

На правах рукописи



Коновалова Ирина Александровна

БИОМОРФОЛОГИЯ *SOLANUM DULCAMARA* S. L.

1.5.9. – Ботаника

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Киров – 2022

Работа выполнена на кафедре биологии и методики обучения биологии Института биологии и биотехнологии федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Вятский государственный университет»

Научный руководитель **Савиных Наталья Павловна**, доктор биологических наук, профессор кафедры биологии и методики обучения биологии Института биологии и биотехнологии ФГБОУ ВО «Вятский государственный университет»

Официальные оппоненты **Гетманец Ирина Анатольевна**, доктор биологических наук, доцент, заведующий кафедрой общей экологии факультета экологии ФГБОУ ВО «Челябинский государственный университет»

Барабанщикова Наталия Сергеевна, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники Института биологии и химии ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет»

Ведущая организация федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина Российской академии наук»

Защита состоится __ 2022 г. на заседании диссертационного совета Д 002.028.01 при федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина Российской академии наук» (ГБС РАН) по адресу: 127279, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4, конференц-зал.
Факс: 8-499-977-91-72.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГБС РАН и на сайте www.gbsad.ru

Автореферат разослан _____ 2022 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



А.С. Рябченко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Биоморфология как учение о жизненных формах организмов, их строении, развитии в онтогенезе, распространении, экологии и эволюции, оформилась в качестве особой отрасли биологического знания в последней четверти прошлого века (Хохряков, 1981).

Один из узловых вопросов этой науки – изучение адаптаций растений к меняющимся условиям среды и способов трансформации жизненных форм (Серебрякова, 1971; Барыкина, 1995; Курченко, 2002; Жмылёв, 2004; Черёмушкина, 2004; Байкова, 2006; Савиных, 2006; Татаренко, 2007; Османова, 2009; Сытин, 2009; Современные подходы..., 2008; Актуальные проблемы..., 2012). Со второй половины XX века активизировались биоморфологические исследования не только наземных, но и водных и прибрежно-водных трав (Мережко, 1979; Савиных, 2003; Лелекова, 2006; Петухова, 2008; Вишницкая, 2009; Мальцева, 2009; Ефремов, 2010; Лапиров, 2012; Лебедева, 2012; Мовергоз, 2012; Шабалкина, 2013; Беляков, 2016; и др.).

Особый интерес представляют таксоны с разнообразным спектром жизненных форм и морфологической пластичностью органов отдельных представителей. Среди них – *Solanum* L. – древнейший род, возникший около 82–86 млн. лет назад (Wikstom et al., 2001; Magallon, 2004), с центром происхождения и видового разнообразия в Южной Америке (D’Arcy 1991; Hunziker, 2001; Кнапп, 2013). Он включает до двух тысяч видов, входит в десятку наиболее богатых по видовому составу родов и признан самым представительным в семействе Solanaceae (Weese & Bohs, 2007). Спектр жизненных форм таксона представлен однолетними и многолетними травами, полукустарниками, лианами, кустарниками, в тропиках – деревьями.

Высокая морфологическая пластичность характерна для видов двух клад (Morelloid и Dulcamaroid) из 13 известных по современной классификации (Bohs, 2005; Weese & Bohs, 2007). Они имеют нетропическое происхождение, широкий ареал и обладают высоким полиморфизмом: у некоторых из них более 50 известных форм (Golas et al., 2010). Наиболее изменчив габитус полудревесной лианы умеренного климата – паслёна сладко-горького (*Solanum dulcamara* s.l.) – представителя клады Dulcamaroid, ставшего объектом нашего исследования. Растения этого вида встречаются в условиях с различным режимом увлажнения в виде нескольких экобиоморф.

Цель работы – выявление поливариантности развития *Solanum dulcamara* на основе биоморфологии для определения механизмов адаптации растений к биотопам с различным режимом увлажнения.

Задачи:

1. Изучить структурную организацию *S. dulcamara*.
2. Описать побегообразование, онтоморфогенез и сезонное развитие *S. dulcamara*, выявить спектр биоморф вида.
3. Установить особенности структурной организации и онтогенеза *S. dulcamara* с позиций поливариантности развития.
4. Выявить адаптации *S. dulcamara* к освоению территорий с различным режимом увлажнения и механическим составом субстрата.

5. Рассмотреть возможные модусы эволюционных преобразований биоморф *S. dulcamara*.

Научная новизна. Впервые описаны особенности структуры, онтоморфогенез, побегообразование, модульная организация, ритм сезонного развития и анатомическое строение отдельных органов *S. dulcamara*. С позиций системного подхода определена основная жизненная форма вида – «вегетативно-подвижный поликарпический явнополицентрический длиннокорневищный симподиально нарастающий лиановидный полукустарник», описаны пять онтобиоморф и четыре экобиоморфы. Установлена морфологическая пластичность и различные типы поливариантности развития *S. dulcamara*. Выявлены способы адаптации растения к условиям с разным режимом увлажнения и механическим составом субстрата, установлены признаки лиан. Показана способность *S. dulcamara* к корнеотпрыскости на подвижных песчаных почвах, формированию в воде особой экобиоморфы «малолетник вегетативного происхождения». Описаны модусы морфологических преобразований биоморф *S. dulcamara*, определены возможные линии их формирования и дальнейшей эволюции.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные данные о морфологии, онтоморфогенезе, жизненных формах, побегообразовании, модульной организации, анатомии отдельных органов *S. dulcamara* дополняют знания основных разделов теоретической ботаники. Заключение о различных типах поливариантности развития, способах адаптации растений на разных уровнях организации, возможных путях и линиях эволюции биоморф расширяют представления об адаптационных способностях и приспособленности растений к меняющимся условиям среды. Сведения о побего- и корнеобразовании у особей *S. dulcamara* в условиях затопления могут быть использованы для расширения представлений об особенностях растения при молекулярных и генетических исследованиях по акклиматизации и адаптации растений. Биоморфологические данные будут полезны для составителей «Биологических флор», региональных определителей растений и флористических сводок, «Онтогенетических атласов». Полученные материалы используются в лекционных, практических, лабораторных занятиях по морфологии, систематике, экологии, биоморфологии и анатомии растений, эволюционному учению, при проведении полевых практик со студентами Вятского государственного университета, экскурсий со школьниками.

Положения, выносимые на защиту. 1. Приспособленность *S. dulcamara* к условиям с различным режимом увлажнения и механическим составом субстрата обусловлены поливариантностью развития особей.

2. Современный спектр биоморф *S. dulcamara* демонстрирует возможные этапы в освоении полудревесными лианами наземной и водной среды.

Апробация результатов. Результаты исследования доложены на 20 научных конференциях: Всероссийской научной школе «Инновационные методы и подходы в изучении естественной и антропогенной динамики окружающей среды» (Киров, 2010 г.); Первой Всероссийской молодёжной научной конференции, посвящённой 125-летию биологических исследований в Томском государственном университете «Фундаментальные и прикладные аспекты

современной биологии» (Томск, 2010 г.); IV Всероссийской конференции с международным участием «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2010 г.); Международной научно-практической конференции «Регионы в условиях неустойчивого развития» (Кострома, 2010 г.); Всероссийской научной конференции «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» (Киров, 2010 г.); XVII Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2010 г.); XVIII Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2011 г.); Международной научно-практической конференции «Регионы в условиях неустойчивого развития» (Кострома-Шарья, 2011 г.); Международной научной конференции, посвященной 110-летию А. А. Уранова «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики» (Кострома, 2011 г.); I Научной конференции «Современная фитоморфология» (Львов, 2012 г.); Школе-семинаре с международным участием «Актуальные проблемы современной биоморфологии» (Киров, 2012 г.); Всероссийской конференции с международным участием «Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий» (Екатеринбург: Гощицкий, 2012 г.); II Международной научной конференции «Современная фитоморфология» (Львов, 2013 г.); XI Всероссийской научно-практической конференции-выставки инновационных экологических проектов с международным участием «Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем» (Киров, 2013 г.); XXI Всероссийской молодежной научной конференции, посвященной 70-летию А. И. Таскаева «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2014 г.); Всероссийской научной конференции с международным участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества) «Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях» (Киров, 2014 г.); Всероссийской научной конференции «Закономерности функционирования природных и антропогенно-трансформированных экосистем» (Киров, 2014 г.); IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова) (Москва, 2014 г.); XV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем» (Киров, 2017 г.); XV Всероссийской с международным участием научно-практической конференции «Экология родного края: проблемы и пути их решения» (Киров, 2020 г.); Всероссийской конференции с участием иностранных ученых «Растительное разнообразие: состояние, тренды, концепция сохранения» (Новосибирск, 2020 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 28 работ, три из них в изданиях, рекомендованных ВАК РФ для защиты кандидатских диссертаций, и одна статья в издании, включённом в международную реферативную базу данных Scopus.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена

на 203 страницах машинописного текста, содержит 55 рисунков и 6 таблиц. Список литературы включает 444 источника, в том числе 140 иностранных.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю, профессору Н. П. Савиных за ценные консультации, помощь и всестороннюю поддержку на всех этапах работы. Искренне благодарю зав. кафедрой экологии и геологии Сыктывкарского государственного университета им. Питирима Сорокина Ю. А. Боброва; сотрудников лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН – А. Г. Лапирова и Е. А. Мовергоз; сотрудников отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН – Л. В. Тетерюк и Б. Ю. Тетерюк; сотрудников Института биологии и биотехнологии Вятского государственного университета – Е. В. Лелекову, С. В. Шабалкину и М. Н. Скоробогатую за разностороннюю помощь при проведении исследования. Сердечно благодарю своих родных и близких за понимание, заботу, терпение и поддержку в ходе выполнения работы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1 Общая характеристика рода *Solanum* L.

