

УДК 581.766

**И.А. Савинов,
К.С. Байков****I. A. Savinov
K.S. Baikov****АНАЛИЗ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ В РОДЕ *EUONYMUS* L.
(CELASTRACEAE R. BR.) С ПОМОЩЬЮ МЕТОДА SYNAP****THE ANALYSIS OF PHYLOGENETIC RELATIONS IN THE GENUS *EUONYMUS*
(CELASTRACEAE R. BR.) USING SYNAP METHOD**

В работе проанализирована история формирования современных взглядов на систему крупного рода цветковых растений – *Euonymus* L. s.l. Выявлены трудности в интерпретации родства близких видов, для разрешения которых предлагается сохранить традиционное для этого рода деление на видовые ряды, секции и подроды. Определены примитивные и продвинутое признаки, позволяющие судить о специализации отдельных представителей рода. Используя современный компьютерный алгоритм SYNAP (версия 500), осуществлена реконструкция филогенетического развития *Euonymus*. Полученная схема свидетельствует о необходимости сохранения многих таксономических решений, предложенных более ранними монографами рода (Th. Loesener, T. Nakai, Я.И. Проханов, R. Blakelock, Т.Г. Леонова).

Бересклет (*Euonymus* L. s. l.) принадлежит к числу крупных родов цветковых растений и включает около 200 видов вечнозеленых и листопадных деревьев и кустарников умеренных, субтропических и отчасти тропических областей земного шара. Необходимость дальнейшей разработки вопросов систематики и филогении этого рода связана в первую очередь с тем, что он является весьма полиморфным, а общепризнанной системы его до сих пор не существует. За последние 70 лет опубликован ряд важных обработок рода *Euonymus* (Nakai, 1934, 1941; Loesener, 1942; Проханов, 1949, 1960; Blakelock, 1951; Леонова, 1974), авторы которых весьма различно понимают взаимоотношения видовых рядов, секций и даже подродов. Недавно появилась работа J.S. Ma (2001), в ней автор дает свое видение системы рода, включающей 2 подрода, 5 секций и 129 видов.

Понять, какие же проблемы существуют в современной таксономии рода и где искать их истоки, поможет предлагаемый ниже краткий исторический очерк развития воззрений на его систему.

Период искусственных систем рода. Род *Euonymus* впервые был выделен и описан Ж. Турнефором (Tournefort, 1700). Впоследствии он был принят К. Линнеем (Linne, 1753), который в первом издании “Species Plantarum” дал ему латинский диагноз и стал автором названия рода, согласно формальным требованиям Международного кодекса ботанической номенклатуры (2001). К концу XVIII века были описаны семь видов бересклетов, шесть из них приведены в первой монографии рода (Hellenius, 1786). В ней автор разделил род на две группы по числу членов цветка. Эта была первая искусственная система рода *Euonymus*.

Переход к естественным системам рода. Накоплению новых сведений о роде мы обязаны в первую очередь работам Ж.-Б. Ламарка (Lamarck, 1790) и О.П. Декандоля (Candolle de, 1825). О.П. Декандоль разделил бересклеты на три группы по географическому принципу: европейские, североамериканские, азиатские. Параллельно и независимо от него Блюме (Blume, 1825) сгруппировал бересклеты по форме коробочки в две секции: с почти угловатыми плодами (fr. subangulatus) и с лопастными плодами (fr. lobatus). Важно подчеркнуть, что в целом к началу XIX века род был изучен еще крайне слабо. В первую очередь это было связано со скудностью сведений о восточноазиатских представителях – ведь именно там находится крупнейший центр современного видового разнообразия бересклетов.

Период разделения рода на несколько самостоятельных родов. В работах середины и второй половины XIX века проявилась тенденция к разделению рода *Euonymus* на несколько самостоятельных родов. Р. Уайт (Wight, 1839) принял индийский *E. grandiflora* Wall. в качестве рода *Lophopetalum*. Пресль (Presl, 1844) возвел *E. pendula* Wall. в особый род *Vuenumus* C. Presl. В 1894 г. Pierre отнес последний к новому роду *Pragmotropa* Pierre, а *E. grandiflora*, *E. latifolia*, *E. japonica*, *E. echinata* и некоторые другие – к *Pragmotessara* Pierre. Н.С. Турчанинов (Turczaninow, 1858) выделил *E. alata* в самостоятельный род *Melanocarya* Turcz. по признаку глубокого расчленения коробочки. Эти факты подтверждают большой полиморфизм признаков бересклетов и необходимость использования комплексного подхода при разработке системы рода.

Параллельно шло дальнейшее накопление фактического материала и расширение сведений о составе рода. В течение XIX – начала XX вв. были выявлены и описаны многочисленные новые виды, преимущественно из Восточной Азии (Wallich, 1824; Lawson, 1875; Шмидт, 1874а, б; Brandis, 1874; Franchet, Savatier, 1876, 1879; Maximowicz, 1881; Forbes, Hemsley, 1888; Sprague, 1908).

Период становления современных взглядов на систему рода. Одним из первых ботаников, применившим комплексный подход в систематике рода, был французский ученый Н. Baillon (1858, 1877). Он использовал признаки строения и положения семязачатков, строения цветка и плода, морфологии вегетативных органов. Ему удалось правильно отразить естественную группировку видов, приняв мелкие роды в ранге секций.

Многими последующими исследователями рода было принято предложенное G. Beck (1892) разделение на два подрода – *Euonymus* (преимущественно 4-членные цветки, двухгнездные пыльники, длинные тычиночные нити, прямые семязачатки, корешок зародыша в семени направлен к основанию плода) и *Kalonymus* (5-членные цветки, одногнездные сидячие пыльники, обратные семязачатки, корешок зародыша в семени направлен к верхушке плода).

Французские ботаники Руи и Фуко (Rouy, Foucaud, 1897) по числу гнезд пыльника и способу их вскрывания предложили деление рода на две секции: *Biloculares* Rouy et Fouc. (пыльники двухгнездные, открываются продольно) и *Uniloculares* Rouy et Fouc. (пыльники одногнездные, раскрываются поперечно на верхушке).

