01 при Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск-90, 630090.

Факс: (383-2) 301-986.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

Автореферат разослан "30" апреля 2003 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Ершова Э.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Монографическое исследование отдельных таксонов является одним из наиболее фундаментальных подходов в изучении биологического разнообразия. Род Шалфей (*Salvia*) — крупнейший в семействе *Lamiaceae*, включает около 900 видов, распространенных в Евразии, Африке и Америке (Mabberley, 1987). Широкое распространение и многообразие условий обитания способствовали становлению многочисленных структурных типов в вегетативной и репродуктивной сферах шалфеев. Однако, представления о морфологической эволюции рода не разработаны, так как специального исследования в этой области до сих пор не проводилось.

Система рода Шалфей в мировом масштабе предложена Дж. Бентамом (Bentham, 1833, 1876) и усовершенствована Дж. Брике (Briquet, 1897). Проведенные в последние полтора столетия исследования показали, что многие диагностические признаки внутривидовых таксонов требуют уточнения. Необходимость совершенствования системы рода делает актуальным осмысление морфологического разнообразия шалфеев на качественно новом уровне — на основе комплексного анализа морфологических признаков, с учетом их функциональной обусловленности и онтогенетической динамики. Особое внимание необходимо уделить установлению морфо-функциональных корреляций между частями цветка, высоко специализированного вследствие адаптации к различным группам опылителей.

Представления о структуре разнообразия биоты неполны без учета биоморфологической составляющей (Криволицкий, 1998; Павлинов, 2001), что делает особенно актуальным исследование спектров жизненных форм крупных родов с широкими ареалами, таких как *Salvia*. В литературе отражены результаты биоморфологических исследований лишь нескольких его видов (Бодруг, 1970, 1971; Вандышева, 1971; Магомедов, 1972; Исакова, 1972, 1974; Берко, 1974а, 1974б; Шевченко, 1974; Каламбет, 1981, 1983, 1984, 1985, 1987). Необходимо выявление структурных закономерностей организации биоморф, их возрастной динамики, выявления направлений эволюции и построения системы жизненных форм, что является одним из основных аспектов монографического исследования любого таксона (Серебряков, 1955). Задача воссоздания гипотетической предковой биоморфы актуальна в связи с более общей проблемой соотношения между древесными и травянистыми формами.

Сравнительный анализ морфологических признаков с учетом эколого-исторических особенностей видов чрезвычайно важен для оценки их адаптационных возможностей и обоснования перспективности их интродукции (Культиасов, 1953, 1963, 1967; Пленник, 1976; Мазуренко, 2001). В роде Шалфей немало хозяйственно ценных растений — декоративных, лекарственных, пряно-ароматических, эфирномасличных, жиромасличных, медоносных. Исследование их биолого-морфологических особенностей при интродукции — актуальный прикладной аспект сравнительно-морфологического анализа рода.

Цель и задачи исследования.

Цель работы — сравнительно-морфологический анализ рода Шалфей в эволюционном аспекте.

Выполнение поставленной цели требует решения ряда задач:

1. Дать обзор таксономической структуры рода, его современного ареала и условий обитания.
2. Выявить спектр жизненных форм шалфеев, установить основные направления их эволюции, разработать биоморфологическую систему рр^{тп}

3. Изучить структурные особенности побеговых и корневых систем, их формирование в онтогенезе, описать архитектурные модели.

4. Выполнить анализ признаков цветка как единого морфо-функционального комплекса; особое внимание уделить строению андроя и его преобразованиям в онтогенезе и филогенезе.

5. Изучить на модельных объектах структуру поверхности эремов, соотнести полученные данные с географическим распространением и систематическим положением видов.

6. Выявить разнообразие трихом в роде Шалфей, установить таксономическую значимость признаков опушения.

7. Сформулировать гипотезу исторического развития рода.