Приведён обзор истории изучения рода (Дорофеев, 1955, 1959, 1986; Wikstom et al., 2001; Magallon, 2004), систематики (Linnaeus, 1753; Dunal, 1813, 1816, 1852; Тахтаджян, 1987; D'Arcy, 1972, 1991; Bohs, 2005; Melo et al., 2011; Knapp, 2013; Маевский, 2014), географии (D'Arcy 1991; Hunziker, 2001; Knapp et al., 2004; Agra, 2007; Knapp, 2013; Vorontsova et al., 2013; Kalidass & Panda, 2019), экологии (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Лисицына, Папченко, 2000; Славгородский, 2002), хромосомных чисел (Bennett, 2004; Sultana & Alam, 2007; Melo et al., 2011; Ермишин, 2014;) и практического значения (Растительные ресурсы..., 2011; Мамедов и др., 2012; Kalidass & Panda, 2019; Kaunda & Zhang, 2019). Согласно известным данным и собственным наблюдениям описана морфология растений (Головач, 1973; Knapp, 2013; Маевский, 2014; Kumar et al., 2019) и жизненные формы с позиций биолого-морфологических подходов (De Candolle, 1818; Warming, 1884; Drude, 1887; Raunkiaer, 1905, 1934; Высоцкий, 1915; Linkola, 1922; Du Rietz, 1931; Алёхин, 1936; Раменский, 1938; Зозулин, 1959; Серебряков, 1964; Безделев, Безделева, 2006).

Глава 2 Физико-географическая характеристика районов исследования

Основные полевые исследования проведены на территории Кировской области. Детально описаны её современные границы (Экологическая ..., 2001; Жуйкова, 2009), геологическое строение (Природа ..., 1999), особенности рельефа (Соловьев, 1986; Исупова, 1997; Прокашев и др., 2003; Жуйкова, 2009 а), климата (Френкель, 1997; Прокашев и др., 2003), гидрологического режима (Экология ..., 1996; Кликашева, 1997; Соловьёв, 1997), почв (Прокашев, Охорзин, 1996; Прокашев, 1997), растительности (Фокин, 1929, 1930; Зубарева, 1997; Тарасова, 2007). Приведены сведения о географическом положении,

рельефе, почвах, климате, гидрологическом режиме и растительности Нижегородской (Бакка, Киселева, 2008) и Ярославской (Богачев и др., 1959; Великанов, 1959; Крайнер, Студенов, 1959; Поташов, 1959) областей, где также собирали полевые материалы.

Глава 3 Материал, методы исследования и терминология, используемая при описании объекта

Основные полевые исследования проводили в 2010–2014 гг. на левом коренном берегу р. Вятки. Дополнительные сведения получены в других регионах РФ: на берегу искусственного пруда в пос. Борок Ярославской области, на правом берегу р. Ржавка и в городском парке на песчаных почвах в г. Дзержинск Нижегородской области.

Для уточнения деталей структурной организации *S. dulcamara* в других регионах, исследованы образцы в Гербариях LE, MHA, SYKO, IBIW, NS, NSK, MW, MOSP, TK, SYKT. Всего изучено более 3,5 тысяч гербарных листов из разных географических точек мира (рисунок 1). Различий в структурной организации особей при этом не выявлено. Это свидетельствует о том, что на территории трёх областей в ходе полевых исследований выявлено всё возможное биоморфологическое разнообразие *Solanum dulcamara* s.l.

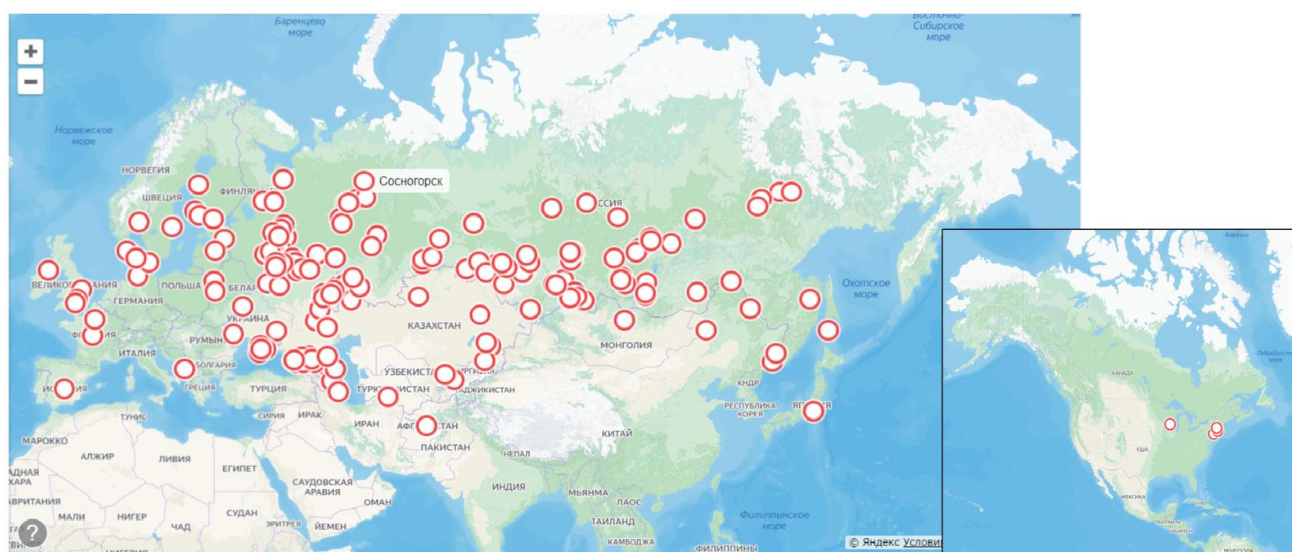


Рисунок 1 – Карта Евразии и Северной Америки: точками отмечены территории изученных гербарных образцов

Во время полевых исследований сообщества характеризовали по общепринятым методикам (Сукачёв, 1928; Шенников, 1964; Ниценко, 1971; Ипатов, Кирикова, 1997) путём закладки временных пробных площадей размером 10×10 м. Ценозы, расположенные узкой полосой вдоль водоёмов, описывали в естественных границах. При описании сообществ указывали координаты, географическое и топографическое положение, тип сообщества, флористический состав по ярусам с указанием фенологической фазы и обилия растений по балльной шкале J. Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1951). Названия типов сообществ даны по преобладающему виду. Всего выполнено порядка 30 геоботанических описаний.

В Кировской области растения изучали каждые 10–15 дней в течение всего вегетационного сезона и трижды за сезон в других регионах. В поле оценивали степень воздействия особей на среду; описывали типы побегов, положение их в пространстве, наличие и тип листьев; определяли морфометрические показатели: число побегов симподиальной оси, число метамеров в составе побегов разных порядков ветвления, ширину и длину листовой пластинки, длину черешка. Часть особей, отдельные побеговые системы и органы растений изымали для морфологического анализа. Всего изучено более тысячи особей, выполнено порядка 300 морфометрических измерений по указанным признакам, проведена их статистическая обработка.

Из каждого ценоза отбирали пробу почвы, определяли её тип, гранулометрический состав, содержание физической глины, уровень pH, массу нитратного азота (NO_3) и обменного аммония (NH_4). Пробы анализировали в лицензированной лаборатории ФГБУ ГЦАС «Кировский испытательный центр».

При камеральной обработке учитывали степень ветвления исходного побега; типы листьев по оси побегов разных порядков; отмечали разнообразие форм листовых пластинок по степени их расчленения; определяли тип соцветия и его положение; изучали строение цветка; описывали тип и ёмкость почек. У подземных органов отмечали тип корневой системы; наличие адвентивных почек; размеры, цвет и степень ветвления стеблеродных придаточных корней; тип, способ нарастания и длительность жизни корневища; размеры слагающих его резидов; наличие почек возобновления и их число. Отдельные структуры побеговых систем изучали с помощью бинокля МСП-1 и Микромед МС-2-ZOOM. Полученные результаты отражали в виде фотографий, схем и рисунков в единой авторской системе условных обозначений (рисунок 2). Анатомию вегетативных органов изучали на срезах со свежего материала под микроскопами Levenhuk D870T и Motic BA 300.

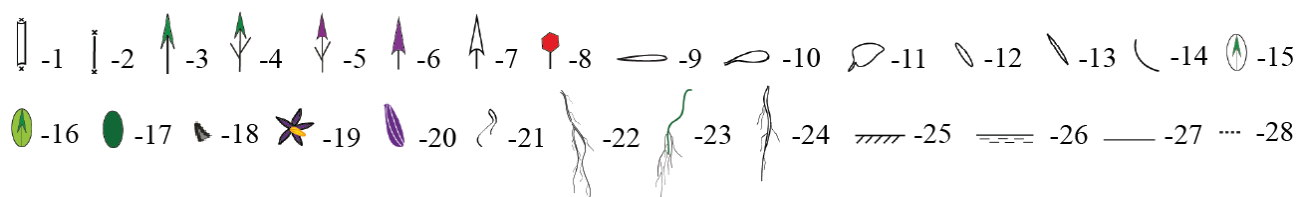


Рисунок 2 – Условные обозначения, используемые в схемах и рисунках: 1 – участок прошлого года; 2 – участок побега текущего года; 3 – нарастающий побег; 4 – вегетативный побег замещения; 5 – вегетативно-генеративный побег замещения; 6 – соцветие в фазе цветения; 7 – соцветие в фазе бутонизации; 8 – плоды; 9 – семядольный лист; 10, 11 – листья ювенильные; 12 – катафилл; 13 – паракатафилл; 14 – лист срединной формации; 15 – почка регулярного возобновления; 16 – добавочная пазушная почка; 17 – нереализованная пазушная почка; 18 – адвентивная почка; 19 – цветок; 20 – бутон; 21, 22 – придаточные корни, развивающиеся в почве; 23 – придаточные корни, развивающиеся в воде; 24 – главный корень; 25 – уровень почвы; 26 – уровень воды; 27 – живые части растений; 28 – отмершие части растений

Жизненная форма растений определена в соответствии с представлениями И. Г. Серебрякова (1962, 1964) и с позиций множественной синтетической классификации (Мейен, 1978; Шорина, 1994; Савиных, 2003 а); биологические типы – по С. Raunkiaer (1905, 1934); экологическая группа – по данным В. Г. Папченкова (1985, 2001, 2003, 2006). Экобиоморфы выделены и описаны согласно представлениям Е. М. Лавренко и В. М. Свешниковой (1965).

