

## ЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ РОДОВ В СЕМЕЙСТВЕ *POLYGONACEAE* — ГРЕЧИШНЫЕ В СВЯЗИ С БИОГЕНЕЗОМ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ

Г.И. ВЫСОЧИНА

## EVOLUTION AND PHYLOGENETIC RELATIONS OF THE GENERA WITHIN *POLYGONACEAE* IN CONNECTION WITH BIOGENESIS OF PHENOLIC COMPOUNDS

G.I. VYSOCHINA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101  
Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090 Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7 (383) 330–19–86; e-mail: vysochina@csbg.nsc.ru

Представлена схема предполагаемых филогенетических связей родов в семействе гречишных *Polygonaceae* на основе экспертной оценки. Установлено, что фенольные соединения являются ценными хемотаксономическими маркерами гречишных и поэтому могут быть использованы в их систематике при решении спорных вопросов и установлении филогенетических связей таксонов. Дифференциация семейства гречишных *Polygonaceae* происходила коррелятивно с биогенезом и накоплением фенольных соединений в таксонах различного уровня. В объеме изученных родов гречишные характеризуются комплексом примитивных химических признаков (наличие антрахинонов, флавонолов с 3–0-типом замещения, проантоцианидинов, стильбенов).

**Ключевые слова:** Эволюция, филогения, фенольные соединения, гречишные, примитивный, продвинутый, биогенез.

A scheme of assumed phylogenetic links of the genera from *Polygonaceae* is presented on the basis of expert assessment. It has been found that phenolic compounds are valuable chemotaxonomic markers of *Polygonaceae* and therefore may be used in systematics when solving moot points and establishing phylogenetic links between taxa. Differentiation of the family *Polygonaceae* took place correlatively with biogenesis and accumulation of phenolic compounds in taxa of different levels. All studied genera of *Polygonaceae* are characterized by a complex of primitive chemical characters (presence of anthraquinones, flavonols with 3–0-type of the substitution, proanthocyanidins, and stilbenes).

**Key words:** Evolution, phylogeny, phenolic compounds, *Polygonaceae*, primitive, advanced, biogenesis

Самым большим типом в царстве растений являются покрытосеменные, или цветковые. Существует гипотеза, объясняющая быстрый расцвет и радиацию покрытосеменных их чрезвычайной химической подвижностью по сравнению с предшествовавшими им группами растений. Именно продукты вторичного метаболизма, разнообразные по структуре и путям биосинтеза, дали огромное преимущество этому типу растений. Вторичный метаболизм покрытосеменных достиг необыкновенно высокого окислительно-восстановительного уровня. Вместе с гибким механизмом активации-деактивации ферментов в клетках это явилось причиной огромного разнообразия как природных соединений покрытосе-

менных, так и видов покрытосеменных (Harborne, 1977; Kubitzky, Gottlieb, 1984).

Флавоноидные пигменты, хотя и присутствуют в других классах растений, представлены в наибольшем разнообразии структурных типов в покрытосеменных. Они практически универсальны в листьях и лепестках цветков, часто обнаруживаются и в других органах. Их главная функция — обеспечить окраску цветков и плодов с целью привлечения насекомых и других животных для опыления и распространения семян. Присутствие флавоноидов в восках листьев, в почечных экскретах, сердцевине деревьев создает, вероятно, своеобразный химический барьер вторжению микроорганизмов (Запрометов, 1992).

В настоящее время биосинтетические пути большинства природных соединений хорошо изучены и могут быть использованы для таксономических и эволюционных построений. Наиболее детально изучены флавоноиды, универсально присутствующие практически во всех видах наземных растений (Swain, 1975). Однако полный расцвет флавоноидов обнаружен только в покрытосеменных: это изофлавоны, ауроны, разнообразные типы гидроксирования (при С-8, С-6, С-2' и пр.), С- и О-алкилирование, различные типы гликозирования, О-ацилирование и О-сульфатирование. Неудивительно, что именно флавоноиды являются основной группой соединений, используемой для систематических и эволюционных исследований покрытосеменных. Разнообразие и эволюционное значение флавоноидов покрытосеменных обсуждались неоднократно (Harborne, 1972, 1975, 1977). Основные признаки, обнаруженные в эволюционно продвинутых таксонах, таковы:

1. Потеря проантоцианидинов;
2. Потеря бифлавонов;
3. Замещение флавонолов флавонами;
4. Перемена гидроксирования при С-8 на С-6;
5. Приобретение О-метилования;
6. Появление сложных вариантов гликозирования, включая ацилирование сахаров;
7. Появление более сложных и редких структур (изофлавонов, халконов и пр.) (Sporne, 1974).

Не все эти признаки равнозначны в эволюционном аспекте.

К настоящему времени известно достаточно много о биогенетических путях образования флавоноидов, что позволяет выстроить их в упорядоченную последовательность, то есть результаты приобретают филогенетический смысл. Стало возможно говорить об особых ферментативно-обусловленных ступенях биосинтеза и их эволюционном значении. В результате этих исследований данные по флавоноидам покрытосеменных стали рассматривать как критерий химической продвинутости и примитивности. В таблице приведены материалы, полученные исследователями по этому вопросу, с учетом принципов биогенетической последовательности.

Фенольные соединения и, в частности, флавоноиды широко используются для выяснения родства растений, их происхождения, филогенетической дифференциации. Считают, что данные о вторичных химических соединениях могут быть использованы для реконструкции филогенеза (Stuessy, Crawford, 1983)

На основании анализа фенольных соединений, свойственных отдельным родам гречишных,

нами разработана система признаков, которыми можно руководствоваться при оценке их филогенетического родства и степени эволюционной продвинутости. Такими признаками являются как отдельные классы фенольных соединений (флавонолы, флавоны, халконы, антоцианидины, антрахиноны, стильбены и пр.), так и особенности структур (О- или С-гликозильрование, метилирование, ацилирование, сульфатирование, замещение в 3-, 7-, 8- положениях и пр.). Используя материалы, представленные в таблице, мы оценили эти признаки с позиции примитивности — продвинутости. Полученные данные позволили нам провести экспертную оценку филогенетических связей родов гречишных с учетом имеющихся в ботанической литературе представлений, составленных на основании анатомо-морфологических, палинологических, кариологических и других данных (рисунки).

Семейство гречишных четко делится на 2 части:

- 1) роды, виды которых содержат антрахиноны;
- 2) роды, виды которых не содержат их.

Об исключительном значении этих соединений в установлении филогенетических взаимоотношений в пределах семейства писал в свое время R. Jaretzky (1925, 1928). По мнению С. Mathis (1966), использование антрахинонов в систематике подсемейства *Polygonoideae* может быть полезным как на уровне рода, так и на уровне вида. R. Jaretzky предположил, во-первых, что наиболее примитивным родом гречишных следует считать род *Rheum* L., виды которого содержат большие количества антрахинонов, а также некоторые секции рода *Rumex* L., и, во-вторых, что эволюция семейства проходила по пути образования секций и родов, содержащих незначительные количества антрахинонов или не содержащих их вообще. Отсутствие антрахинонов — более продвинутый признак, чем их наличие (Jaretzky, 1925).

Не вызывает сомнения, что многолетние анемофильные растения с трехчленными цветками, собранными в метельчатые или шарообразные соцветия, представляют собой наиболее древний тип гречишных (Меньшикова, 1964). Это согласуется с взглядами Н. Gross (1913) и R. Jaretzky (1927). К. Haraldson (1978), изучавшая анатомические признаки подсемейства *Polygonoideae* Meissn. emend. Jaretzky, описала вероятного предшественника семейства гречишных — он оказался сходным с типом ревеней и характеризовался, наряду с анатомо-морфологическими признаками, присутствием производных антрахинона. Хромосомы ревеней V-образные, довольно крупные,  $2n=22$  или 44. Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, с ям-