В дальнейшем для познания внутривидовой системы бересклета важную роль сыграли работы Т. Nakai (1934, 1941, 1943) и Th. Loesener (1942). Изначально Т. Nakai разделил род на восемь секций: *Pragmotessera* (Pierre) Nakai, *Macrogemutum* Nakai, *Vyenomus* (Presl) Nakai, *Pseudovyenomus* Nakai, *Echinococcus* Nakai, *Penteuonymus* Nakai, *Melanocarya* (Turcz.) Nakai и *Ilicifolia* Nakai. Затем он предложил деление рода на шесть подродов (Nakai, 1943): *Masakia* Nakai, *Ortheuonymus* Nakai, *Melanocarya* (Turcz.) Nakai, *Melanoeuonymus* Nakai, *Vyenomus* (Presl) Nakai, *Turibana* Nakai. В качестве самостоятельного им описан новый род *Genitia* Nakai (*E. tanakae* Maxim., *E. batakensis* Hayata). Позднее он предложил считать самостоятельными родами *Masakia* и *Turibana* (Nakai, 1949).

В работе Th. Loesener (1942) в виде ключа даны признаки 11 секций. Недостатком его системы, впрочем, как и системы Nakai, можно считать отказ от выделения подродов *Euonymus* и *Kalonymus*. Такой же точки зрения придерживалась Т.Г. Леонова (1974). Однако, различия двух подродов столь значительны, что Я.И. Проханов (1949, 1960) принял их как самостоятельные роды. Он предложил также объединить виды в серии (ряды), принятые впоследствии другими исследователями. Важно отметить, что R. Blakelock (1951), а позднее и Т.Г. Леонова (1974), приняли многие из таксономических решений Т. Nakai и Th. Loesener.

На этом фоне определенный контраст представляет последняя ревизия рода, выполненная J. Ma (2001). Автор сохраняет два подрода, предложенных G. Beck (1892), однако оставляет только пять (!) секций для 129 видов. Его подрод *Kalonymus* включает единственную секцию *Kalonymus*, а подрод *Euonymus* – секции *Melanocarya*, *Echinococcus*, *Ilicifolia* и *Euonymus*. Следуя общей традиции (Loesener, 1942; Blakelock, 1951; Ding Hou, 1962, и др.), J. Ma считает важнейшими признаками в систематике бересклетов особенности строения плода. Пять секций в разработанной им системе рода характеризуются определенной формой коробочки (шаровидная, шиповатая, лопастная, угловатая, крылатая). Весьма неожиданно на фоне предшествующих работ решена в монографии J. Ma проблема вида. Так, согласно мнению большинства специалистов, род *Euonymus* включает около 200 видов, тогда как у Ma – их всего 129. Многие хорошо знакомые виды (*E. bungeana* Maxim., *E. fortunei* (Turcz.) Hand.-Mazz., *E. leiophloea* Stev., *E. maximowicziana* Prokh., *E. miniata* Tolm., *E. pauciflora* Maxim., *E. sacrosancta* Koidz., *E. semiexserta* Koehne, *E. sieboldiana* Blume, *E. velutina* (C.A. Mey.) Fisch. et C.A. Mey.) отнесены в синонимы¹. Кроме того, J. Ma не использует категорию видовых рядов, признаваемую другими монографами рода, активно пропагандировавшуюся у нас в стране академиком В.Л. Комаровым (1940) и его школой. По мнению В.Л. Комарова, понятие подрода чисто морфологическое и служит для удобства, тогда как видовой ряд – понятие филогенетическое (цит. соч., с. 62).

¹ По мнению одного из авторов настоящей статьи (И.С.), Ma недостаточно уделил внимание российским коллекциям, и в первую очередь, – БИН РАН (LE), где хранятся типовые образцы многих видов бересклетов.

И далее: “метод рядов дает понятие о ходе эволюции, и оформление флор и монографий по этому методу позволяет нам восстановить тот естественный процесс расчленения организмов путем расхождения признаков, процесса приспособления к среде...”. В.Л. Комаров подчеркнул, что при делении рода на подроды, секции, параграфы и пр. получается весьма неясная картина взаимоотношений между видами. “И везде она разрешается удовлетворительно, если применить единственный основанный на дарвиновском законе расхождения признаков метод выявления видовых рядов” (там же, с. 192). При этом для В.Л. Комарова таксономические единицы выступают в качестве реальных этапов пройденного организмами исторического пути (там же, с. 193).

По мнению Р.В. Камелина, “метод эволюционных рядов В.Л. Комарова есть выдающееся достижение филогенетической систематики, ибо его основная мысль – построение системы филогенетических отношений “от вида, снизу доверху” – глубоко прогрессивна” (Камелин, 1973, с. 17). Мы разделяем мнение Р.В. Камелина и считаем необходимым использовать этот подход при построении системы рода *Euonymus*. Кроме того, у нас нет никаких оснований отказываться от установившейся среди монографов бересклета традиции выявления и описания видовых рядов.

Отказ от выделения видовых рядов объясним исходя из современных тенденций развития таксономии высших растений, связанных с использованием между видами и подродами только категорий секции и подсекции. В таком случае категория “ряд” применяется при монотипической концепции вида. В своей обработке семейства Celastraceae для “Флоры Восточной Европы” Н.Н. Цвелев (2004) выделил восемь секций рода *Euonymus*, при этом ряд *Nanевonymus* (Loes.) Blakel. секции *Pseudovyenomus* Nakai возведен в ранг секции *Nanевonymus* (Blakel.) Tzvel. С этим решением трудно согласиться: секция *Pseudovyenomus* с рядами *Pseudovyenomus*, *Semenivianae* и *Nanевonymus* четко выявляется по таким признакам, как сидячие двугнездные пыльники, четырехлопастная коробочка, наличие частичного (купуловидного, чашевидного или гребешковидного) присемянника. Отличия ряда *Nanевonymus* от двух других – зимующие листья и форма роста (стелющиеся кустарники).

Наконец, совсем недавно была опубликована статья с описанием 30 видов бересклетов, культивируемых в Центральной Европе, с ключом для их определения (Schulz, 2006). Он основан, главным образом, на признаках морфологии плода и семени. Важно подчеркнуть, что во внутриродовой дифференциации (принимаемым секциям, видовым рядам) автор следует более ранним таксономическим традициям, заложенным Th. Loesener, T. Nakai, R. Blakelock и Я.И. Прохановым.