Модульная организация особей оценена с позиций Н. П. Савиных (2002, 2007, 2008). Модель побегообразования определена по Т. И. Серебряковой (1981, 1987); структурно-функциональные зоны побегов – по И. В. Борисовой и Т. А. Поповой (1990); цветорасположение – на основе типологического (Troll, 1964, 1969) и комплементарного (Кузнецова, 1985, 1991, 1992) подходов.

Онтоморфогенез *S. dulcamara* описан с позиций М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (1977), а также О. В. Смирновой с соавт. (1976). Тип и особенности онтогенеза изучены по методике Т. А. Работнова (1950, 1969) с дополнениями (Уранов, 1967, 1975; Ценопопуляции..., 1976; Жукова, 1983, 1995). Полученные данные оценены с позиций поливариантности развития растений (Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1995, 2006, 2008, 2010; Нотов, Жукова, 2013, 2016, 2019). Экологические позиции вида выявлена согласно точечным шкалам Н. Ellenberg (1974) и Е. Landolt (1977), амплитудно-оптимумным шкалам Л. Г. Раменского с соавт. (Раменский и др., 1956). Амплитуда экологического ареала установлена по шкалам Д. Н. Цыганова (1983). Модусы морфологической эволюции оценены по А. Л. Тахтаджяну (1954, 1962, 1964), Т. И. Серебряковой (1971, 1983), А. П. Хохрякову (1974, 1975), Н. П. Савиных (1986, 2019). Возможные линии эволюционных преобразований биоморф *S. dulcamara* рассмотрены согласно представлениям Л. Е. Гатцук (1974, 1976).

Глава 4 География, экология, практическое значение и консортивные связи *Solanum dulcamara*

S. dulcamara – евро-западноазиатский бореальный палеарктический вид (Гроссгейм, 1967; Куликов, 2005; Тарасова, 2007; Golas et al., 2010); как заносный и натурализовавшийся распространён в Предкавказье, Средней Азии и Северной Америке (Horvath et al., 1977; Howell, 2008), поэтому современный ареал вида является гларктическим; встречается в лесах разных типов, по кустарниковым зарослям, в сырых местах в степи, по берегам водоёмов и морским побережьям, на низинных болотах и в антропогенно-нарушенных местах обитания. Это гемизврибионт, способный осваивать гидрологически контрастные среды от сухо-лесолуговых до прибрежно-водных. Наплывая на открытую воду, входит в сообщества гигрогелофитов, занимающих низкие уровни береговой зоны затопления и прибрежные отмели на глубине до 20–40 см, и гелофитов на прибрежных мелководьях с глубиной до одного–двух метров (Папченков, 1985, 2001, 2003; Лапиров, 2003).

Наряду с экологическими предпочтениями (Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Цыганов, 1983) на основе известных данных показаны: практическое значение (Kumar et al., 2009; Беленовская, Битюкова, 2011; Sabudak et al., 2015), консортивные связи вида (Lortzing et al., 2016) и

хромосомный состав. *S. dulcamara* – аллогамный диплоидный ($2n = 2x = 24$) вид с размером генома ~ 780 Мб (Bennett, Leitch, 2011). Для него характерна высокая вариабельность диплоидного хромосомного набора: $2n = 24-28, 48, 72$ (Пояркова, 1981; Kiran et al., 2016).

Глава 5 Биоморфология и анатомическое строение отдельных органов *Solanum dulcamara*

5.1 Особенности морфологии

S. dulcamara полиморфен по ряду признаков: опушению вегетативных органов, размеру и расчленённости листовой пластинки, цвету венчика, форме плода. На основе этого выделены особые таксоны: прибрежная форма *S. dulcamara* с крупными сочными листьями указывается как *S. marinum* (Bab.) Rojark. или *S. littorale* Raab. Длиннокорневищные растения с ортотропными побегами и малоцветковыми соцветиями из болотистых районов вокруг горячих источников Азербайджана – *S. kieseritzkii* C.A. Mey. Особи с простыми цельными яйцевидными или широкояйцевидными листьями, шаровидными ягодами и без опушения из Сибири – *S. depilatum* Kitag. (син. *S. kitagawae* Schonb.-Tem.), с опушением – *S. persicum* Willd. ex Roem. & Schult. (Knapp, 2013; Маевский, 2014). Крупноплодные растения из восточной части азиатского ареала – вар. *macrocarpum* L. В Кировской области слабо ветвистая форма *S. dulcamara* с цельными листьями описана как *S. depilatum* Kitag., с простыми цельными листьями – *S. persicum* Willd. ex Roem. & Schult. (Определитель..., 1975).

Изучение образцов *S. dulcamara* и других европейских таксонов показало (Golas et al., 2010) отсутствие между ними и генетических различий, что также подтверждает высокий полиморфизм *S. dulcamara*.

Вегетативная сфера. Корневая система состоит из ветвящихся до второго и более порядков узловых и междоузлиевых придаточных корней, формирующихся в год развития побегов при полегании их на влажный субстрат или затоплении (Журавлёва, Савиных, 2012; Dawood et al., 2013; Zhang et al., 2015).

Побеговая часть образована подземной и надземной частями. В почве и на её поверхности располагается симподиально нарастающее эпигеогенное корневище, в продолжение которого ежегодно формируется комплекс симподиальных осей длиной 4–8 м (рисунок 3). Они образуются по типу итеративного ветвления и акросимподиального нарастания, состоят из серии монокарпических побегов, выходящих по и против движения часовой стрелки. В связи с условиями среды варьирует число побегов в симподиальной оси и степень их ветвления, число метамеров у монокарпических побегов разных порядков (Savinykh, Konovalova, 2019; Konovalova, Savinykh, 2020).

В прибрежьях симподиальную ось образуют один–два монокарпических побега; на суше – до трёх–шести. Вне зависимости от условий среды с увеличением порядка ветвления число метамеров в составе побега этих особей уменьшается в среднем до пяти.

Листорасположение очередное. Листья черешковые, без прилистников, цельнокрайние, опушённые. В основании побега встречаются катафиллы; они сидячие с редуцированной до чешуи листовой пластинкой. Выше расположены

паракатафиллы (терм. по: Шилова, 1988) – переходные структуры между листьями низовой и срединной формаций с обратнойцевидной пластинкой на коротком черешке. Листья срединной формации в акропетальном направлении изменяются от цельных до рассечённых.

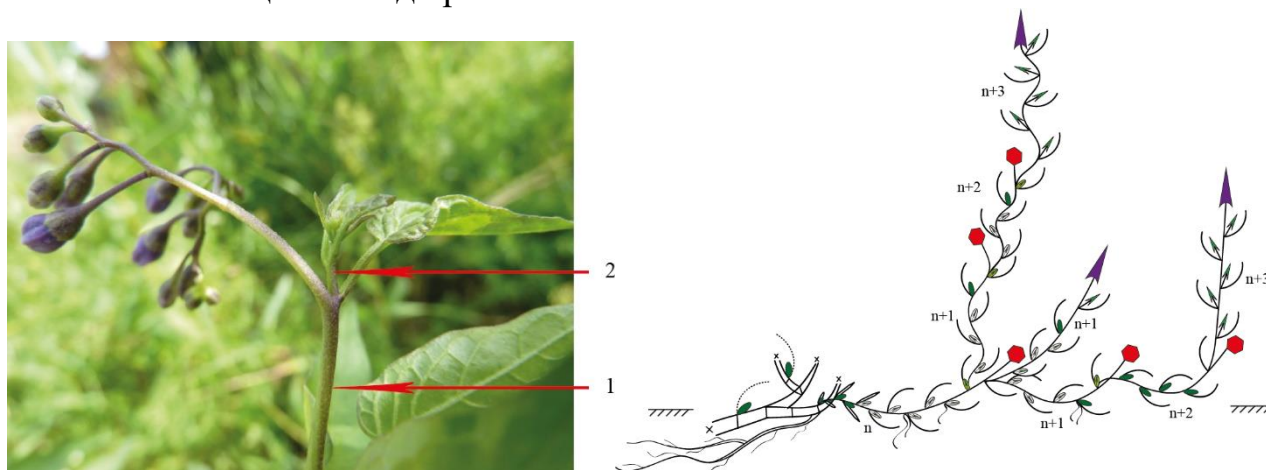


Рисунок 3 – Побегообразование *Solanum dulcamara*: слева – верхушка побега: 1 – побег n-го порядка, 2 – побег n+1 порядка; справа – побеговая система

Вероятно, изменения формы листа происходят в результате влияния освещения и содержания питательных веществ на гормональный баланс (Кнарр, 2013). Под влиянием условий среды происходит неравномерный рост краевой меристемы: она реализуется в отдельных точках листовой пластинки, обеспечивая разную интенсивностью их роста.

Видоизменения формы и размеров органов *S. dulcamara*, их числа в составе побега и побеговых систем демонстрируют морфологическую и размерную поливариантность этого растения, высокую пластичность вида.

Генеративная сфера. Монокарпические побеги заканчиваются соцветием. По W. Troll (Troll, 1964, 1969) цветорасположение *S. dulcamara* – синфлоресценция, основной флоральный элемент которой – неравнобокий дихазий. Нами детально изучено и установлено терминальное по происхождению положение соцветия *S. dulcamara*, которое, как и у других тропических лиан (Нуралиев, 2012), позднее занимает фактически боковое положение (рисунок 3). Поэтому соцветие паслёна интерпретируем как псевдолатеральное эбрактеозное – сложный неравнобокий дихазий, боковые оси которого типологически – монохазии (Журавлева, 2013). Также приводится характеристика цветка и плодов растения.

5.2 Онторморфогенез, побегообразование, модульная организация и ритм сезонного развития *Solanum dulcamara*

В онторморфогенезе *S. dulcamara* выделены четыре фазы с образованием пяти онтобиоморф и четырёх экобиоморф.

Фаза I – формирование семени – начинается с образования зиготы и продолжается до прорастания семени; в результате образуется *онтобиоморфа 1* – семя. Фаза соответствует эмбриональному и латентному периодам онтогенеза; онтогенетическое состояние – покоящиеся семена (se).