Материал и методы. Основу фактических материалов диссертации составляют оригинальные данные по 43 модельным видам Шалфея, интродуцированным в лесостепную зону Западной Сибири лично автором с 1988 по 2002 гг., в том числе 8 видов — в закрытом грунте. Модельные виды в значительной степени отражают таксономическую структуру рода, представляя 11 из 14 секций (по системе Bentham, 1833). Существенная доля материалов получена в результате лабораторных исследований микроморфологических признаков трихом, цветка и тычиночного аппарата, анатомии листьев и корней, ультраструктуры поверхности эремов, химического состава секретлируемых эфирных масел. Разнообразие морфологических признаков в роде Шалфей было изучено на основе анализа гербарных образцов около 600 видов, хранящихся в Санкт-Петербурге (LE), Москве (MW), Томске (TK), Новосибирске (NS, NSK), представляющих различные части ареала рода и все центры его современного разнообразия. В естественных сообществах были исследованы виды, произрастающие в лесостепной зоне Западной Сибири и Европейской части России — *S. stepposa*, *S. deserta*, *S. verticillata*, *S. nemorosa*, *S. pratensis*, *S. nutans*, *S. glutinosa*.

Методологической основой диссертации является сравнительно-морфологический метод в широком смысле в сочетании с эколого-географическим методом. Из более частных подходов наиболее важны: эколого-морфологический, или биоморфологический (Raunkiaer, 1934; Серебряков, 1962, 1964; Серебряков, Серебрякова, 1967; Серебрякова, 1972, 1980; Хохряков, 1975, 1981), учение о структурной организации побегового тела высших растений (Серебрякова, 1971, 1977, 1981; Нухимовский, 1971, 1997; Гатцук, 1974, 1994; Мазуренко, Хохряков, 1977, 1991; Савиных, 2000), концепция “архитектурных моделей” (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978), типологический подход к анализу структуры соцветий (Troll, 1964, 1969; Кузнецова, 1985, 1987, 1992, 1998; Weberling, Troll, 1998). Выявление хода и основных направлений эволюции тех или иных органов и структур, механизмов и модусов их преобразований основывалось на эволюционно-морфологическом методе (Северцов, 1935, 1939; Шмальгаузен 1939; Тахтаджян, 1954, 1964, 1966; Серебрякова, 1983). Эволюционные трансформации рассмотрены нами на основе системного подхода (Тахтаджян, 1998). Интродукционные исследования проводились в соответствии с классическими методами — эколого-исторического анализа, флорогенетическим, интродукции филогенетическими комплексами (Русанов, 1950; Культиасов, 1953, 1963, 1967; Соболевская, 1963, 1967, 1971; Кормилицын, 1969, 1973, 1977). При выполнении лабораторных исследований, наряду с классическими морфологическими и анатомическими методиками, применялись методы сканирующей электронной микроскопии, газовой хроматографии и хромато-масс-спектрометрии.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту.

1. Шалфеи, распространенные во влажнотропическом климате, имеют жизненные формы, которые не отражены в системе И.Г. Серебрякова (1962). Это обусловило необходимость создания для рода *Salvia* оригинальной биоморфологической классификации. В предлагаемой нами системе “бессезонные” травы рассматриваются в ранге отдела, наряду с отделами древесных, полудревесных растений и “сезонных” трав.

2. В биоморфологической эволюции рода Шалфей, вызванной преимущественно ксерофитизацией и гелиофитизацией, сочетались разнонаправленные процессы: наряду с генеральной линией соматической редукционной трансформации, имело место образование вторично древесных и полудревесных форм. Конвергентное возникновение одних и тех же биоморф в разных филумах отражает адаптивную природу биоморфологических признаков.

3. Филогенез и внутриродовая дифференциация рода *Salvia* определялись формированием различных структурно-функциональных типов венчика и андроя в связи с их мелитофильной или орнитофильной специализацией, лишь в некоторых группах — преобразованиями чашечки. Основное направление трансформации андроя шалфеев вызвано редукцией пыльцевых гнезд и разрастанием стерильных тканей на абаксиальной стороне переднего колена связника.