Фенольные соединения покрытосеменных: примитивные и продвинутые признаки

Химический признак	Примитивный	Продвинутый	Литературный источник; примечание
Проантоцианидины (ПА)	+		Harborne, 1977; Aguinagalde, Gomez-Campo, 1984; Porter, Wallace, 1988 Потеря ПА связана с переходом от древесного к травянистому габитусу
Антоцианины на базе цианидина, простое гликозилирование	+		Harborne, 1977; Richardson, 1982
Антоцианины на базе дельфинидина, пеларгонидина и пр.; сложное гликозилирование, метилирование, ацилирование		+	Harborne, 1977; Andersen, 1992
Флавонолы	+		Swain, 1975; Harborne, 1977; Aguinagalde, Gomez-Campo, 1984; Porter, Wallace, 1988
Мирицетин и его гликозиды	+		Harborne, 1967, 1970, 1975, 1977
Кверцетин, кемпферол и их гликозиды по сравнению с мирицетином		+	Harborne, 1970, 1977
Флавоны по сравнению с флавонолами		+	Swain, 1975; Harborne, 1975, 1977; Aguinagalde, Gomez-Campo, 1984; Valant-Vetschera, 1985. Эта позиция противоречит мнению Dement, Mabry, 1975; Averett, Raven, 1984, которые считают флавоны чертой примитивной, предковой
Гликозилфлавоны	+		Harborne, 1977; Porter, Wallace, 1988; Webb, Harborne, 1991
С-гликозилирование	+		Harborne, 1977
0-гликозилирование		+	Harborne, 1977
Глюкоза в 0-гликозидах	+		Richardson, 1982
Галактоза, арабиноза в 0-гликозидах		+	Richardson, 1982
Метилирование флавонолов и флавонов		+	Harborne, 1977
Ацилирование флавонолов и флавонов		+	Harborne, 1977
Тригидроксилирование в В-кольце	+		Harborne, 1977
Гидроксилирование А-кольца флавонолов и флавонов в 8-м положении	+		Harborne, 1977
То же, в 6-м положении		+	Harborne, 1977
5-0-метилирование, 5-0-гликозилирование флавонолов и флавонов	+		Harborne, 1977
Полигидроксилирование	+		Парфенов, Мазан, 1986
7-0-гликозилирование флавононов, дигидрофлавонолов, флавонов, флавонолов		+	Miller, 1988
3-0-моно- и дифлавонолы, 7-0-гликозилирование флавонов	+		Dement, Mabry, 1975
6-гидроксиизофлавоны, метилированные диоксиизофлавоны, сложное гликозилирование		+	Harborne, 1967; Dement, Mabry, 1975
Сульфатированные флавонолы		+	Varin et al., 1986
Таннины	+		Swain, 1975
Танниды гидролизуемые	+		Парфенов, Мазан, 1986
Танниды конденсированные		+	Парфенов, Мазан, 1986
Только халконы	+		Harborne, 1977
Ауроны, часто вместе с халконами		+	Harborne, 1977
Бифлавоноды	+		Harborne, 1977
Ксантон мангиферин	+		Harborne, 1977
Оксиметилантрахиноны	+		Jaretsky, 1925, 1928