Фаза II – формирование одноосного растения – продолжается от прорастания семени весной до конца первого вегетационного сезона; соответствует прегенеративному периоду онтогенеза и включает онтогенетические состояния: проростка (р), ювенильного (j) и виргинильного (v). Имматурное (im) онтогенетическое состояние не выражено. Этот период завершается развитием *онтобиоморфы 2* – вегетативно-неподвижного моноцентрического стержнекорневого моноподиально нарастающего вегетативного травянистого растения (рисунок 4). По О. В. Смирновой с соавт. (1976) – это первичный побег.

Фаза III – кущение – длится 5–7 лет с момента формирования побегов возобновления на резиде одноосного растения до партикуляции особи; сопровождается последовательной сменой двух онтобиоморф: вегетативно-неподвижного поликарпического моноцентрического стержнекорневого симподиально нарастающего прямостоячего полукустарника (*онтобиоморфа 3*) и вегетативно-слабоподвижного поликарпического неявнополицентрического симподиально нарастающего лиановидного полукустарника со смешанной корневой системой (*онтобиоморфа 4*). По О. В. Смирновой с соавт. (1976) это – первичный куст и рыхлый куст соответственно.

Фаза IV – формирование корневищного растения – с момента морфологической дезинтеграции особи в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии до отмирания всех вегетативных потомков. В фазе клона растение существует десятки лет.

В результате партикуляции развивается *онтобиоморфа 5* – вегетативно-подвижный поликарпический явнополицентрический длиннокорневищный симподиально нарастающий лиановидный полукустарник (рисунок 4). С этим габитусом растение существует в течение всего последующего онтогенеза. Это кустящаяся партикула по О. В. Смирновой с соавт. (1976).

Фазы III и IV соответствуют генеративному периоду онтогенеза. Растений, находящихся в постгенеративном онтогенетическом состоянии, в исследуемых сообществах не обнаружено. Онтогенез *S. dulcamara*, согласно представлениям Л. А. Жуковой (1995), неполный и заканчивается многократной партикуляцией особи в зрелом генеративном состоянии (Г-тип). Партикулы испытывают слабое омоложение – на 1–2 онтогенетических состояния (Г1-подтип).

На базе лиановидного полукустарника со смешанной корневой системой (*онтобиоморфа 4*) и длиннокорневищного лиановидного полукустарника (*онтобиоморфа 5*) под действием условий обитания формируется четыре экобиоморфы:

1) при отсутствии опоры – летнезелёный поликарпический вегетативно-подвижный длиннокорневищный полукустарник с приподнимающимися побегами и нормальной полной специализированной морфологической дезинтеграцией (гемикриптофит на суше и гигрогеллофит в условиях переменного увлажнения) (рисунок 4 – Э₁);

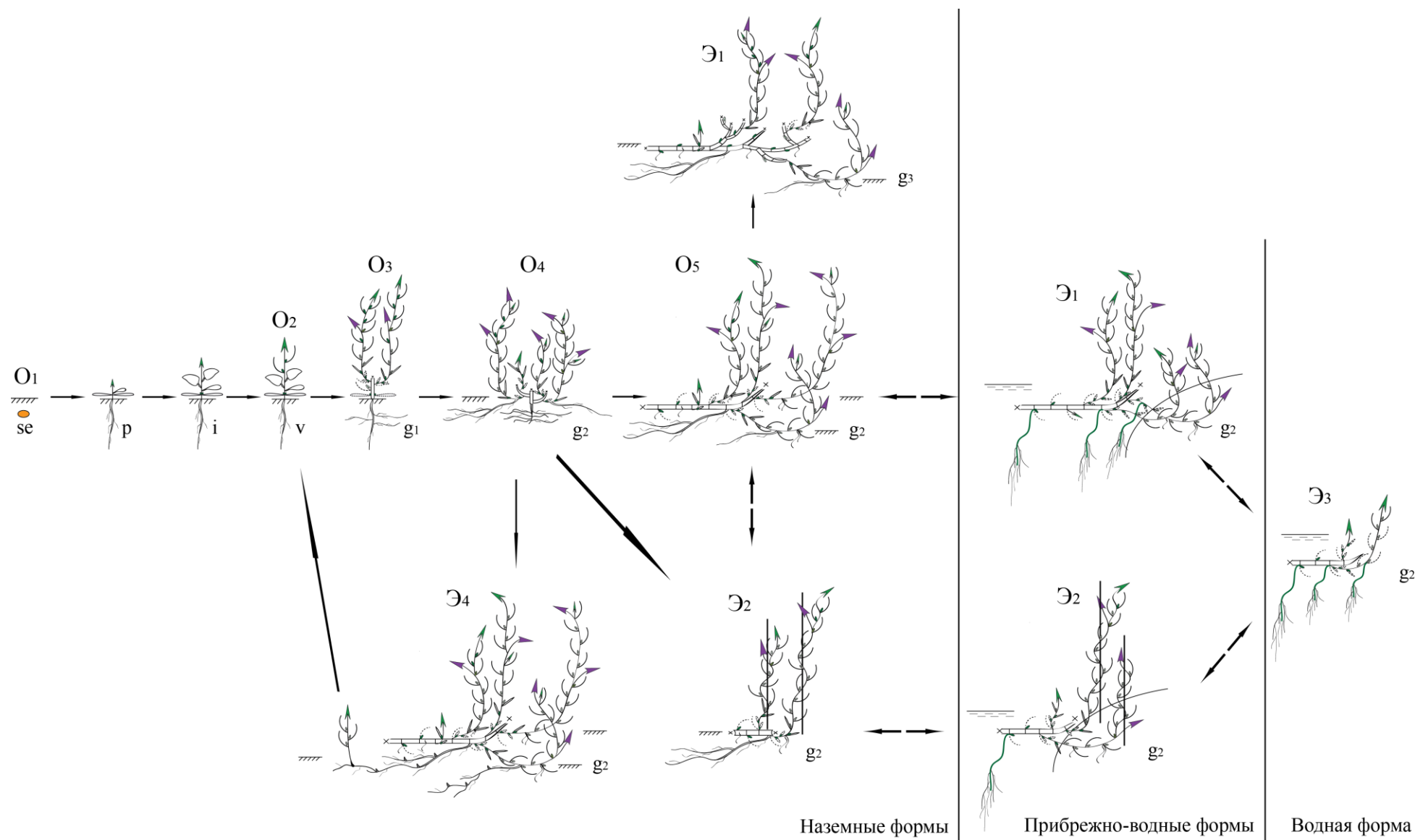


Рисунок 4 – Схема онтоморфогенеза *Solanum dulcamara*: O₁–O₅ – онтобиоморфы; Э₁–Э₄ – экобиоморфы. Вертикальными линиями обозначены границы сред, стрелками – возможные переходы биоморф

2) при наличии опоры в результате нутационных движений побегов – летнезелёная поликарпическая вегетативно-подвижная длиннокорневищная полудревесная лиана с нормальной полной специализированной морфологической дезинтеграцией; микрофанерофит (Журавлёва, Савиных, 2012; Savinykh, Konovalova, 2019) (рисунок 4 – Э₂);

3) в воде – летнезелёный вегетативно-подвижный длиннокорневищный малолетник вегетативного происхождения с ранней полной специализированной морфологической дезинтеграцией; гелофит (рисунок 4 – Э₃);

4) в условиях подвижного песчаного субстрата, редко в воде, – летнезелёный поликарпический вегетативно-подвижный корнеотпрысковый полукустарник с нормальной полной морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит (рисунок 4 – Э₄).

Модульная организация. С позиций модульной организации (Савиных, 2000, 2002, 2006) основной модуль *S. dulcamara*, определяющий габитус взрослого растения, – симподиальная ось из серии монокарпических побегов. Универсальный модуль – монокарпический побег. Описано 29 вариантов (без учёта корней – 12), которые различаются по положению в пространстве, степени ветвления, наличию и типу придаточных корней, степени развития генеративных органов, длительности жизни (моно- и дициклические).

Универсальные модули образованы элементарными метамерами (Барыкина, Гуленкова, 1985), согласно модульной организации (Савиных, 2000, 2002, 2006) – элементарными модулями. Они формируются на основе метамеров с длинным междоузлием, узлом с пазушной почкой, различных по типу листа (катафилла, паракатафилла, листа срединной формации) (рисунок 5 А, Б, В, обозначены зелёным цветом). В разных сочетаниях в зависимости от боковых (тип и наличие листа) и пазушных (почка регулярного возобновления, нереализованная почка, вегетативный побег, вегетативно-генеративный побег, сериальный комплекс) структур они представлены 56 вариантами (без учёта корней – 20) элементарных модулей (рисунок 5).

Наибольшее разнообразие элементарных модулей формируется на основе метамера с длинным междоузлием, узлом с листом срединной формации и пазушной почкой: 33 варианта, без учёта корней – 11 (рисунок 5 В). Это определяется вариабельностью пазушных структур и развитием сериальных комплексов из: 1) вегетативного побега замещения и добавочной пазушной почки (рисунок 5 В₇); 2) вегетативно-генеративного побега замещения и добавочной пазушной почки (рисунок 5 В₈); 3) вегетативно-генеративного и вегетативного побегов замещения (рисунок 5 В₉); и 4) двух вегетативно-генеративных побегов замещения (рисунок 5 В₁₀). Эти модули чаще встречаются в зоне обогащения на монокарпическом побеге (рисунок 6).

Таким образом, *S. dulcamara* обладает структурной (морфологической) поливариантностью на уровне элементарного и универсального модулей, что обеспечивает пластичность основного модуля и встраивание особи в среду.