Материал и методы. В настоящее время в распоряжении систематиков есть набор методов филогенетических построений, имеющих хорошую разрешающую способность. В данной работе использован метод филогенетического анализа SYNAP (Байков, 1996, 1999, 2004). Он основан на концепции элементарного эволюционного вектора, который рассматривается как минимальный эво-

люционный шаг, значимый для оценки родственных связей. Выделение и описание элементарного эволюционного вектора представляет собой экспертную оценку морфо-функциональных (и других) преобразований в пределах исследуемой группы. Каждый такой вектор описывается началом (исходный признак) и концом (новый признак), а сложные многошаговые преобразования раскладываются на отдельные векторы. Подготовительный этап включает описание векторов и кодировку признаков для каждого таксона. Затем проводится сортировка таксонов по возрастанию индекса продвинутости (равен сумме новых признаков) и парному их сравнению друг с другом и гипотетическим общим предком. Процедура не предполагает перевода сходств и различий таксонов в суммарные дистанции, поэтому сохраняется возможность анализировать состояние каждого эволюционного вектора на любом этапе сравнения.

Метод позволяет с высокой вероятностью выявлять строгие и нестрогие гомологии, а также отличать их от конвергенции. К нестрогим гомологиям можно отнести и случаи проявления закона гомологических рядов (Вавилов, 1987).

Метод SYNAP был использован нами при анализе признаков 57 видов *Euonymus*, относящихся к 20 рядам, 12 секциям (по системе Blakelock, 1951, с изменениями Леоновой, 1974). Их перечень приведен в таблице 1. Список вектор-признаков и таксон-признаковая матрица представлены, соответственно, в таблицах 2–3.

Строение репродуктивных органов Celastraceae наиболее информативно для оценки филогении бересклетов, поэтому у всех рассматриваемых нами видов была изучена структура соцветий, плодов и семян. Были проанализированы материалы крупных гербариев (LE, МНА, MW, KW, MOSP, K, E, W), благодаря чему у авторов сложилась более полная картина морфологического разнообразия рода. Предварительные результаты проведенной работы были доложены на Молодежной конференции ботаников Украины во Львове и опубликованы в сборнике тезисов (Савинов, 2002).

Основные результаты. Метод филогенетического анализа SYNAP позволяет определить уникальность возникновения новых признаков, параллельные преобразования, а также реверсии, используя концепцию динамической модели, авторского сценария филогении конкретной группы, влияния признаковой среды и др. На основе детального сравнительно-морфологического анализа рода, оценки функционального значения морфологических признаков, были выбраны 14 элементарных эволюционных векторов, перечень которых для надвидовых таксонов рода *Euonymus* приведен ниже. Метод предоставляет исследователю расширенный набор логических вариантов для кодирования разных комбинаций признаков. Можно выполнить оптимизацию подготовленной матрицы данных (рекомендуется для больших массивов), в результате которой временно исключаются уникальные вектор-признаки, не влияющие на расчет сходства, затем таксоны с одинаковой комбинацией признаков объединяются. Далее рассчитывается значение индекса потенциальной связи (ИПС) и проводится сортировка таксонов по его возрастанию. Построение филогенетической схемы выполнено с

Таблица 1
Исследованные таксоны (система рода принята по R. Blakelock, 1951,
с изменениями Т.Г. Леоновой, 1974)

Подроды	Секции	Ряды	Виды
Kalonymus Beck	1. Cornutae Loes.	Cornuti	1) <i>Euonymus cornutus</i> Hemsl.
	2. Uniloculares Rouy et Fouc.	Latifoliae (Prokh.) Leonova	2) <i>E. latifolia</i> (L.) Mill. 3) <i>E. maximowicziana</i> Prokh. 4) <i>E. dasydictyon</i> Loes. et Rehd.
		Macrogemmum (Nakai) Blakel.	5) <i>E. macroptera</i> Rupr. 6) <i>E. leiophloea</i> Stev. 7) <i>E. monbeigii</i> W.W. Smith 8) <i>E. elegantissima</i> Loes. et Rehd.
		Sachalinensis (Prokh.) Leonova	9) <i>E. sachalinensis</i> (Fr. Schmidt) Maxim. 10) <i>E. porphyrea</i> Loes.
		Oxyphyllae (Prokh.) Leonova	11) <i>E. oxyphylla</i> Miq. 12) <i>E. nipponica</i> Maxim.
Euonymus Beck	3. Illicifolia Nakai	Japonici Blakel.	13) <i>E. japonica</i> Thunb. 14) <i>E. illicifolium</i> Franch. 15) <i>E. hederaceus</i> Champ. 16) <i>E. vagans</i> Wall. ex Roxb. (syn. <i>E. hupehensis</i> Loes.)
	4. Biloculares Rouy et Fouc. (syn. <i>Euonymus</i> Leonova)	Lophocarpae (Loes.) Blakel.	17) <i>E. europaea</i> L. 18) <i>E. czernjaëvii</i> Klok. 19) <i>E. velutina</i> Fisch. et Mey
		Maackianae Leonova	20) <i>E. maackii</i> Rupr. 21) <i>E. bungeana</i> Maxim. 22) <i>E. quelpaertensis</i> Nakai 23) <i>E. semiexserta</i> Koehne 24) <i>E. sieboldiana</i> Blume 25) <i>E. lanceifolia</i> Loes. 26) <i>E. phellomana</i> Loes. 27) <i>E. hamiltoniana</i> Wall. ex Roxb.
	5. Myrianthus (Blakel.) Leonova	Myrianthi Blakel.	28) <i>E. myrianthus</i> Hemsl. 29) <i>E. laxiflorus</i> Champ. 30) <i>E. angulata</i> Wight 31) <i>E. chinensis</i> Lindl. 32) <i>E. cochinchinensis</i> Pierre (syn. <i>E. miyakei</i> Hayata)
	6. Lichiangenopsis Leonova		33) <i>E. nanoides</i> Loes.
	7. Humphrya Leonova		34) <i>E. atropurpurea</i> Jacq.
	8. Pseudovyenomus Nakai	Pseudovyenomus Blakel.	35) <i>E. pauciflora</i> Maxim. 36) <i>E. verrucosa</i> Scop. 37) <i>E. melananthus</i> Franch. et Sav. 38) <i>E. integerrima</i> Prokh.
		Semenovianae Prokh.	39) <i>E. semenovii</i> Regel et Herd. 40) <i>E. przewalskii</i> Maxim.
		Nanevonymus (Loes.) Blakel.	41) <i>E. nana</i> Bieb. 42) <i>E. koopmannii</i> Lauche
	9. Melanocarya (Turcz.) Nakai	Alatae Blakel.	43) <i>E. alata</i> (Thunb.) Sieb. 44) <i>E. sacrosancta</i> Koidz.
		Verrucosoides Leonova	45) <i>E. verrucosoides</i> Loes.
	10. Vyenomus (Presl.) Blakel.		46) <i>E. pendulus</i> Wall. ex Roxb. 47) <i>E. gracillimus</i> Hemsl. 48) <i>E. lawsonii</i> C.B. Clarke ex Prain
11. Echinococcus Nakai	Tuberculati (Loes.) Blakel.	49) <i>E. obovata</i> Nutt. 50) <i>E. americanus</i> L.	
	Echinati (Loes.) Blakel.	51) <i>E. angustatus</i> Sprague 52) <i>E. acanthocarpus</i> Franch. 53) <i>E. hemsleyanus</i> Loes. 54) <i>E. aculeata</i> Hemsl. 55) <i>E. echinata</i> Wall. ex Roxb.	
12. Multiovulatus Loes.	Grandiflori Blakel.	56) <i>E. grandiflora</i> Wall. ex Roxb. ? 57) <i>E. lonicerrina</i>	