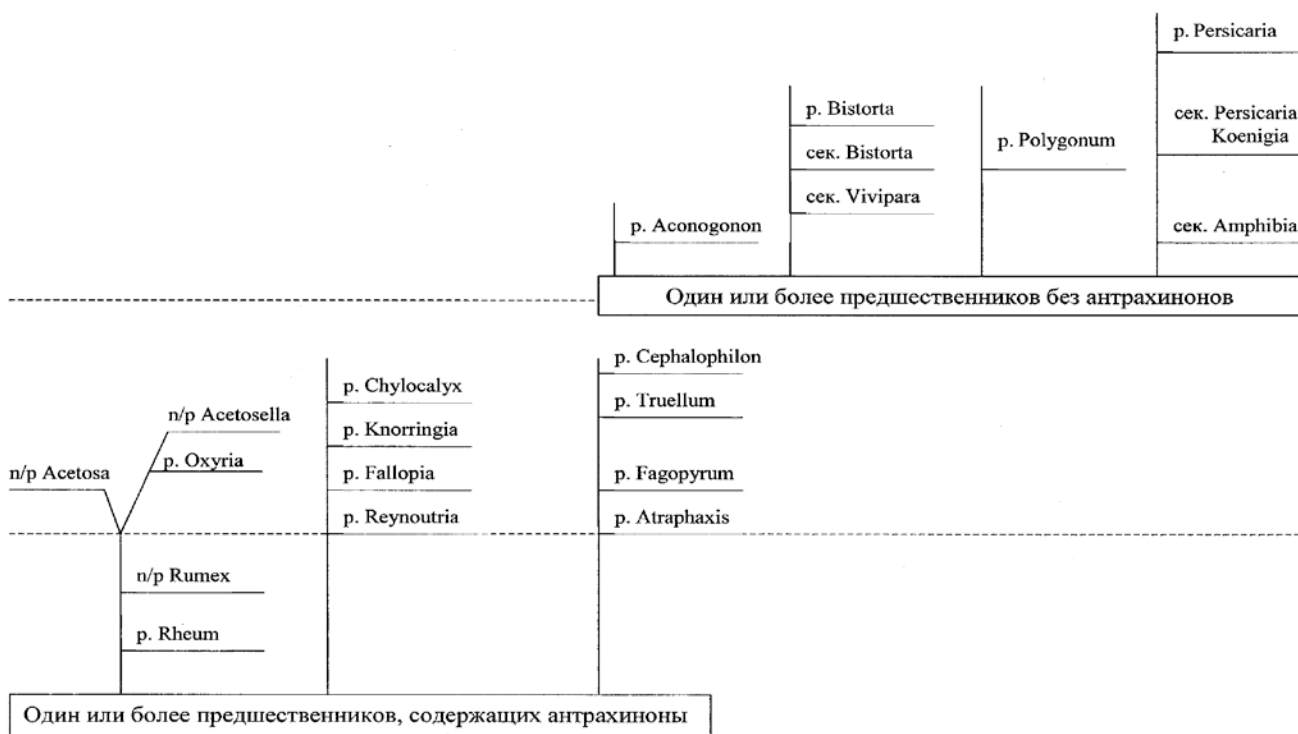


Схема предполагаемых филогенетических связей в семействе гречишных на основе экспертной оценки

чатой экиной, возникли, вероятно, при переходе растений к ветроопылению (Филина и др., 1994).

Мы предполагаем в эволюции гречишных три уровня:

- 1) роды или секции с высоким содержанием и сложным качественным составом антрахинонов;
- 2) роды и секции с обедненным составом и невысоким содержанием антрахинонов;
- 3) роды и секции, не содержащие антрахинонов.

Род *Rheum* с его разнообразными антрахинонами (5 агликонов, высокое содержание) представляет базальную группу, близкую к гипотетическому предку гречишных (Schnelle, Schratz, 1966; Pasquale et al., 1980). Дифференциация этого рода по гликозидным формам антрахинонов в подземных органах чрезвычайно высока. Флавоноловые гликозиды надземных органов (производные кемпферола, кверцетина и мирицетина) не столь разнообразны как антрахиноновые. Однако уже в рамках рода *Rheum* обнаруживаются виды, не содержащие полного набора антрахиноновых агликонов (Schnelle, Schratz, 1966, Shah et al., 1972). Сокращение набора агликонов продолжается в ряду *Rheum* L. → подрод *Rumex* (= *Lapathum* (Mill.) Rech.) → подрод *Acetosella* (Meissn.) Rech. → подрод *Acetosa* (Mill.) Rech. (Высочина, 1987).