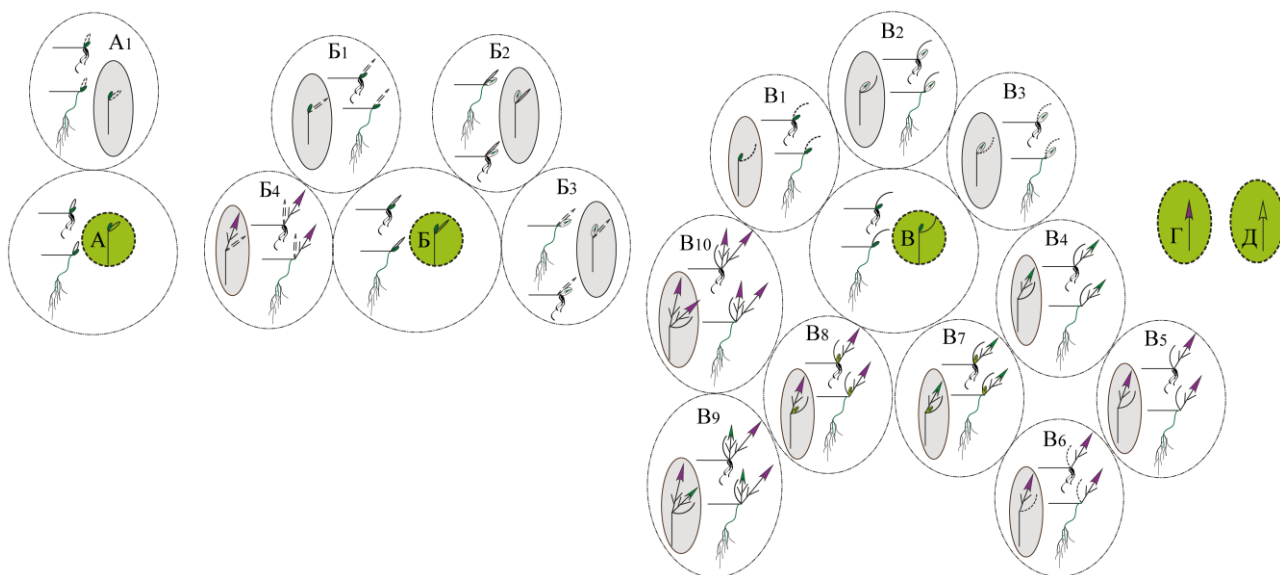


Рисунок 5 – Варианты элементарных модулей *S. dulcamara*. Зелёным цветом обозначены модули, выделенные по типу листа: А – катафилла; Б – паракатафилла; В – листа срединной формации; и терминальной структуры: Г – развитое соцветие (фаза цветения); Д – редуцированное соцветие или в фазе бутонизации; серым цветом отмечены модули, выделенные по типу боковых и пазушных структур; остальные – по типу придаточных корней

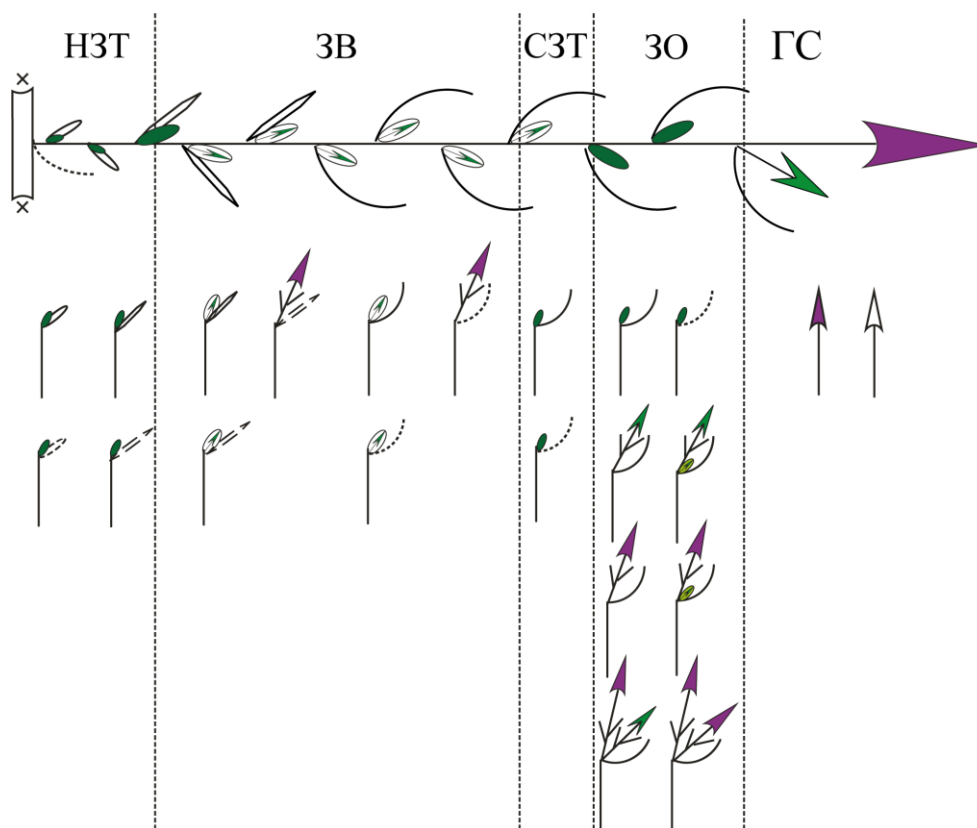


Рисунок 6 – Схема распределения элементарных модулей *S. dulcamara* в пределах монокарпического побега: НЗТ – нижняя зона торможения; ЗВ – зона возобновления; СЗТ – средняя зона торможения; ЗО – зона обогащения; ГС – главное соцветие

В наземных условиях растение встречается обычно в виде полудревесной лианы, полукустарника с приподнимающимися побегами и корнеотпрыскового полукустарника. Корневая система образована ветвящимися до второго и более порядков придаточными корнями длиной до 30 см и более. Подземная побеговая система представлена симподиально нарастающим эпигеогенным корневищем. Надземная часть растения образована непогрузившимися в грунт резидами и побеговыми системами из серии монокарпических побегов, сформировавшихся в текущем году. По происхождению и степени развития выделено три типа таких побегов:

1) монокарпические побеги возобновления (МПВ) развиваются из почек регулярного возобновления на прошлогодних резидях (условно n-го порядка ветвления или исходные);

2) монокарпические силлептические побеги (МСП) формируются при акросимподиальном нарастании из почек обогащения (побеги n+1 и последующих порядков ветвления – побеги замещения);

3) силлептические побеги (СП) вегетативные, по И. Г. Серебрякову (1959) – побеги с неполным циклом развития (побеги последнего порядка ветвления).

Эти побеги имеют разное строение и развитие. МПВ – моноциклические, приподнимающиеся или выющиеся, укореняющиеся, одревесневающие, соответствуют по строению и развитию монокарпическим побегам трав в понимании W. Troll (1964) и И. Г. Серебрякова (1952), Т. И. Серебряковой (1971). В развитии они проходят четыре фазы: почки; вегетативного ассимилирующего побега; бутонизации, цветения, плодоношения; вторичной деятельности. В их строении выделены структурно-функциональные зоны (рисунок 7 а): нижняя зона торможения – НЗТ (один–два метамера с катафиллами и паракатафиллами); зона возобновления – ЗВ (5–7 метамеров с почками возобновления с паракатафиллы и листья срединной формации); средняя зона торможения – СЗТ (один–два метамера с листьями срединной формации, пазушные почки не трогаются в рост); зона обогащения – ЗО (один–два метамера с листьями срединной формации, из пазушных почек которых развиваются силлептические побеги замещения) и главное соцветие (ГС). Они могут быть в виде пяти вариантов универсальных модулей, образованных 37 вариантами элементарных.

МСП – моноциклические монокарпические, приподнимающиеся или выющиеся; с увеличением порядка ветвления у них последовательно исключаются зоны возобновления и торможения; по строению и функциям аналогичны МПВ, но отличаются происхождением, отсутствием покоя почек, меньшим числом метамеров зоны возобновления, метамеров с листьями переходного типа. Зона торможения дополнительно обеспечивает возобновление. Эти побеги представлены 6 вариантами универсальных модулей, сформированных 23 вариантами элементарных.

МСП третьего–четвертого порядков ветвления отмирают осенью целиком, в их развитии нет фазы вторичной деятельности; выражены зоны торможения, обогащения и главное соцветие (рисунок 7 в). У МСП последних порядков ветвления в конце осени трогаются в рост все пазушные почки,

способствуя увеличению ассимилирующей поверхности растения (рисунок 7 г). Они могут быть в виде двух вариантов универсальных модулей, образованных 19 вариантами элементарных.

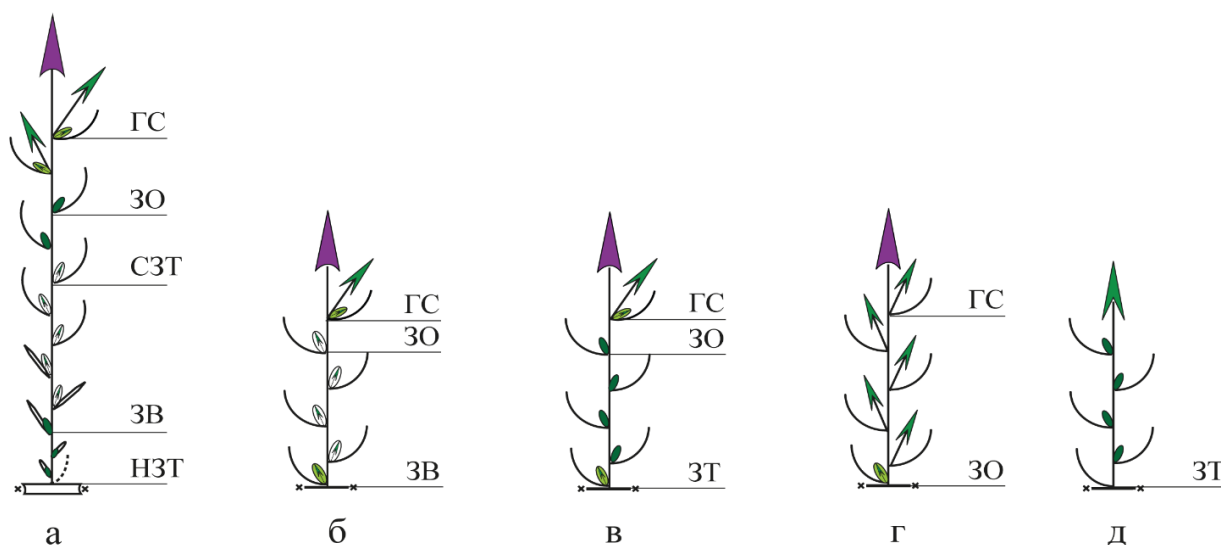


Рисунок 7 – Структурно-функциональная зональность монокарпических побегов *Solanum dulcamara* на суше: а – МПВ (n-го порядка); б – МСП, входящий в состав многолетней оси растения (n+1, n+2 или n+3); в – МСП, отмирающий в конце вегетационного периода (n+2, n+3); г – МСП предпоследнего порядка ветвления (n+3); д – СП (n+4)

Побеги с неполным циклом развития (СП) формируются в самом конце вегетационного сезона. Это – ортотропные побеги замещения последних порядков ветвления, полностью отмирающие во время первых заморозков; как и у МСП, у них выражена только зона торможения. Они представлены одним вариантом универсального и шестью вариантами элементарных модулей.