Таблица 2

Список вектор-признаков для анализа филогенетических связей
в роде *Euonymus*

1. Вечнозеленые растения (.)	à	Листопадные растения (A)
2. Пыльники 2-гнездные, на длинных тычиночных нитях (.)	à	Пыльники 1-гнездные, сидячие (A)
3. Дополнительные сериальные комплексы в соцветии отсутствуют (.)	à	В соцветии появляются дополнительные сериальные комплексы в виде краевых лучей (A)
4. Столбик при коробочке сохраняется (.)	à	Столбика нет при плоде (A)
5. Шаровидная, нелопастная коробочка (.)	à	Рассеченная, лопастная коробочка (A)
6. Коробочка гладкая, неопушенная, без выростов (.)	à	Коробочка опушенная, с сосочками, шиповидными или крыловидными выростами (A)
7. Многогнездная коробочка (.)	à	В зрелой коробочке выросты 1(2) гнезда (A)
8. Перикарпий многослойный (.)	à	Перикарпий малослойный (A)
9. Механическая ткань в плоде в виде диффузно расположенных групп склерид (.)	à	Механическая ткань формирует эндокарпий (A)
10. Макросклериды эндокарпия формируют единый механический тяж (.)	à	В эндокарпии практически не выражены механические слои (A)
11. Мезокарпий многослойный, не дифференцированный (.)	à	Мезокарпий малослойный, со схизолизигенными полостями, идиобластами с флобафенами (A)
12. Присемянник полностью облекает семя (.)	à	Присемянник частично покрывает семя (чашевидный, гребешковидный и т.д.) (A)
13. Клетки экзотесты квадратно-прямоугольные на поперечном срезе, мелкие (.)	à	Клетки экзотесты очень крупные (A)
14. Тегмен хорошо выражен, 4-5-слойный (.)	à	Тегмен почти не выражен (A)

Таблица 3

Таксон-признаковая матрица для реконструкции филогенеза рода *Euonymus* L.
по методу SYMAP

Вектор-признаки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Cornuti</i>	.	A	A	A	A	A	.	A	A
<i>Latifoliae</i>	A	A	A	A	A	A	.	.	A
<i>Macrogemmum</i>	A	A	A	A	A	A	.	.	A
<i>Sachalinenses</i>	A	A	A	A	A	A	.	.	A
<i>Oxyphyllae</i>	A	A	A	A	A
<i>Japonici</i>	A
<i>Lophocarpae</i>	A	.	.	.	A	A	.	A	A	.	A	.	.	A
<i>Maackianae</i>	A	.	.	.	A	A	.	A	A	.	A	.	.	A
<i>Myrianthi</i>	A	.	.	.	B	A
<i>Lichiangenopsis</i>	A	.	.	.	A	.	A	A	A	A
<i>Humphrya</i>	A	.	.	.	A	A	.	A	A	.	A	.	.	A
<i>Pseudovyenomus</i>	A	.	.	.	A	.	.	A	A	.	A	A	.	A
<i>Semenovianae</i>	A	.	.	.	A	B	.	A	A	.	A	A	.	A
<i>Nanevonymus</i>	A	.	.	.	A	.	.	A	A	.	A	.	.	A
<i>Grandiflori</i>	B	.	.	.	A	A
<i>Alatae</i>	A	.	.	.	A	.	A	A	A	.	A	.	.	A
<i>Verrucosoides</i>	A	.	.	.	A	A	A	A	A	.	A	.	.	A
<i>Vyenomus</i>	A	.	A	A	A	.	A	.	.	A
<i>Tuberculati</i>	A	.	.	.	A	A	.	.	.	A	.	.	A	A
<i>Echinati</i>	A	A	.	.	.	A	.	.	A	A

использованием последней версии компьютерной программы SYNAP (рис.).

Обсуждение результатов и выводы. Секция *Ilicifolia* наиболее примитивна по набору выбранных признаков. Ее индекс потенциальной связи ИПС равен 1 и определяется наличием единственного нового признака по вектору 9 – возникновением выраженного эндокарпия. Данный признак характерен для большинства секций и отсутствует только в секции *Echinococcus* вследствие реверсии. Филогенетически вектор-признак 9 наиболее тесно связан с вектор-признаком 5. На первом этапе моделирования филогении рода по методу SYNAP секция *Ilicifolia* соединяется с секцией *Multiovulatus* (ИПС=2,5). Их ближайший общий предок m01 характеризуется единственным новым признаком 9 и совпадает по признакам с секцией *Ilicifolia*.

На втором этапе моделирования вводится секция *Myrianthus* (ИПС=2,5), которая имеет максимальное значение индекса филогенетической связи с секцией *Multiovulatus* (ИФС=2) за счет нового признака 14 (тегмен почти не выражен). Их ближайший общий предок m02 может рассматриваться как анцестральная форма типового подрода.

