

Сравнительное изучение феноритмики и морфологии внутривидовых таксонов *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. в связи с вопросами их систематики

A comparative study of the phenorhythmic and morphology of the intraspecific taxa *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. in connection with the questions of their systematics

Васфилова Е. С.

Vasfilova E. S.

Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: euvas@mail.ru

Russian Academy of Sciences, Ural Branch, Institute Botanic Garden, Yekaterinburg, Russia

Реферат. Проведено сравнительное изучение морфологических признаков и особенностей сезонного развития типичного лабазника вязолистного (*Filipendula ulmaria* s.str.) и лабазника обнаженного (*F. denudata*) в условиях культуры для выяснения объема различий между данными таксонами. Проведенные исследования подтвердили устойчивость в выравненных условиях культуры диагностического признака, разделяющего *F. ulmaria* s. str. и *F. denudata*, – характера опушения нижней стороны листьев в разные вегетационные периоды при различных погодных условиях. Для всех фенофаз, кроме отрастания розеточных листьев, во многих случаях наблюдалось более раннее их наступление, т.е. статистически достоверное ускорение сезонного развития, у растений *F. denudata* по сравнению с *F. ulmaria* s.str. Полученные результаты позволяют предположить, что характер опушения стеблевых листьев лабазника и коррелирующие с ним феноритмы в значительной степени контролируются генетическими факторами.

Ключевые слова. *Filipendula ulmaria*, *Filipendula denudata*, феноритмика.

Summary. A comparative study of morphological traits and features of the seasonal development of a typical meadowsweet (*Filipendula ulmaria* s.str.) and naked meadowsweet (*F. denudata*) under culture conditions was carried out to determine the extent of differences between these taxa. Studies have confirmed the stability in the leveled culture conditions of the diagnostic trait separating *F. ulmaria* s.str. and *F. denudata*, – the character of the pubescence of the under side of the leaves, in different vegetative seasons under different weather conditions. For all phenophases (except for the growth of rosette leaves) in many cases their earlier onset was observed, i.e. statistically significant acceleration of seasonal development in *F. denudata* plants compared to *F. ulmaria* s.str. The results suggest that the character of pubescence of the stem leaves of meadowsweet and the correlated with it phenorhythms are largely controlled by genetic factors.

Key words. *Filipendula ulmaria*, *Filipendula denudata*, phenorhythmic.

Лабазник вязолистный (aggr. *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., Rosaceae Juss.) – широко распространенное многолетнее травянистое растение, используемое в научной медицине России. В разных органах лабазника накапливаются разнообразные биологически активные вещества, что обуславливает широкий спектр его фармакологической активности (Авдеева, Краснов, 2010).

Данный вид является полиморфным, в его пределах выделяют несколько таксонов, которые различаются по некоторым морфологическим признакам, особенностям экологии и распространения. Существуют различные точки зрения на систематику *Filipendula ulmaria*: одни исследователи выделяют в качестве самостоятельных видов *F. ulmaria* s. str. (типичный лабазник вязолистный), *F. denudata* (J. et C. Presl) Fritsch (лабазник обнаженный) (Юзепчук, 1941; Сергиевская, 1965). Другие рассматривают

F. ulmaria как единый вид и выделяют внутри него подвиды *subsp. ulmaria* Maxim и *subsp. denudata* (J. et C. Presl) Hayek. (Камелин, 2001). Некоторые исследователи (Шанцер, 1989; Маевский, 2006) не выделяют л. обнаженный даже в качестве внутривидового таксона, считая, что это лишь одна из крайних форм изменчивости *F. ulmaria* по особенностям опушения стеблевых листьев; при этом морфологические различия, по их мнению, обусловлены только экологическими причинами.

Генетические исследования с использованием анализа ядерной и хлоропластной ДНК (Шанцер, 2017) не подтвердили самостоятельность *F. denudata*. Однако следует учитывать, что современные методы молекулярной систематики предполагают использование не смысловых участков ядерной, хлоропластной или митохондриальной ДНК, что порой (особенно, при сравнении быстро эволюционирующих таксонов) обуславливает недостаточную эффективность данных методов анализа на видовом, и особенно на подвидовом, уровне. Нередко они не дифференцируют хорошо морфологически различающиеся, но лишь недавно возникшие виды.