За один вегетационный период в зависимости от типа производящих резиды побегов и их числа у особи формируются следующие варианты многолетних симподиальных побеговых систем (осей) четырёх–пяти порядков ветвления: 1) из метамеров МПВ, 2) из метамеров МПВ и первого в составе оси МСП (полукустарник с приподнимающимися побегами без опоры), 3) из метамеров МПВ и двух (трёх) последующих МСП (полудревесная лиана). По второму и третьему вариантам формируются оси у корнеотпрыскового полукустарника.

В прибрежно-водных условиях паслён существует в виде трёх экобиоморф: полудревесной лианы, полукустарника с приподнимающимися побегами и малолетника вегетативного происхождения. Корневая система представлена корнями двух типов: стеблеродные придаточные n-го порядка, длиной до 30 см и более, зелёные образуются в толще воды в год формирования побегов; корни второго и больших порядков длиной до 15–20 см, этиолированные, развивающиеся эндогенно в воде и в грунте.

Внутригрунтовая часть – эпигеогенное корневище из системы резидов, которое разрушается на второй–третий год под влиянием активных процессов гниения в воде. Надгрунтовая часть (водная и воздушная) образована

непогрузившимися резидами и побегами текущего года. Среди них тоже встречаются три типа монокарпических побегов.

МПВ подобны таковым у наземных экобиоморф. В прибрежьях они массивнее: содержат до 35 и более метамеров, с толстыми стеблями и более крупными листьями, с большими размерами зоны возобновления (рисунок 8). Они представлены 10 вариантами универсальных и всеми возможными 56 вариантами элементарных модулей. МСП на границе воды и суши становятся дициклическими. МСП, входящие в состав многолетней части оси, встречаются в виде 12 вариантов универсальных модулей, образованных 35 вариантами элементарных; МСП, отмирающие в конце вегетационного сезона, могут быть в виде трёх вариантов универсальных модулей, сформированных 26 вариантами элементарных; СП – двух вариантов универсальных модулей, образованных 9 вариантами элементарных. Из МПВ, МСП и СП формируется симподиальная ось третьего типа. В отличие от наземных экобиоморф, у неё недолго сохраняется морфологическая целостность.

Побеги *в воде* содержат больше метамеров, дольше живут (дициклические), не цветут и формируют симподии-монохазии. По-видимому, отсутствие семенного размножения компенсируется у растений с этой биоморфой (малолетник вегетативного происхождения) ранней морфологической дезинтеграцией и вегетативным образованием потомков.

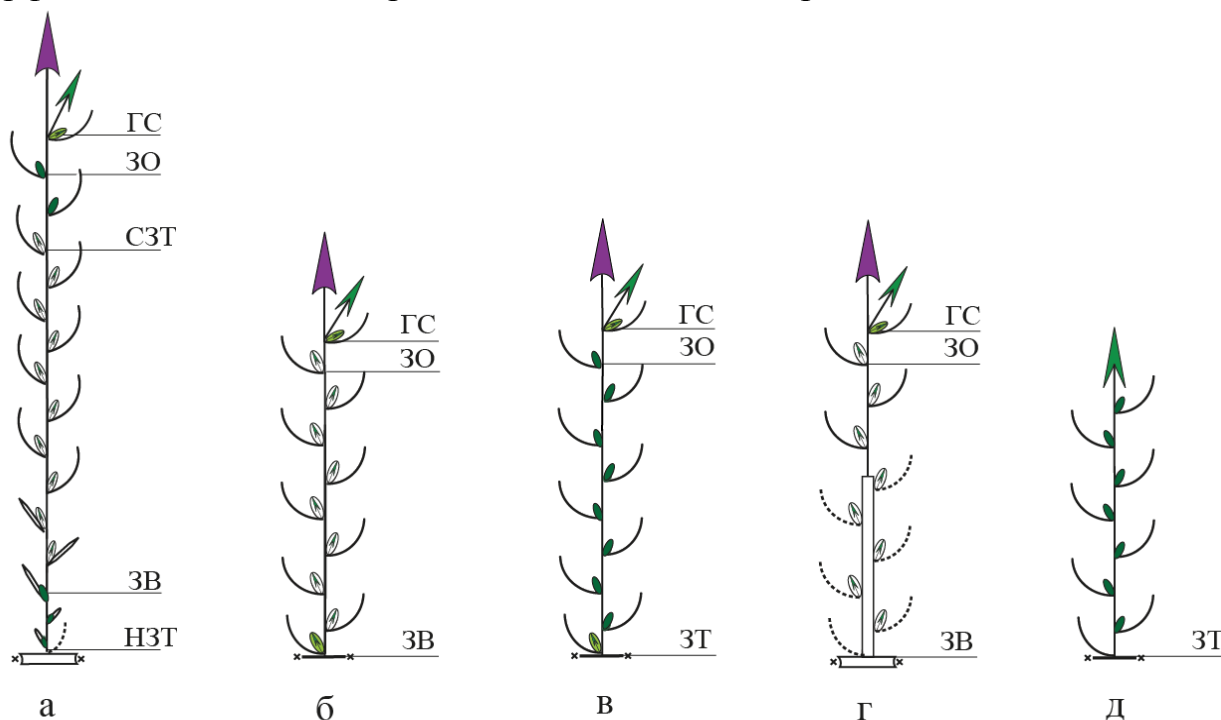


Рисунок 8 – Структурно-функциональная зональность монокарпических побегов *Solanum dulcamara* в условиях переменного увлажнения: а – МПВ (n -го порядка); б – МСП, входящий в состав многолетней части растения ($n+1$, $n+2$ или $n+3$); в – МСП, отмирающий в конце вегетационного периода ($n+2$, $n+3$); г – дициклический МСП ($n+3$); д – СП ($n+4$)

Прибрежно-водные экобиоморфы *S. dulcamara*, по сравнению с растениями суши, обладают бóльшим разнообразием универсального и элементарного модулей. Это определяется повышенной гетерогенностью среды прибрежий и однородностью в водоёмах. Вышесказанное демонстрирует поливариантность размерную и путей онтогенеза растений *S. dulcamara*.

Ритм сезонного развития. В сезонном развитии *S. dulcamara* выявлены все фенологические фазы древесных растений по И. Н. Бейдеман (1954). Сроки их наступления смещаются на более позднее время у особей в прибрежно-водных условиях, что демонстрирует феноритмологическую поливариантность этого вида. Способность растения к итеративному ветвлению, растяжение фаз бутонизации–цветения–плодоношения и развитие силлептических побегов в конце вегетационного периода, свидетельствуют об аperiodичности развития *S. dulcamara* и подтверждают тропическое происхождение рода.

5.3 Анатомическое строение отдельных органов

S. dulcamara обладает рядом адаптаций к условиям повышенного увлажнения на тканевом уровне, свойственных для большинства водных и прибрежно-водных трав. В стебле – 1) склеренхимная обкладка наружной флоэмы; 2) хлорофиллоносная паренхима и центральная воздушная полость; 3) запас зёрен крахмала в клетках коры. У придаточных корней при вторичных изменениях отмечено: 1) длительно сохраняющаяся первичная кора; 2) развитие хлорофиллоносной паренхимы; 3) запас зёрен крахмала. Слабое развитие механических тканей в строении осевых органов, наличие крупных сосудов древесины, окружённых живыми клетками древесной паренхимы, отчасти обеспечивают лиановидную форму вида. Указанные особенности демонстрируют анатомическую поливариантность *S. dulcamara*.

Глава 6 Эволюция жизненных форм *Solanum dulcamara*

6.1 Преобразование биоморф *Solanum dulcamara* в онтогенезе

Учитывая положения основного биогенетического закона, наблюдающиеся изменения габитуса паслёна в онтогенезе можно оценить как преобразования основной биоморфы в ходе эволюции. На основе анализа онтоморфогенеза *S. dulcamara* считаем возможным определить исходную жизненную форму «стержнекорневой прямостоячий полукустарник» (СПП) и следующие модусы вероятных её изменений (рисунок 9). Трансформация СПП в полукустарник со смешанной корневой системой (ПСКС) могла быть обеспечена в результате сохранения структуры сложных побеговых систем исходных форм с пролонгациями (появление придаточных корней) и девиациями (полегание побегов, закручивание стебля); 2) преобразование ПСКС в длиннокорневищный лиановидный полукустарник (ДЛП) при а) аббревиации онтогенеза особи (морфологическая дезинтеграция); б) пролонгации в развитии побега (эпигеогенное корневище) и особи (образование клонов).