Три рассмотренные секции (*Ilicifolia*, *Multiovulatus* и *Myrianthus*) заметно отличаются по значению ИПС от других секций рода. Они образуют группу наиболее примитивных бересклетов, при этом формально все три входят в состав

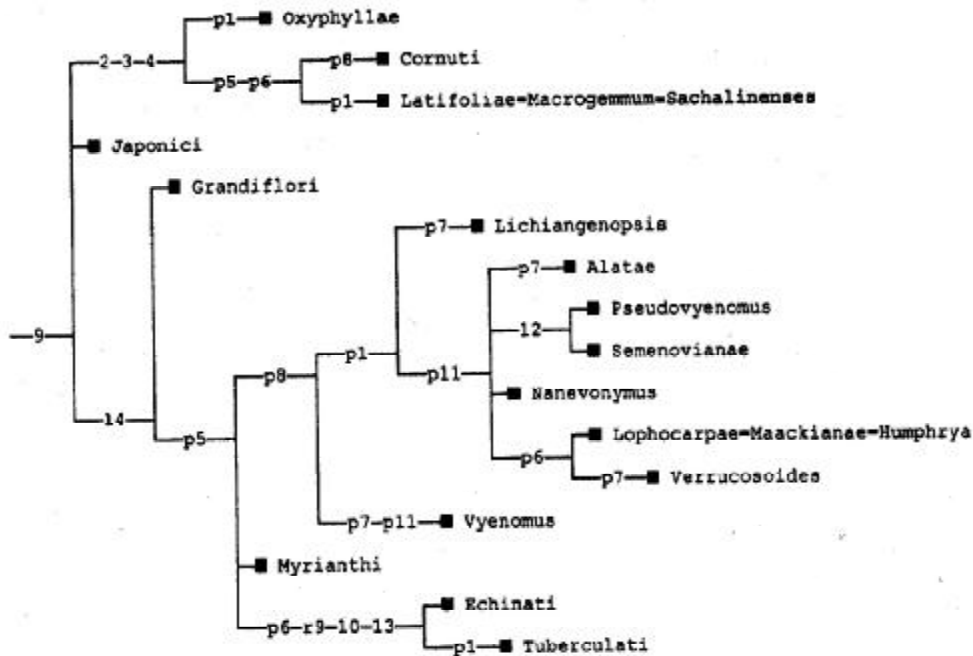


Рис. Филогенетическая схема. Создана по методу SYNAP v. 4.00. Количество вектор-признаков: 14. Количество таксонов: 20. Число филогенетических событий: 26, из них уникальных – 8, параллелизмов – 17, реверсий – 1.

типового подрода. Имеющийся набор признаков не позволяет определить точное положение секции *Ilicifolia* в системе рода. При отсутствии других диагностических признаков следует оставить ее в составе подрода *Euonymus*.

Следующей по возрастанию ИПС рассмотрим секцию *Echinococcus* (ИПС=5,5), ряды *Echinati* (ИПС=5) и *Tuberculati* (ИПС=6). Ряд *Echinati* секции *Echinococcus* объединяется с секцией *Myrianthus*, хотя такое соединение требует реверсии по вектор-признаку 9. Общими в их филогении будут новые признаки 14 и 5 (формирование лопастной коробочки в подрode *Euonymus*). Ряд *Tuberculati* близок к ряду *Echinati* секции *Echinococcus*, отличаясь только листопадностью (новый признак 1). Как будет показано позднее, переход к листопадности происходил параллельно в разных филогенетических линиях рода (по крайней мере, один раз в подрode *Kalonymus* и дважды – в подрode *Euonymus*).

Следующей, в порядке возрастания индекса потенциальной связи, рассмотрим ряд *Oxyphyllae* секции *Uniloculares* подрода *Kalonymus*. Его присоединение к анцестральной форме рода определяется новым признаком 9 (общий для всего рода) и тремя уникальными новыми признаками – 2 (одногнездные сидячие пыльники), 3 (соцветие с дополнительными краевыми лучами) и 4 (столбик при зрелой коробочке отсутствует). Эти признаки строго связаны между собой, образуя единую уникальную комбинацию подрода *Kalonymus* и двух его секций: *Cornutae* и *Uniloculares*. Согласно полученной филогенетической схеме, в подрode *Kalonymus* ряд *Oxyphyllae* отстоит отдельно от трех других рядов секции *Uniloculares* и секции *Cornutae*, что обусловлено шаровидной гладкой голой коробочкой его представителей. Другие три ряда секции *Uniloculares* и секция *Cornutae* соединяются между собой по новым признакам 5 (лопастная коробочка) и 6 (коробочка с выростами, опушенная). Их различают новый признак 8 (малослойный перикарпий), характерный для секции *Cornutae*, и новый признак 1 (листопадность), характерный для рядов *Latifoliae*, *Macrogemmum* и *Sachalinenses* секции *Uniloculares*. Средний ИПС для подрода *Kalonymus* равен 6.6, варьирует между рядами и секциями от 5 до 7.

В подрode *Euonymus* секция *Lichiangenopsis* (ИПС=6) по комбинации новых признаков соединяется с предком m03. Ряд *Nanevonymus* секции *Pseudovuenomus* (ИПС=6) вводится в анализ на следующем шаге процедуры и соединяется с секцией *Lichiangenopsis* через медиану m04. Она характеризуется новыми признаками 1 (листопадность) и 8 (малослойный перикарпий), которые возникают параллельно.

Представители близкой к ним секции *Vuenomus* (ИПС=6) вечнозеленые, поэтому данная секция присоединяется к общему филогенетическому стволу подрода *Euonymus* ближе к его основанию, через медиану m05, которая отличается от медианы m04 отсутствием нового признака 1 (листопадность). Принадлежность ее к указанному подроду подтверждается не только малослойным перикарпием и почти невыраженным тегменом, но и сокращением числа гнезд коробочки до 1–2, а также малослойным дифференцированным мезокарпием, который возникает в секции *Vuenomus* и параллельно в секциях *Biloculares*,

Humphrya, *Melanocarya*, и *Pseudovyenomus*. Малослойный дифференцированный мезокарпий характеризует в целом группу из четырех перечисленных секций. Все они берут начало от медианы m09. При этом ряды *Pseudovyenomus* и *Semenovianae* более тесно связаны друг с другом через медиану m10, которая характеризуется дополнительным новым признаком 12 (присемянник частично окружает семя). Появление выростов и опушения на коробочке (новый признак б) характерно для секций *Biloculares*, *Humphrya* и ряда *Verrucosoides* секции *Melanocarya*. Средний ИПС для подрода *Euonymus* равен 5.7, что ниже соответствующего показателя для подрода *Kalonymus*. При этом значение ИПС для отдельных секций и рядов варьирует от 1 (секция *Ilicifolia*) до 8 (ряд *Verrucosoides* секции *Melanocarya*). По сравнению с подродом *Kalonymus*, подрод *Euonymus* характеризуется большим разнообразием и гетеробатмией признаков.