Все антрахинон-содержащие виды гречишных содержат эмодин, который, вероятно, биогенетически образуется первым. Иногда в листьях растений некоторых видов это соединение встречается в единственном числе. Гипотеза филогенетического развития щавелей от древних ревеней предполагает потерю способности окислять метильную группу в положении 3 до спирта (потеря алоэ-эмодина) и кислоты (потеря реина). Триада антрахинонов, найденная в щавелях (эмодин, фисцион, хризофанол), отличается лишь замещением в 6 положении. В некоторых видах щавелей могут быть обнаружены алоэ-эмодин и реин. Единообразие агликонового состава антрахинонов в ревенях и щавелях сочетается с разнообразием гликозидов.

Род *Rumex* сходен с родом *Rheum* и по анатомо-морфологическим признакам, хотя некоторые признаки щавелей более продвинуты по сравнению с ревенями, например, раздельноплодность цветков как лучшее приспособление к анемофилии и некоторые другие (Бородина, 1979). А.Е. Бородина, изучившая основные направления эволюции в роде *Rumex*, пришла к выводу, что подроды щавелей невозможно расположить в один ряд от более примитивных к более продвинутому, так как из-за хорошо выраженной гетеробатмии в каждой группе имеются признаки очень разной степени эволюционной продвинутости.

Так, подрод *Rumex* довольно примитивен в отношении строения вегетативных органов, но более продвинуто по строению околоцветника, чем подрод *Acetosella* (Бородина, 1979). Во всяком случае, по нашему мнению подрод *Rumex* и, особенно, секцию *Hololapathum* Losinsk., богатую антрахинонами, следует располагать ближе к *Rheum*, тогда как подроды *Acetosa* и *Acetosella* — на втором уровне. Пыльца ветроопыляемых *Rumex* и *Oxyria* Hill имеет тонкую оболочку, небольшие поры и гранулярную экзину (Филина и др., 1994). Существуют различия подродов в строении пыльцевых зерен. Основное число хромосом в подроде *Rumex* — 10, в подроды *Acetosa* и *Acetosella* — 7 (Бородина, 1979). Флавоноловые гликозиды однообразны, содержание их довольно высокое. В щавелях исчезает флавонол мирицетин — примитивный признак, характерный для ревеней.

Полагаем, что будет едва ли правильным выстроить все антрахинон-содержащие роды в единую линию. По нашему мнению, могло существовать несколько предковых групп, которые представляют самостоятельные филогенетические ветви. Отдельной линией развития можно считать роды, виды которых ранее входили в *Polygonum* L. s.l. (*Reynoutria* Houtt., *Fallopia* Adans., *Knorringia* (Czukav.) Tzvel., *Chylocalyx* Hassk. ex Miq.). Общей чертой этих родов является наличие двух антрахиноновых агликонов — эмолина и фисциона (хризофанола), то есть наблюдается дальнейшее упрощение состава антрахинонов (Bohinc, 1958; Hegnauer, 1969; Высочина, 2000). Не обнаруживается их прямой связи с линией *Rheum* → *Rumex*. Как считает К. Haraldson (1978) на основании анатомо-морфологических признаков, род *Fallopia* произошел от рода *Reynoutria*. Филогенетические связи этих родов неоднозначны. Род *Knorringia* располагается более естественно вблизи родов *Reynoutria* и *Fallopia*, вне *Aconogonon*, не содержащего антрахинонов. Эти три рода — *Reynoutria*, *Fallopia* и *Knorringia* — близки и по составу флавоноидов (Hegnauer, 1969; Высочина, 1976, 2000). Род *Chylocalyx*, представленный одним видом, отличается от них наличием хризофанола вместо фисциона, флавонов, метилированных флавоноидов и разнообразных флавоноловых глюкуроноидов — необычных гликозидов с глюкуроновой кислотой (Chong-Wook Park, 1987). Все четыре рода находятся на втором уровне специализации.