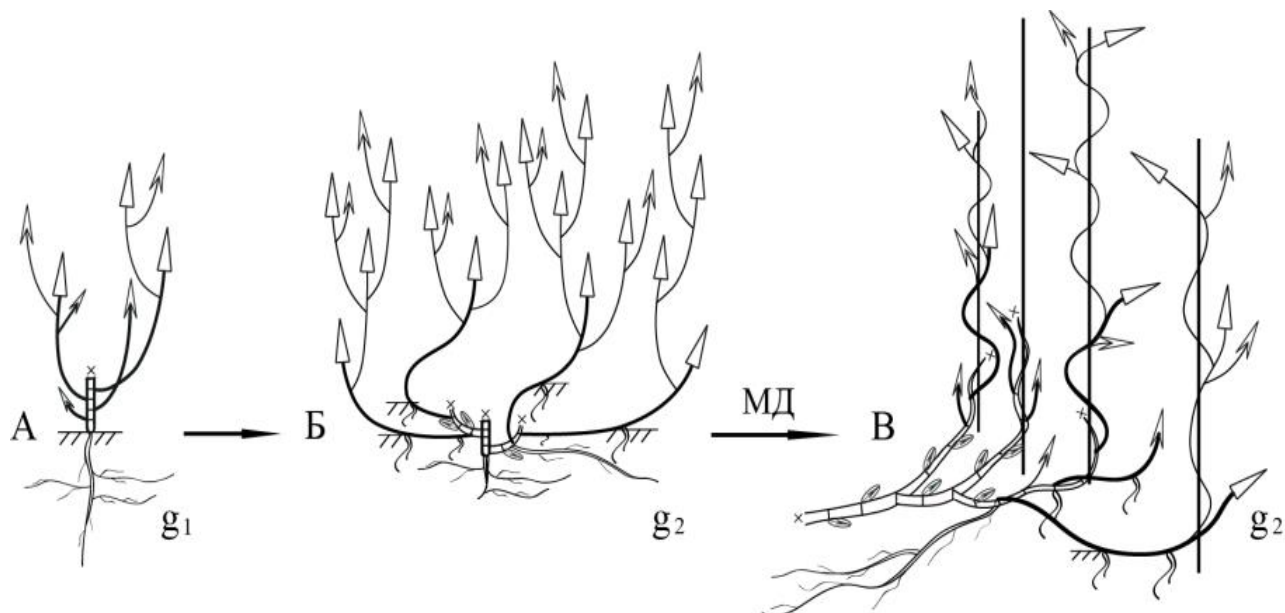


Рисунок 9 – Становление основной жизненной формы *Solanum dulcamara* в онтогенезе: А – стержнекорневой прямостоячий полукустарник (СПП); Б – полукустарник со смешанной корневой системой (ПКС); В – длиннокорневищный лиановидный полукустарник (ДЛП); Г – длиннокорневищный полукустарник с приподнимающимися побегами (ДППП); МД – морфологическая дезинтеграция. Исходные побеги особей обозначены жирными линиями, листья с пазушными структурами не отмечены

Современный габитус *S. dulcamara* демонстрирует ряд особенностей, характерных для лиан: способность стеблей к круговым нутациям; псевдолатеральное соцветие; опережение удлинения междоузлий над ростом листьев в верхней части побега; образование сериальных комплексов; наличие центральной воздушной полости в стебле; слабое развитие механических тканей в строении осевых органов; широкопросветные сосуды. Облик биоморф *S. dulcamara* можно рассматривать как реализацию признаков исходных форм *Solanum* у современных видов Dulcamaroid клады.

6.2 Ксерофильная и гигрофильная линии в эволюции биоморф *Solanum dulcamara*

Изложены представления о возможных изменениях габитуса *S. dulcamara* в рамках ксерофильной и гигрофильной линий эволюции биоморф. При освоении сухих песчаных почв было возможно формирование корнеотпрыскового полукустарника (КП) в результате пролонгации – образование адвентивных почек и корневых отпрысков на придаточных корнях (рисунок 10 Д). Дальнейших преобразований габитуса в направлении формирования трав в этих условиях не выявлено. Поэтому ксерофильную линию эволюции *Solanum* можно считать пока не завершённой.

Гигрофильная линия эволюции (рисунок 10) во многих таксонах цветковых растений завершается формированием однолетников вегетативного

происхождения. В роде *Solanum* эта тенденция также возможна. Основные модусы преобразований: 1) аббревиация а) на уровне побеговых систем (постепенное уменьшение числа МСП в составе оси); б) побега (утрата соцветия); в) особи (ранняя морфологическая дезинтеграция); 2) пролонгации на уровне побега (повышение числа метамеров в составе МСП как компенсация уменьшения их числа) и особи (существование в виде клона). Очевидно, что и эта линия эволюции может быть продолжена.

В условиях сезонного климата от габитусов, подобных современным экобиоморфам *S. dulcamara* возможны дальнейшие адаптации особей в рамках указанных направлений. В ксерофильной линии на подвижных субстратах в соответствии с теми же модусами морфологической эволюции возможно формирование корнеотпрысковых многолетних длиннопобеговых трав с типичными монокарпическими ортотропными или анизотропными побегами. В мезофильной линии на более стабильных субстратах (дерново-подзолистых почвах) – длиннокорневищных травянистых растений с теми же типами побегов. Завершающим этапом гигрофильной линии может стать развитие однолетника вегетативного происхождения (рисунок 10). Модель побегообразования во всех случаях останется симподиальной длиннопобеговой.

Таким образом, происходящие изменения габитуса особей *S. dulcamara* в онтогенезе демонстрируют возможные этапы трансформации жизненных форм у *Solanum* от исходных древесных прямостоячих форм до полудревесных длиннокорневищных лиан. С другой стороны, они показывают возможные будущие преобразования полудревесных лиан в ксерофильной, мезофильной и гигрофильной линиях эволюции. По-видимому, формирование трав в этом роде в условиях современной геологической эпохи в отличие от многих других таксонов цветковых растений пока не завершено.

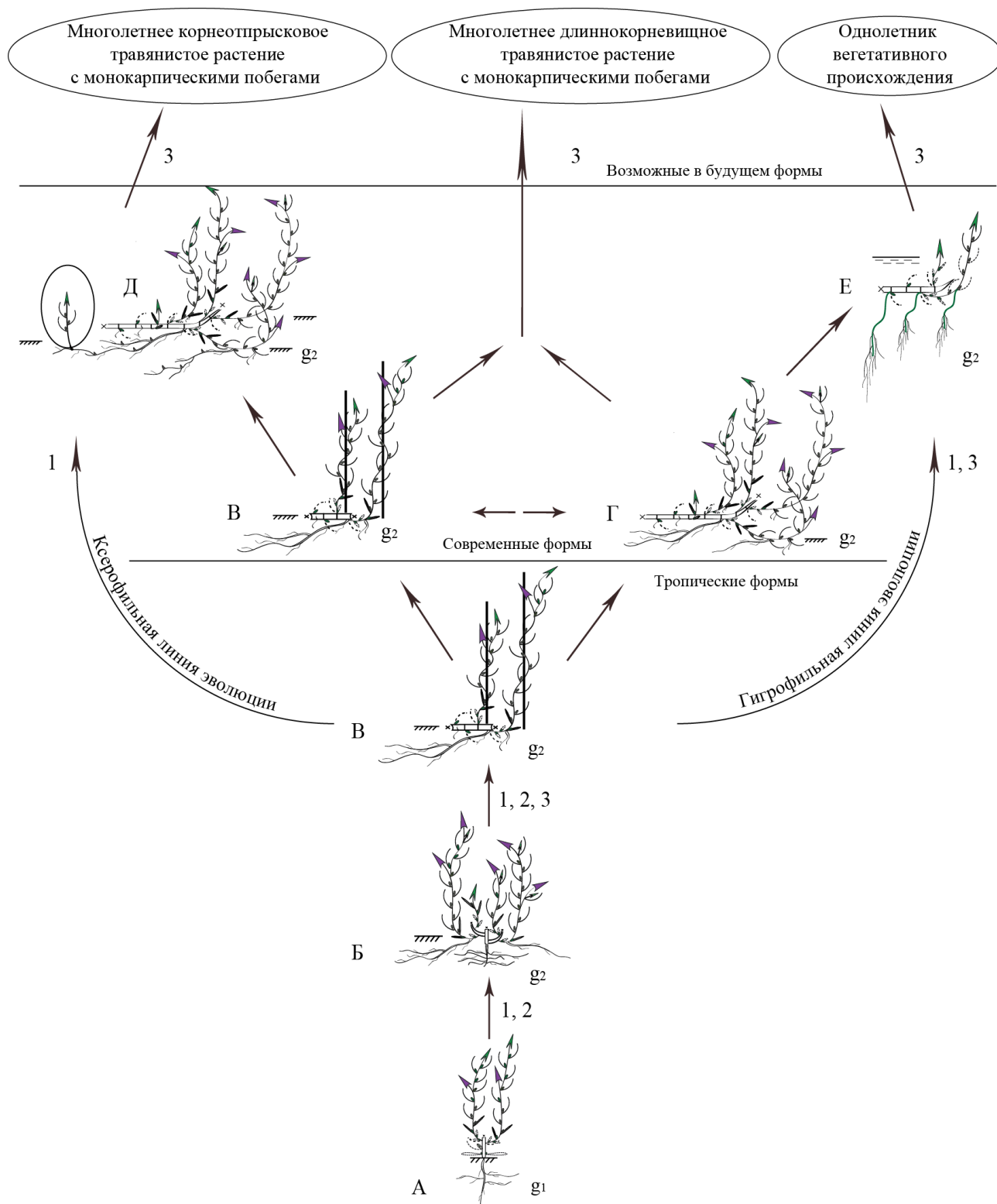


Рисунок 10 – Возможные эволюционные преобразования биоморф *S. dulcamara*: А – стержнекорневой прямостоячий полукустарник; Б – полукустарник со смешанной корневой системой; В – длиннокорневищный лиановидный полукустарник; Г – длиннокорневищный полукустарник с приподнимающимися побегами; Д – корнеотпрысковый полукустарник; Е – малолетник вегетативного происхождения; 1 – пролонгации; 2 – девиации; 3 – аббревиации

Заключение

Основная жизненная форма *S. dulcamara* – вегетативно-подвижный поликарпический явнополицентрический длиннокорневищный симподиально нарастающий лиановидный полукустарник. Габитус растения формируется 56 и 29 вариантами элементарных и универсальных модулей соответственно, что свидетельствует о структурной (морфологической) поливариантности *S. dulcamara* и обеспечивает пластичность основного модуля – симподиальной оси из серии разных типов монокарпических побегов и побегов с неполным циклом развития.