Параллельное появление многих новых признаков в подродах и секциях в целом подтверждает единство рода *Euonymus* L. s.l. Доля параллельных изменений составляет почти две трети (65%). Наиболее четко филогенетически обособлены: подрод *Kalonymus* (три уникальных новых признака), секция *Echinococcus* в подроде *Euonymus* (два уникальных новых признака), подрод *Euonymus* (один уникальный новый признак), ряды *Pseudovyenomus* и *Semenovianae* в секции *Pseudovyenomus* (один уникальный новый признак). Согласно полученной схеме, требует дополнительного обоснования принадлежность секции *Ilicifolia* к подроду *Euonymus*, поскольку в данной секции отсутствуют новые признаки, характерные для подрода *Kalonymus* и подрода *Euonymus*. В этом случае может быть рассмотрен вопрос о выделении данной секции в самостоятельный подрод. По данному набору вектор-признаков не выявлены отличия секции *Humphrya* от секции *Biloculares*. Это подтверждает необходимость поиска и учета новых филогенетически значимых признаков.

Исследованные 57 видов бересклетов демонстрируют разную степень специализации в структуре их соцветий, плодов и семян, что может служить надежным критерием при выделении секций и видовых рядов (серий). Вместе с тем, как особенности строения цветonoсных побегов, так и анатомия перикарпия и спермодермы подтверждают мнение ряда авторов о необходимости рассмотрения рода *Euonymus* L. в широком смысле, с выделением двух подродов – *Euonymus* и *Kalonymus* Beck.

Структура соцветий всех изученных видов характеризуется значительным постоянством. Для рода в целом характерны простые или сложные многочленные дихазии, занимающие на побегах текущего года пазушное положение. При этом часто происходит специализация кроющих листьев парциальных соцветий, вплоть до образования чешуевидных брактеев. Также наблюдается редукция в числе порядков ветвления, вплоть до одиночных цветков. Важной чертой представителей подрода *Kalonymus* является наличие так называемых краевых лучей в соцветии – дополнительных сериальных комплексов. Характер ветвления соцветий служит важным критерием также при характеристике секций и рядов.

В основании филогенетической схемы рода многие авторы (Blakelock, 1951;

Леонова, 1974) помещали секцию *Picifolia*. Это полностью подтверждается анализом карпологических признаков. Виды этой секции (*E. japonica*, *E. ilicifolium*) характеризуются шаровидными нелопастными коробочками, многослойным (около 25 слоев) перикарпием и слабо дифференцированной семенной кожурой. Очевидно, ее не следует рассматривать в качестве предкового таксона рода. Говоря о примитивных признаках ее представителей, мы лишь подчеркиваем их близость к вымершим анцестральным формам, от которых берут начало современные виды всех секций рода.

Подрод *Kalonymus* традиционно рассматривается как наиболее молодая группа бересклетов, при этом сохранившая ряд специфических черт. Подтверждением этого являются такие их особенности, как одногнездные пыльники, крыло-видные выросты на коробочках как незавершенный переход к анемохории, интенсивная межвидовая гибридизация. Перикарпий представителей ряда *Macrogemmi* (*E. dasydictyon*, *E. latifolia*, *E. leiophloea*, *E. maximowicziana*, *E. monbeigii*, *E. nipponicus*) состоит примерно из 30 слоев; ряда *Cornuti* (*E. cornuta*) – из 13–14 слоев.

Естественную группу образуют виды секции *Euonymus* (*E. europaeus*, *E. bungeanus*, *E. czernjaevii*, *E. hamiltoniana*, *E. maackii*, *E. quelpaertensis*, *E. sieboldiana*, *E. semiexserta*, *E. phellomana*). Коробочки их бескрылые, 4-лопастные, семена целиком покрыты ярким присемянником. В структуре перикарпия имеются общие признаки, в частности, наличие в мезокарпии довольно обширных схизолизигенных полостей (кроме *E. phellomana*), за счет которых уменьшается период морфогенеза плода. На поверхности плода часто выражены сосочковидные выросты или одноклеточные трихомы (*E. europaeus*, *E. czernjaevii*, *E. phellomana*, *E. semiexserta*). Диагностическим признаком для различения рассмотренных видов секции служит структура макросклерейд эндокарпия.

Секция *Pseudovyenomus* включает три близкородственных ряда – *Pseudovyenomus* (*E. pauciflora*, *E. verrucosa*), *Nanevonymus* (*E. koopmannii*, *E. nana*) и *Semenovianae* (*E. przewalskii*, *E. semenovii*). Представители первого ряда легко отличаются черными семенами, наполовину одетыми присемянником; второго – мелкой 4-лопастной коробочкой. Виды ряда *Semenovianae* характеризуется многими специфическими признаками, в частности, гребешковидным присемянником, наличием двух слоев радиально расположенных склерейд в перикарпии (также у *E. nana*), U-образным утолщением клеток экзотегмена в семенной кожуре.

По мнению Р.В. Камелина (1973, с. 300), два среднеазиатских вида бересклета демонстрируют неравноценные связи. Относятся они к одной подсекции в смысле Я.И. Проханова – *Pseudovyenomus*, но к двум различным рядам. *E. semenovii* Regel et Herd. – наиболее распространенный в Средней Азии вид, связанный с чернолесьем и с таежными группировками, входит в группу видов, куда относятся еще четыре расы из Западного и Юго-Западного Китая (от Ганьсу до Юньнани). *E. koopmannii* Lauche имеет более сложные филогенетические

связи. Значение этого вида в Средней Азии меньше и приурочен он, скорее, к таежным группировкам, встречаясь в чернолесье реже. Далее, в Юго-Западном Китае, у него есть, как и у предыдущего вида, вариант – *E. ternifolia* Hand.-Mazz. Но севернее, в трех разорванных участках ареала, распространен еще один вид из этой группы – *E. nana* Vieb. (Восточные Карпаты и Молдавия, Северный Кавказ, горы Центрального Китая). Участки его ареала в значительной мере связываются друг с другом местонахождениями вида на Украине, а третий расположен после значительного перерыва (как, например, у видов рода *Daphne*).