Наши исследования морфологических особенностей *F. ulmaria* s. str. и *F. denudata* в природных популяциях на Среднем Урале показали, что *F. denudata* может рассматриваться в качестве формы или вариации (Сушенцов, Васфилова, 2015). Далее было предпринято сравнительное изучение обоих таксонов, в том числе особенностей их сезонного развития в условиях культуры. Как отмечает А. А. Прохоров (2013), культивирование близкородственных таксонов в идентичных условиях (в ботанических садах) позволяет в ряде случаев решить вопрос о выделении вида и является элементом научного подтверждения уникальности вновь описанных таксонов. С этой точки зрения изучение растений *F. ulmaria* s.str. и *F. denudata* в одинаковых условиях среды представляет интерес для выяснения объема различий между этими таксонами.

В Ботаническом саду Уральского отделения РАН в 2013–2016 гг. в одинаковых условиях, на полностью открытых, хорошо освещенных участках выращивали *F. ulmaria* s. str. и *F. denudata*. В 2010 г. были сделаны подзимние посевы семян, собранных в двух «смешанных», т.е. включавших особи *F. ulmaria* и *F. denudata*, природных популяциях (опыт 1). Осенью 2012 г. посеяны семена, собранные в «чистой» популяции, состоящей только из особей *F. ulmaria* s. str., а также в «смешанной» популяции (опыт 2).

Все изучаемые особи маркировали. У каждой особи ежегодно оценивали степень опушения полностью развитых стеблевых листьев для выяснения степени стабильности опушения (в зависимости от условий вегетационного сезона) и корректности отнесения конкретной особи к тому или иному таксону. У растений, выращенных из семян, собранных в «смешанных» популяциях, наблюдалось расщепление в потомстве по типу опушения. В зависимости от характера опушения выделили следующие группы особей:

1. Потомство *F. denudata* (из «смешанных» популяций) с типом опушения листьев *F. denudata*.
2. Потомство *F. denudata* (из «смешанных» популяций) с типом опушения *F. ulmaria* s. str. (единичные особи).
3. Потомство *F. ulmaria* s. str. (из «смешанных» популяций) с типом опушения *F. denudata*.
4. Потомство *F. ulmaria* s. str. (из «смешанных» популяций) с типом опушения *F. ulmaria* s. str.
5. Потомство *F. ulmaria* s. str. (из «чистых» популяций) с типом опушения *F. ulmaria* s. str.

На протяжении четырех лет в течение каждого вегетационного периода у каждой особи отмечали сроки наступления ряда фенофаз: отрастание розеточных листьев, отрастание генеративных побегов, бутонизация, начало цветения, начало созревания семян. Обработку фенологических наблюдений проводили по методике Г. Н. Зайцева (1978), дающей возможность проводить статистическую обработку фенологических данных и оценивать достоверность различий между изучаемыми группами особей. Сравнение выделенных групп особей по срокам наступления фенофаз проводили методом однофакторного дисперсионного анализа с использованием программы StatSoft STATISTICA. Для сравнения сроков наступления фенофаз у растений выделенных групп использовали также непараметрический ранговый критерий Краскела-Уоллиса.

Установлено, что у подавляющего большинства особей (89,7 %) тип опушения стеблевых листьев оставался постоянным на протяжении всего периода исследований, несмотря на значительные

различия погодных условий вегетационных сезонов. Это позволяет говорить о высокой стабильности типа опушения стеблевых листьев растений лабазника. Возможно, он в значительной степени обусловлен генетическими факторами.

Выращивание растений проводили на открытом, хорошо освещенном участке. В природных местообитаниях с такими условиями среды преобладают особи л. вязолистного, имеющие развитое опушение стеблевых листьев. Тем не менее в потомстве *F. denudata* в условиях культуры, заметно отличающихся от природных, большинство особей не имело опушения на нижней стороне стеблевых листьев, сохраняя признаки родительской формы в течение ряда сезонов: 78,6 % в опыте 1 и 80,7 % в опыте 2. В потомстве *F. ulmaria* количество растений с типом опушения родительской формы оказалось меньше: 38,5 % в опыте 1, 64,8 % в опыте 2.