В онтоморфогенезе *S. dulcamara* последовательно чередуются пять онтобиоморф: семя; стержнекорневое моноподиально нарастающее травянистое растение; стержнекорневой симподиально нарастающий прямостоячий полукустарник; симподиально нарастающий лиановидный полукустарник со смешанной корневой системой; длиннокорневищный симподиально нарастающий лиановидный полукустарник с системой стеблеродных придаточных корней. Онтогенез особей соответствует Г-типу, Г₁-подтипу. На основе лиановидного полукустарника со смешанной корневой системой и длиннокорневищного полукустарника формируется четыре экобиоморфы: в наземных (на дерново-подзолистых почвах) и прибрежно-водных условиях при наличии опоры – полудревесная лиана, без опоры – полукустарник с приподнимающимися побегами; на песчаных субстратах – корнеотпрысковый полукустарник; в воде – малолетник вегетативного происхождения.

У современных биоморф прослеживаются черты лиан на уровне отдельных органов: 1) стебли, способные к круговым нутациям; псевдолатеральное положение соцветия; опережение удлинения междоузлий над ростом листьев в верхней части побега; акросимподиальное нарастание; образование сериальных комплексов; 2) на тканевом уровне: широкопросветные сосуды ксилемы с обкладкой из живых клеток древесинной паренхимы; слабое развитие элементов механических тканей; наличие центральной полости.

Адаптации *S. dulcamara* к условиям повышенного увлажнения реализуются в виде модусов: 1) пролонгации на уровне побега (увеличение числа метамеров в составе монокарпического побега, появление дициклических побегов, особого типа придаточных корней); 2) аббревиации (сокращение длительности жизни симподиальных осей, ранняя морфологическая дезинтеграция), которые приводят к сокращению онтогенеза особи и образованию малолетника вегетативного происхождения; на песчаных субстратах – пролонгация на уровне особи (образование адвентивных почек на придаточных корнях) с образованием корнеотпрысковых растений.

Усиление этих тенденций способно привести к формированию типичных трав сезонного климата с симподиальной длиннопобеговой моделью побегообразования.

Выводы

1. *S. dulcamara* – полиморфный вид с поливариантностью развития на всех уровнях структурной организации растения: особи, основного, универсального и элементарного модулей.
2. Способность к поливариантности развития обеспечивает виду освоение разнообразных экологических ниш с формированием нескольких экобиоморф и возможность нескольких линий в эволюции.
3. Становление основной жизненной формы *S. dulcamara* в ходе эволюции могло быть обеспечено следующими возможными модусами морфологической эволюции: пролонгациями на уровне побега и особи, девиациями на уровне особи и аббревиацией онтогенеза – с сохранением отдельных признаков исходных лиан.
4. Дальнейшие изменения биоморф в русле наметившихся тенденций / модусов может обеспечить формирование у *Solanum* по ксерофильной и гигрофильной линиям эволюции известных в других таксонах наземных и водных длиннопобеговых трав.
5. Подтверждена возможность лианового пути в эволюции наземных трав сезонного климата.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

В изданиях, включенных в базы данных Scopus и Web of Science CC:

1. Savinykh N. P., Konovalova I. A. Shoot Systems of *Solanum dulcamara* L. // Biology Bulletin. 2019. Vol. 46. № 6. pp. 570–576. DOI: 10.1134/S1062359019060116

2. Konovalova I. A., Savinykh N. P. Biomorphs *Solanum dulcamara* L. and their contribution in seasonal climate grasses origin // BIO Web of Conferences. 2020. Vol. 24. 6 p. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20202400039>

В изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

3. Журавлева И. А., Бобров Ю. А. Структура монокарпических побегов полукустарника *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) // Вестник ТГУ. Сер. Биология. № 1 (17). Томск, 2012. С. 32–42.

4. Журавлева И. А., Савиных Н. П. Жизненная форма *Solanum dulcamara* (Solanaceae) в разных экологических условиях // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 25. № 3. Тверь, 2012. С. 101–111.

5. Журавлева И. А., Савиных Н. П. Онтоморфогенез паслена сладко-горького // Вестник Тюменского государственного университета. Серия медико-биологические науки. 2013. № 6. С. 7–14.

В прочих изданиях:

6. Журавлёва И. А. К экологии *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) в Европейской части России // Инновационные методы и подходы в изучении естественной и антропогенной динамики окружающей среды: Материалы всероссийской научной школы для молодёжи. В 3 ч. Ч. 3. Киров, 2010. С. 10–14.

7. Журавлёва И. А., Бобров Ю. А. Структура монокарпического побега *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) // Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии: Труды первой всероссийской молодёжной научной конференции, посвящённой 125-летию биологических исследований в Томском государственном университете. Сер. биологическая. Т. 275. Томск, 2010. С. 34–37.

8. Журавлёва И. А., Бобров Ю. А. Особенности структуры монокарпических побегов некоторых форм *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы IV всероссийской конференции с международным участием. Йошкар-Ола, 2010. С. 64–67.

9. Журавлёва И. А., Бобров Ю. А. Поливариантность листьев *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) // Регионы в условиях неустойчивого развития: Материалы международной научно-практической конференции. В 2 т. Т. 2. Кострома, 2010. С. 109–112.

10. Журавлёва И. А. О наземной приподнимающейся жизненной форме *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: Материалы всероссийской научной конференции «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». Киров, 2010. С. 214–218.

11. Журавлёва И. А., Бобров Ю. А. К вопросу о соцветии *Solanum dulcamara* L. // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы

докладов XVII Всероссийской молодежной научной конференции (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 5–9 апреля 2010 г.). Сыктывкар, 2010. С. 29–31.

12. Журавлёва И. А., Бобров Ю. А. Заметки об онтоморфогенезе *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов XVIII Всероссийской молодежной научной конференции (4–8 апреля 2011 г.). Сыктывкар, 2011. С. 19–21.

13. Журавлёва И. А. Онтогенез и онтоморфогенез *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: Материалы международной научной конференции, посвященной 110-летию А. А. Уранова. В 2 т. Т. 1. Кострома, 2011. С. 103–107.

14. Савиных Н. П., Шабалкина С. В., Журавлёва И. А. Структурное разнообразие прибрежно-водных растений: анализ и рефлексия // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: Материалы международной научной конференции, посвященной 110-летию А. А. Уранова. В 2 т. Т. 2. Кострома, 2011. С. 69–76.

15. Савиных Н. П., Дегтерева О. П., Журавлева И. А., Чупракова Е. И., Шабалкина С. В. Структурная поливариантность растений с позиции модульной организации // Modern Phytomorphology: Proceedings of the 1st International Scientific Conference on Plant Morphology (24–26 April 2012, Lviv, Ukraine). Lviv, 2012. Vol. 1. S. 37–41.

16. Журавлева И. А. Особенности побеговой системы и модульной организации полукустарника *Solanum dulcamara* L. в разных экологических условиях // Актуальные проблемы современной биоморфологии / Под ред. Н. П. Савиных. Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. С. 510–517.

17. Журавлева И. А. Жизненная форма *Solanum dulcamara* L. с позиции древесности-травянистости // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: материалы Всероссийской конференции с международным участием (Екатеринбург 28 мая–1 июня 2012 г.). Екатеринбург: Голицкий, 2012. С. 116–117.

18. Журавлёва И. А. Цветорасположение *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) // Modern Phytomorphology: 2nd International Scientific Conference on Plant Morphology (14–16 May 2013, Lviv, Ukraine). Lviv, 2013. Vol. 3. S. 147–152.

19. Журавлева И. А. Пластичность *Solanum dulcamara* L. с позиций модульной организации // Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем: Материалы XI Всероссийской научно-практической конференции-выставки инновационных экологических проектов с международным участием. Киров, 2013. С. 171–175.

20. Журавлёва И. А., Савиных Н. П. Структура элементарного модуля *Solanum dulcamara* L. // Modern Phytomorphology: 3rd International Scientific Conference on Plant Morphology (13–15 May 2014, Lviv, Ukraine). Lviv, 2014. Vol. 5. S. 147–152.

21. Журавлёва И. А. Трансформация габитуса *Solanum dulcamara* L. в связи с условиями среды // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов XXI Всероссийской молодежной научной конференции, посвященной 70-летию А. И. Таскаева (7–11 апреля 2014 г.). Сыктывкар, 2014. С. 25–29.

22. Журавлёва И. А. Сезонное развитие паслёна сладко-горького // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических

исследованиях: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества). Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2014. С. 121–124.

23. Журавлёва И. А. Пластичность паслёна сладко-горького на уровне симподиальной оси // Закономерности функционирования природных и антропогенно трансформированных экосистем: Материалы Всероссийской научной конференции. (г. Киров, 22–23 апреля 2014 г.). Киров: Изд-во ООО «ВЕСИ», 2014. С. 33–36.

24. Коновалова И. А. О жизненной форме паслёна сладко-горького // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). Том. 1. (10–13 декабря 2014 г.). Москва, 2014. С. 246–249.

25. Коновалова И. А., Савиных Н. П. Адаптационные механизмы прибрежной экобиоморфы *Solanum dulcamara* L. на тканевом уровне // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: материалы XV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Книга 2. (г. Киров, 4–6 декабря 2017 г.). Киров: ВятГУ, 2017. С. 270–274.

26. Коновалова И. А. Ритм сезонного развития полудревесной лианы *Solanum dulcamara* L. // Экология родного края: проблем и пути их решения: материалы XV Всероссийской с международным участием научно-практической конференции. Книга 2. (г. Киров, 18 мая 2020 г.). Киров: ВятГУ, 2020. С. 144–147.

27. Коновалова И. А., Савиных Н. П. Об одном из «лиановых путей» происхождения трав сезонного климата // Растительное разнообразие: состояние, тренды, концепция сохранения: Тезисы докладов Всероссийской конференции с участием иностранных ученых, Новосибирск, 30 сентября – 3 октября 2020 г. Новосибирск: Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 2020. С. 87–88.

28. Коновалова И. А. Приспособления *Solanum dulcamara* L. к лианоидному образу жизни // Экология родного края: проблемы и пути их решения: материалы XVI Всероссийской научно-практической с международным участием конференции. Книга 2. (г. Киров, 27–28 апреля 2021 г.). Киров: ВятГУ, 2021. С. 100–103.