Виды секции *Pseudoyuenumus* демонстрируют четкие родственные связи (подтверждаемые не только сравнительно-морфологическим анализом, но и данными географии и флорогенеза) и не могут быть разделены на большее число таксонов такого же ранга. Также очевидно, что широко понимаемая J. Ma (2001) секция *Euonymus* (включая *Pseudoyuenumus*), является крайне полиморфной и гетерогенной группой и нуждается в разделении на несколько самостоятельных секций, которые признаются другими исследователями (Blakelock, 1951; Леонова, 1974).

Представители секции *Myrianthus* (*E. laxiflora*, *E. myriantha*) отличаются 4-гнездной коробочкой, наличием групп склереид в мезокарпии, хорошо развитым присемянником, сравнительно малослойной (6–7 слоев) спермодермой. У *E. nanoides* (секция *Lichiangenopsis*) сохраняется два гнезда в зрелой коробочке, перикарпий и спермодерма малослойные. У *E. lawsonii* (секция *Yuenumus*) коробочка 4-гнездная, а в перикарпии склереиды расположены радиально. Виды ряда *Alati* секции *Melanocarya* (*E. alata*, *E. sacrosancta*) характеризуются сохранением одного или двух гнезд в зрелой коробочке, малослойным перикарпием (12 слоев), содержащим идиобласты с флобафенами. Представитель близкого ряда *Verrucosoides* (*E. verrucosoides*) имеет одно гнездо в зрелой коробочке.

Благодаря специфическим шиповидным образованиям на коробочках, представителей секции *Echinococcus* (*E. acanthocarpa*, *E. aculeata*, *E. angulata*, *E. echinata*, *E. hemsleyana*, *E. obovatus*) невозможно спутать с другими бересклетами. В качестве важных особенностей следует отметить также ребристую поверхность плода, многослойный мезокарпий, слабую выраженность макросклереид эндокарпия, крупные клетки экзотесты. В целом, секция *Echinococcus* является специализированной группой бересклетов, четко обособленной за счет признаков морфологии коробочки и анатомической структуры перикарпия. Реальность этого таксона у большинства исследователей рода не вызывает сомнений. Распространение близких видов этой секции в Северной Америке и Восточной Азии подтверждает ее древний возраст.

E. atropurpurea Jacq. образует отдельную монотипную секцию рода *Euonymus*. Нами выявлены специфические черты этого вида: мелкие (с жирными маслами) и крупные (флобафен-содержащие) паренхимные клетки мезокарпия, хорошо развитая паренхотеста в семенной кожуре. Своеобразные особенности этого вида связаны с его изолированным развитием в Северной Америке.

Согласно последним исследованиям (Созонова, Трусов, 2004), предста-

вители секций *Euonymus*, *Melanocarya*, *Pseudovyenomus*, *Kalonymus* хорошо различаются анатомической структурой присемянника. Выделены пять типов его структуры, хорошо характеризующие соответствующие секции рода. Первая группа характеризуется 2-слойным присемянником, прямоугольными клетками с мелкими и крупными жировыми включениями, вторая группа – многослойным присемянником, клетками двух наружных слоев мелкими, изодиаметрическими, с мелкими жировыми включениями, внутренних – крупных, вытянутых, с мелкими и крупными жировыми включениями, третья группа – многослойным присемянником, по структуре соответствующем предыдущей группе, но все клетки с мелкими включениями жира, четвертая группа – многослойным присемянником, все клетки одинаковые, крупные, слегка вытянутые, с мелкими и крупными включениями. Была еще выделена пятая группа с многослойным присемянником, клетками наружного слоя мелкими, изодиаметрическими, внутреннего – крупными, вытянутыми, все клетки с равномерно распределенными мелкими жировыми включениями. Он характерен для *E. obovata* Nutt.

При анализе структуры коробочек бересклетов нами выявлены строгие гомологии (появление у видов ряда секций шиповидных или крыловидных выростов) и параллелизмы (формирование у представителей разных секций рассеченных лопастных коробочек). Очевидно, что шаровидную форму плода в ряде *Oxuphyllae* подрода *Kalonymus* и секции *Ilicifolia* подрода *Euonymus* следует рассматривать как конвергенцию, возникшую вследствие реверсии – предковые формы рода имели, по-видимому, нелопастную шаровидную коробочку.

Таксономически значимыми признаками в роде *Euonymus* являются: структура поверхности плода (наличие ребер, шиповидных или крыловидных выростов, папилл, трихом), число клеточных слоев в перикарпии (заметно больше в подрode *Kalonymus*), форма клеток экзокарпия, развитие схизолизигенных полостей в мезокарпии, степень развития механических элементов (макросклерид) в перикарпии, форма клеток экзотесты, степень дифференциации слоев тегмена, содержимое клеток отдельных зон в перикарпии и семенной кожуре. Значимость этих признаков в подродах, секциях, рядах может различаться, что необходимо учитывать при построении системы рода. Несмотря на значительное разнообразие карпологических признаков у разных видов бересклета, все они характеризуются сходной анатомо-гистологической зональностью перикарпия и семенной кожуры, что позволяет рассматривать их в составе рода *Euonymus* L. s.l.

В заключение хочется выразить искреннюю признательность и благодарность коллегам, с которыми авторы имели возможность обсуждать отдельные положения этой работы: А.К. Скворцову, А.П. Меликяну, М.А. Гуленковой, Н.Н. Цвелеву, Л.И. Созоновой и Н.А. Трусову, а также Dr. Jinshuang Ma.

ЛИТЕРАТУРА

Байков К.С. SYNAP – новый алгоритм филогенетических построений // Журн. общей биологии, 1996. – Т. 57, № 2. – С. 165–176.