При сравнительном изучении особенностей сезонного развития *F. denudata* и *F. ulmaria* проводили статистический анализ только для особей, устойчиво сохраняющих тип опушения на протяжении всего периода исследования (их оказалось подавляющее большинство). Особенно четкие фенологические различия проявились при сравнении растений, устойчиво сохраняющих тип опушения родительской формы (группы 1 и 4, см. выше). По всем фенофазам, кроме отрастания розеточных листьев, наблюдалось ускорение сезонного развития растений *F. denudata* по сравнению с *F. ulmaria* s.str. (табл.). Не отмечено ни одного случая статистически значимого более раннего вступления в какую-либо фенофазу растений л. вязолистного. Особенно показательна в этом отношении фаза бутонизации, которая начиналась у *F. denudata* (группа 1) достоверно раньше, чем у растений *F. ulmaria* s. str. (группа 4) на 3–8 дней. Отмечено ускоренное вступление растений *F. denudata* (группа 1) по сравнению с *F. ulmaria* s. str. (группа 4) и в фазу начала цветения – на 3–7 дней. Как известно, *F. denudata* произрастает в природе обычно в более тенистых и увлажненных местообитаниях, чем *F. ulmaria* s. str. В связи с этим, вероятно, растениям первого таксона достаточно немного меньшей суммы температур для перехода к генеративному развитию; возможно, эта особенность закреплена у них генетически.

Группы 2 и 3 (растения, не унаследовавшие тип опушения родительской формы), как правило, занимают промежуточное положение между группами 1 и 4, не отличаясь от них достоверно по срокам наступления фенофаз.

Заключение. Проведенные исследования подтвердили устойчивость в выравненных условиях культуры диагностического признака, разделяющего *F. ulmaria* s. str. и *F. denudata*, – характера опушения нижней стороны стеблевых листьев – в разные сезоны при различных погодных условиях, а также корреляцию характера опушения с феноритмами (темпом развития в течение сезона). Тип опушения стеблевых листьев у 89,7 % особей оставался постоянным на протяжении всего периода исследований в условиях культуры. При выращивании на хорошо освещенном участке, в условиях, способствующих развитию опушения, в потомстве *F. denudata* большинство особей (78,6–80,7 %), тем не менее, не имело опушения листьев, сохраняя признаки родительской формы. В потомстве *F. ulmaria* s. str. количество растений с типом опушения родительской формы составляло 38,5 %–64,8 %. Это позволяет говорить о стабильности признака опушения стеблевых листьев растений лабазника и обусловленности его, в значительной степени, генетическими факторами.

Для всех фенофаз, кроме отрастания розеточных листьев, в ряде случаев наблюдалось более раннее их наступление, т.е. статистически достоверное ускорение сезонного развития, у растений *F. denudata* по сравнению с *F. ulmaria* s.str. Полученные результаты позволяют предположить, что характер опушения стеблевых листьев лабазника и коррелирующие с ним феноритмы в значительной степени контролируются генетическими факторами. С другой стороны, отмечаемое массовое расщепление семенного потомства у *F. ulmaria* s.str. показывает, что имеется свободное и массовое скрещивание *F. denudata* и *F. ulmaria* s.str., а поэтому эти расы могут быть признанными лишь вариациями, но не самостоятельными видами.

Работа выполнена по теме «Теоретические и методологические аспекты изучения и оценки адаптации интродуцированных растений природной и культурной флоры», номер государственной регистрации: АААА-А17-117072810010-4.

Таблица

Сроки наступления различных фенофаз у растений *F. denudata* и *F. ulmaria* s.str. (группы 1 и 4, сохранившие тип опушения родительских таксонов)