Научная новизна работы. Впервые проведено монографическое обобщение полученных автором и известных в мировой научной литературе материалов по морфологии рода Шалфей. В комплексном сравнительно-морфологическом исследовании рассмотрен и проанализирован широкий спектр признаков, охватывающий как вегетативную, так и репродуктивную сферы.

Впервые исследованы морфогенез андроя 30 видов рода *Salvia*, ультраструктура поверхности эремов 49 видов. Установлен новый для науки вариант поверхности эремов — неравнокрупносетчатый. Получены новые для науки данные по структуре побеговых систем и соцветий шалфеев, морфологии трихом, особенностям ослизнения перикарпия эремов. Впервые выявлен компонентный состав эфирных масел *S. przewalskii* и *S. moldavica*, сведения о составе масел *S. canariensis* и *S. officinalis* существенно дополнены. Исследован онтогенез и ритмы развития 43 видов при интродукции в условиях Западной Сибири.

На основе полученных результатов впервые построена система жизненных форм шалфеев, предложена классификация трихом, включающая 8 типов и 20 подтипов, выявлены основные направления эволюционной трансформации биоморф, соцветий, цветка, андроя, плодов и трихом шалфеев, сформулирована оригинальная гипотеза эволюционного становления рода *Salvia*.

Практическая значимость. Результаты работы вносят вклад в теоретические разделы ботаники — эволюционную морфологию растений, биоморфологию, учение о структурной организации побеговых систем, могут быть включены в курсы лекций по морфологии и эволюции растений для студентов ВУЗов. Фактические данные могут быть использованы для создания системы рода Шалфей, уточнения таксономического положения видов, составления “Биологических флор” и определителей.

Полученные автором данные позволяют прогнозировать успешность интродукции декоративных и лекарственных видов рода Шалфей. По биоморфологическим характеристикам установлен высокий интродукционный потенциал видов из евра-

зийских секций *Plethiosphace*, *Sclarea*, *Horminum*, *Drymosphace*, *Euryosphace*. Выявленная способность к синтезу эфирных масел свидетельствует о перспективности интродукции в качестве лекарственных растений западносредиземноморских и субсредиземноморских видов из подрода *Salvia*. 27 видов рекомендовано для использования в озеленении в лесостепной зоне Западной Сибири.

Апробация. Результаты исследований были доложены на VII и IX Школах по теоретической морфологии растений (Тверь, 1992; Санкт-Петербург, 2001), Международной научной конференции “Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе” (Краснодар, 1993), Международной конференции “Проблемы дендрологии, садоводства и цветоводства” (Ялта, 1995), Международной конференции “Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор и ботанических учреждениях Евразии” (Киев, 1995), Международной научной конференции “Эволюция архитектуры растений” (Великобритания, Лондон — Кью, 1995), Первой и Второй Международных научных конференциях “Биологическое разнообразие. Интродукция растений” (Санкт-Петербург, 1995, 1999), Первой и Второй Международных научных конференциях по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 1997, 2002), 14 Международном симпозиуме “Биоразнообразие и эволюционная биология” (Германия, Йена, 1999), VI Международной конференции по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 1999), Первой Международной конференции “Биоразнообразие и динамика экосистем в Северной Евразии” (Новосибирск, 2000), Международной конференции по фитоценологии и систематике высших растений (Москва, 2001), XI Международном совещании по филогении растений (Москва, 2003).

Исследования поддержаны грантами Международного научного фонда, РФФИ и молодежным грантом РАН.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 49 работ, включая личную монографию и 14 статей в центральных рецензируемых научных журналах.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, списка литературы, приложения и аннотированного списка видов, рекомендованных в качестве декоративных для лесостепной зоны Западной Сибири. Содержание диссертации изложено на 517 страницах, включая 27 страниц приложения, 61 рисунок и 20 таблиц. Список литературы содержит 613 источников, в том числе 202 на иностранных языках.