- Байков К.С.** Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. – Новосибирск, 1999. – 95 с.
- Байков К.С.** Разработка дивергентно-параллельной модели филогенеза полиморфного таксона, основанной на наследовании новых признаков // Сиб. экол. журн., 2004. – № 5. – С. 653–664.
- Вавилов Н.И.** Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. – Л.: Наука, 1987. – 260 с.
- Камелин Р.В.** Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. – Л.: Наука, 1973. – 355 с.
- Комаров В.Л.** Учение о виде у растений (Страница из истории биологии). – М.-Л.: АН СССР, 1940. – 212 с.
- Леопова Т.Г.** Бересклеты СССР и сопредельных стран. – Л.: Наука, 1974. – 132 с.
- Проханов Я.И.** Семейство Celastraceae Lindl. // Флора СССР. – М.-Л.: АН СССР, 1949. – Т. 14. – С. 552–577.
- Проханов Я.И.** Конспект системы бересклетовых СССР. Добавления и изменения // Ботан. матер. герб. Бот. ин-та АН СССР, 1960. – Т. 20. – С. 409–412.
- Савинов И.** О системе рода *Euonymus* L. (Celastraceae R. Br.) по данным сравнительной морфологии репродуктивных органов // Актуальні проблеми флористики, систематики, екології та збереження фіторізноманіття / Матер. конф. молодих вчених-ботаніків України. – Львів, 2002. – С. 112–113.
- Созонова Л.И., Трусов Н.А.** Анатомия присемянников бересклетов // Труды VII Междунар. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М.: МПГУ, 2004. – С. 230–231.
- Цвелев Н.Н.** Сем. Celastraceae R.Br. – Древогубцевые // Флора Восточной Европы. 2004. Т. XI. – СПб.: Наука. – С. 437–449.
- Шмидт Ф.Б.** Амгуно-буреинская флора // Труды Сибирск. эксп. Русск. геогр. об-ва, 2. – СПб., 1874а.
- Шмидт Ф.Б.** Сахалинская флора // Труды Сибирск. эксп. Русск. геогр. об-ва, 2. – СПб., 1874б.
- Baillon H.E.** Celastraceae // Histoire des Plantes. – Paris, 1877. – Т. 6. – S. 1–50.
- Beck M.G., von.** Flora von Nieder-Osterreich. T. 1, 2. – Wien, 1892.
- Blakelock R.A.** A synopsis of the genus *Euonymus* L. // Kew Bull. 1951. – 2. – P. 210–290.
- Blume C.L.** Bijdragen tot de Flora van Nederlandsch Indië. – Batavia, 1825.
- Brandis D.** The Forest Flora of North-West and Central India. – London, 1874.
- Candolle de A.P.** Prodromus systematics Naturalis regni vegetabilis, 2. – Paris, 1825.
- Ding Hou.** Celastraceae I // Flora Malesiana. Ser. I, vol. 6(2). – 1962. – P. 227–291.
- Forbes F.B., Hemsley W.B.** Index florae sinensis, 1. – London, 1888.
- Franchet A., Savatier L.** Enumeratio Plantarum Japonicarum, 1, 2. – Paris, 1876, 1879.
- Hellenius K.N.** De Evonymo. Aboae, 1786.
- Lamarck J.** Dictionnaire encyclopedique methodique Botanique, 2. – Paris, 1790.
- Lawson N.** In: Hooker J.D. Flora of British India, 1. – London, 1875.
- Linne C.** Species Plantarum. Ed.1. – Holmiae (Stockholm), 1753.
- Loesener Th.** Celastraceae // Engler A., Prantl K. Die Naturlischen Pflanzenfamilien, 20b. – Leipzig, Berlin, 1942 – S. 87–197.
- Ma J.S.** A revision of *Euonymus* (Celastraceae) // Thaiszia, 2001. – Vol. 11, № 1/2. – P. 1–264.
- Maximowicz C.** Diagnoses plantarum asiaticarum, IV // Bull. Acad. Sci. – Petersb., 1881 (1882).

Nakai T. Genitia, gen. novum Celastracearum. Systema novum generis *Euonymi* Nipponensis // Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 1934. – Vol. 13. – P. 20–32.

Nakai T. Ordines, familiae, tribi, genera, sectiones, species, variatates, formae et combinationes novae a Prof. Nakai-Takenoschin adhuc et edita. Appendix: Questiones characterium naturalium plantarum. – Tokyo: Imperial Univ., 1943.

Pierre J.B.L. Flore Forestiere de la Cochinchine. – Paris, 1894.

Presl C.B. Botanische Bemerkungen. Abhandl. Bohm. Ges. Wiss., ser. 5, 3. – Praga, 1844.

Rouy G., Foucaud J. Flora de France, 4. – Paris, 1897.

Schulz B. Studien zu den Fruchten und Samen ausgewählter *Euonymus*-Arten // Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges., 2006. – Bd. 91. – S. 127–145.

Sprague T.A. The prickly-fruited species of *Euonymus* // Bull. Miscel. Inform. Kew., 1908. – P. 29–36.

Tournefort J.P. Institutiones rei herbariae. – Parisiis, 1700.

Turczaninow N. Animadversiones in secundam partem herbarii Turczaninowiani, nunc Universitatis Caesariae Charkoviensis // Bull. Soc. Nat. Moscou, 1858. – T. 31. – Part. 2. – S. 379–476.

Wallich N. Flora Indica / *Roxburgh W.*, ed. Carey, 2. Serampore, 1824.

Wang Chen-Hwa. The studies of Chinese Celastraceae // Chinese J. Bot., 1936. – Vol. 1, № 1. – P. 35–68.

Wight R. Descriptions of new or rare Indian Plants / *Arnott G.A.* Ann. Natur. History, 3. – London, 1839.

SUMMARY

The current problems of taxonomy in the genus *Euonymus* are discussed. Some difficulties of interpretation of the relationship in close species are discovered, for its solution we suggest using the traditional division on series, sections and subgenera. Phylogenetic relations between series, sections and subgenera in the *Euonymus* was accomplished with use of last version of the program SYNAP. Using the complex of the most important taxonomic characters in this genus, 14 elementary evolution vectors were formed, and phylogenetic tree was obtained. The limits and relationship of some intrageneric subdivisions of the genus are briefly discussed.

Московский государственный университет прикладной биотехнологии,
г. Москва, 109316, ул. Талалихина, 33.

savinovia@mail.ru

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
г. Новосибирск, 630090, ул. Золотодолинская, 101.

kbaikov@mail.ru

Получено 06.01.2007 г.