Таксон	Год	Отрастание розеточных листьев	Отрастание удлинённых побегов	Бутонизация	Начало цветения	Начало созревания семян
Опыт 1 (посев 2010 г. из «смешанных» популяций)						
<i>F. denudata</i>	2013	19 апреля ± 1 день	24 мая ± 1 день	11 июня ± 1 день	2 июля ± 1 день	28 августа ± 2 дня
<i>F. ulmaria</i>		21 апреля ± 1 день	28 мая ± 2 дня	19 июня ± 3 дня	9 июля ± 2 дня	1 сентября ± 4 дня
<i>F. denudata</i>	2014	18 апреля ± 1 день	20 мая ± 1 день	7 июня ± 1 день	4 июля ± 1 день	31 августа ± 1 день
<i>F. ulmaria</i>		17 апреля ± 1 день	23 мая ± 2 дня	10 июня ± 3 дня	9 июля ± 3 дня	13 сентября ± 4 дня
<i>F. denudata</i>	2015	16 апреля ± 1 день	16 мая ± 1 день	4 июня ± 1 день	26 июня ± 1 день	29 августа ± 1 день
<i>F. ulmaria</i>		18 апреля ± 1 день	23 мая ± 2 дня	9 июня ± 2 дня	1 июля ± 2 дня	1 сентября ± 3 дня
<i>F. denudata</i>	2016	13 апреля ± 1 день	11 мая ± 1 день	1 июня ± 1 день	25 июня ± 1 день	22 августа ± 1 день
<i>F. ulmaria</i>		14 апреля ± 1 день	13 мая ± 2 дня	9 июня ± 3 дня	30 июня ± 2 дня	23 августа ± 2 дня
Опыт 2 (посев 2012 г. из «чистых» <i>F. ulmaria</i> s.str. и «смешанных» популяций)						
<i>F. denudata</i>	2014	21 апреля ± 1 день	25 мая ± 1 день	12 июня ± 1 день	7 июля ± 1 день	31 августа ± 2 дня
<i>F. ulmaria</i>		22 апреля ± 1 день	28 мая ± 1 день	15 июня ± 1 день	9 июля ± 1 день	31 августа ± 2 дня
<i>F. denudata</i>	2015	17 апреля ± 1 день	21 мая ± 1 день	10 июня ± 1 день	1 июля ± 1 день	2 сентября ± 1 день
<i>F. ulmaria</i>		16 апреля ± 1 день	22 мая ± 1 день	16 июня ± 1 день	4 июля ± 1 день	8 сентября ± 1 день
<i>F. denudata</i>	2016	18 апреля ± 1 день	17 мая ± 1 день	9 июня ± 1 день	29 июня ± 1 день	25 августа ± 1 день
<i>F. ulmaria</i>		20 апреля ± 1 день	18 мая ± 1 день	12 июня ± 1 день	2 июля ± 1 день	28 августа ± 1 день

ЛИТЕРАТУРА

- Авдеева Е. Ю., Краснов Е. А.** Биологическая активность *Filipendula ulmaria* (Rosaceae) // Растительные ресурсы, 2010. – Вып. 3. – С. 123–130.
- Зайцев Г. Н.** Фенология травянистых многолетников. – М.: Наука, 1978. – 149 с.
- Камелин Р. В.** Род 3. Лабазник, Таволга – *Filipendula* Mill. // Флора Восточной Европы. – С-Пб.: «Мир и семья», 2001. – Т.10. – С. 314–317.
- Маевский П. Ф.** Флора средней полосы европейской части России. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 600 с.
- Прохоров А. А.** Ботанические сады – инструмент проверки реальности биоразнообразия // Современная ботаника в России: труды XIII съезда РБО и конф. «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна». – Тольятти: Кассандра, 2013. – Т. III. – С. 161–162.
- Сергиевская Е. В.** Подрод *Ulmaria* Moench рода *Filipendula* Adans. на территории СССР и распространение его видов // Арёалы растений флоры СССР. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. – С. 179–190.

Сушенцов О. Е., Васфилова Е. С. Изучение внутри- и межпопуляционной изменчивости и взаимосвязи таксонов *Filipendula ulmaria* s.l. на Среднем Урале и в Южном Зауралье // Ботанический журнал, 2015. – Вып. 7. – С. 710–720.

Шанцер И. А. О географической изменчивости и эволюции *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. и близких видов // Бюл. МОИП, 1989. – Т. 94, вып. 6. – С. 59–69.

Шанцер И. А. Систематика и филогения рода *Filipendula* (Rosaceae): морфолого-географический метод В. Л. Комарова и молекулярная филогенетика // Систематика и эволюционная морфология растений: Материалы конф., посвящ. 85-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова (31 января – 3 февраля 2017 г., Москва). – М.: МАКС Пресс, 2017. – С. 435–439.

Юзенчук С. В. Род Лабазник – *Filipendula* Adans. // Флора СССР: в 30 т. / под ред. В.Л. Комарова. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – Т. 10. – С. 279–289.