Благодарности. Я благодарна судьбе за то, что в мир науки меня ввели прекрасные учителя — московские ботаники, профессора и преподаватели кафедры высших растений МГУ, и среди них — Р.П. Барыкина и В.Н. Тихомиров, светлой памяти которого я посвящаю эту работу. Впоследствии со мной щедро делились своими знаниями и опытом, строго оценивали и поддерживали Р.А. Карпиусова, Т.В. Шулькина, И.М. Красноборов, которым я бесконечно признательна. Критически оценить свою работу мне помогло обсуждение ее положений с Р.В. Камелиным, Л.И. Малышевым, Е.Л. Нухимовским, В.А. Черемушкиной, Р.А. Мастинской. Я признательна кураторам и сотрудникам гербариев научных учреждений Санкт-Петербурга, Москвы, Томска и Новосибирска за предоставленную возможность работы с коллекциями; моим коллегам из ЦСБС — за помощь, консультации и моральную поддержку.

Байкова Е.В. Особенности безрассадной и рассадной культуры декоративных однолетников в лесостепной зоне Западной Сибири // Бюл. ГБС. 1993а. Вып. 168. С. 130–135.

Байкова Е.В. Интродукция декоративных видов шалфея в Новосибирске // Материалы Междунар. научн. конференции “Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы теории и практики. Ч. 1. Краснодар, 1993б. С. 119–122.

Байкова Е.В. Формирование побеговой системы некоторых видов шалфея в ходе онтогенеза // Бюл. ГБС, 1994а. Вып. 169. С. 74–81.

Байкова Е.В. Морфология соцветий некоторых видов рода *Salvia* L. в связи с их жизненными формами // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994б. С. 123–124.

Байкова Е.В. Эколого-исторический анализ рода *Salvia* как основа его интродукции // Бюл. ГБС, 1994в. Вып. 170. С. 15–22.

Байкова Е.В. Новые виды шалфея для озеленения Новосибирска // Информ. листок ЦНТИ. Новосибирск, 1994г. № 561–94. 3 с.

Байкова Е.В. Развитие некоторых видов *Salvia* L. в виргинильном периоде онтогенеза // Материалы Международн. конф. “Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях Евразии”. Киев, 1995а. С. 16–17.

Байкова Е.В. Онтогенез некоторых видов рода *Salvia* при интродукции // Тез. докл. Международн. конф. “Проблемы дендрологии, садоводства и цветоводства”. Ялта, 1995б. С. 48.

Байкова Е.В. Шалфей: красота и здоровье // Цветоводство, 1995в. № 1. С. 8–9. № 2. С. 8–9.

Байкова Е.В. Рассадный и безрассадный способы культуры летников в условиях Новосибирска // Информ. листок ЦНТИ. Новосибирск, 1995г. № 242–95. 2 с.

Байкова Е.В. Биоморфология шалфеев при интродукции в Западной Сибири. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 1996а. 118 с.

Байкова Е.В. Строение соцветий некоторых видов шалфея в связи с их биоморфологией // Бюл. ГБС, 1996б. Вып. 173. С. 90–99.

Байкова Е.В. Интродукция некоторых видов шалфея в Центральном сибирском ботаническом саду // Бюл. ГБС, 1997а. Вып. 174. С. 14–24.

Байкова Е.В. Анатомия листа некоторых видов *Salvia* L. (*Labiatae*) в условиях интродукции // Бюл. Моск. общ-ва испытат. прир. Отд-ние биол., 1997б. Т. 102. Вып. 2. С. 58–64.

Байкова Е.В. Самосев декоративных однолетников в ЦСБС СО РАН // Ботанические исследования Сибири и Казахстана / Сб. научн. тр. Гербария им. В.В. Сапожникова. Вып. 3. Барнаул, 1997в. С. 79–81.

Байкова Е.В. Биоморфологический подход к интродукции родового комплекса шалфей (*Salvia* L.) // Проблемы дендрологии, цветоводства, плодородства / Материалы V междунар. конф. Ч. 2. Ялта, 1997г. С. 10–14.

Байкова Е.В. Исследование жизненных форм и архитектурных моделей в роде *Salvia* (*Lamiaceae*) // Ботан. журн., 1998а. Т. 83. № 9. С. 28–38.

Байкова Е.В. Морфология цветка некоторых шалфеев как отражение его адаптации к опылителям и основа системы рода // Бюл. Моск. общ-ва испытат. прир. Отд-ние биол., 1998б. Т. 103. Вып. 4. С. 52–58.

Байкова Е.В. Интродукция декоративных однолетников в Новосибирске // Бюл. ГБС. 1999а. Вып. 178. С. 76–81.

Байкова Е.В. Основные направления эволюции жизненных форм в роде *Salvia* (*Lamiaceae*) // Тр. VI Междунар. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 1999б. С. 16–17.

Байкова Е.В. Морфология *Salvia patens* (*Lamiaceae*) при интродукции // Биологическое разнообразие. Интродукция растений / Материалы 2 Междунар. научн. конф. С.-Петербург, 1999в. С. 88–89.

Байкова Е.В. Строение и развитие корневых систем некоторых шалфеев в связи с их жизненными формами // Бюл. Моск. общ-ва испытат. прир. Отд-ние биол., 2000а. Т. 105. Вып. 1. С. 27–34.

Байкова Е.В. Разнообразие шалфеев Африки и особенности его формирования // Бюл. ГБС, 2000б. Вып. 181. С. 86–92.

Байкова Е.В. Морфология трихом у видов рода *Salvia* (*Lamiaceae*) // Бюл. Моск. общ-ва испытат. прир. Отд-ние биол., 2001а. Т. 106. Вып. 4. С. 59–71.

Байкова Е.В. Различные типы сходства на примере рода Шалфей (*Salvia* L., *Lamiaceae*) // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия / Тр. IX школы по теоретической морфологии растений “Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений”. С.-Петербург, 2001б. С. 253–255.

Байкова Е.В. Некоторые вопросы эволюции и систематики рода *Salvia* (*Lamiaceae*) // Флора и растительность Алтая / Тр. Южно-Сибирского бот. сада. Т. 6. Вып. 1. Барнаул: Изд-во АГУ, 2001в. С. 5–26.

Байкова Е.В. Основные этапы эволюции рода *Salvia* (*Lamiaceae*) // Тр. Междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. М., 2001г. С. 13–15.

Байкова Е.В. Два пути формирования тычиночного аппарата в подроде *Calosphaea* (*Salvia*, *Lamiaceae*) // Ботан. журн., 2002а. Т. 87. № 3. С. 71–78.

Байкова Е.В. Морфологические особенности плодов некоторых видов рода *Salvia* (*Lamiaceae*) // Ботан. журн., 2002б. Т. 87. № 12. С. 35–48.

Байкова Е.В., Королюк Е.А., Ткачев А.В. Компонентный состав эфирных масел некоторых видов рода *Salvia* L., выращенных в условиях Новосибирска (Россия) // Химия растительного сырья, 2002в. № 1. С. 37–42.

Baikova E.V. Some Trends of Morphological Evolution in the Genus *Salvia* L. (*Lamiaceae*) // Biodiversitat und Evolutionsbiologie. 14 Symposium. Jena, 1999. S. 7.

Baikova E.V. Biomorphological Diversity of *Salvia* (*Lamiaceae*) in West Siberia: Structural and Dynamic Aspects // Proceedings of the First International Conference on Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. V. 2. Novosibirsk, 2000. P. 27–29.