Третья группа видов объединяет такие своеобразные роды как *Atraphaxis* L., *Fagopyrum* Mill., *Truellum* Houtt. и *Cephalophilon* Meissn.) Spach. Обычные антрахиноны эмодин и фисцион свойственны только роду *Atraphaxis*, что сближает его с

предыдущей группой видов (Высочина, 1987, 1990). Объединяет роды *Atraphaxis*, *Fagopyrum* и *Truellum* наличие продвинутых признаков — метилированных флавонолов и флавонов, 7-0-гликозилирование и 7-0-метилирование (Омуркамзинова, 1978, Chong-Wook Park, 1987). Е.А. Меньшикова (1964) отмечает для видов рода *Atraphaxis* очень высокий уровень структурной специализации и предполагает их происхождение от очень развитой группы гречишных, возможно, от полукустарниковых и кустарниковых видов рода *Fagopyrum* с центром развития в горах Центральной Азии. Отмечено сходство видов рода *Atraphaxis* с *Polygonum* s.str. по анатомии черешка, с *Calligonum*, *Polygonum* s.str. и *Fagopyrum* — по анатомии стебля (Haraldson, 1978), с *Polygonum* s.str. — по морфологии пыльцевых зерен (Филина и др., 1994). По биохимии фенольных соединений *Atraphaxis* высоко специализирован: об этом свидетельствуют наличие ацилированных и метилированных флавоноидов, 8-оксифлавонов замещением при С-3,7,8 (Чумбалов, Омуркамзинова, 1976; Омуркамзинова, 1978).

Род *Fagopyrum* входил ранее как секция в *Polygonum* s.l. (Meissner, 1826). По анатомии черешка он сходен с родом *Fallopia* (Haraldson, 1978), имеет уникальный тип пыльцы (Hedberg, 1946). Хромосомы крупные, имеют вид слегка изогнутых палочек, иногда принимают V-образную форму, часто соединяются своими концами,  $n=8, 10, 20$  (Меньшикова, 1964; Haraldson, 1978). По иммунохимическим свойствам белка виды рода *Fagopyrum* оказались близки к *Polygonum bistorta*, *P. nitens*, *P. divaricatum* и др. горцам; с белками *Atraphaxis pyrifolia* сходства нет (Шевчук, Гаврилюк, Конарев, 1981). Сходство с *P. bistorta* и *P. persicaria* подтверждал Н. Gross (1913). Кариологическая обособленность, гетеростилия, а также наличие нафтодиантронов фагопирина и протофагопирина, не обнаруженных у других гречишных, делают этот род совершенно своеобразным. По составу фенольных соединений род *Fagopyrum* близок к родам *Atraphaxis* и к *Truellum* (метилированные флавонолы, 7-0 гликозилирование, гликозилфлавоны), а 7-гликозид 5-метил-флаванона найден только в гречихе.

Виды восточноазиатского рода *Truellum* не содержат антрахинонов. Ранее они входили в секцию *Echinocaulon* рода *Polygonum* s.l. По литературным сведениям, по химии фенольных соединений он близок к *Atraphaxis* и *Fagopyrum* (Chong-Wook Park, 1987). К сожалению, изучено недостаточное количество видов, чтобы сказать о нем более определенно. Вероятно, *Truellum* — род, чрезвычайно специализированный.

Род *Cephalophilon* тоже не содержит антрахинонов. Близок к *Fagopyrum* по наличию метилированных флаванонов, к *Fagopyrum* и *Truellum* — гликозилфлавонов. Единственный род, в котором отмечены халконы, класс соединений, считающийся первоначальным в биосинтетической цепочке флавоноидов (Rathore et al., 1987). По нашему мнению, род *Cephalophilon* — примитивный тип, занимающий позицию при переходе на третий уровень.

Роды третьего уровня, бывшие ранее в составе *Polygonum* s.l., не содержат антрахинонов. Мы согласны с точкой зрения А.П. Чукавиной (1967) о том, что род *Polygonum* s.l. не имеет характерных только для него одного морфологических признаков и отличается от близких родов подсемейства *Polygonoideae* их комбинацией, что указывает на относительную молодость систематико-генетической дифференциации этого подсемейства. Это подтверждается данными по фенольным соединениям.

Из всех родов, ранее входивших в *Polygonum* s.l., наиболее простым и примитивным следует считать *Aconogonon*. Виды его содержат флавонолы с 3-0-замещением, в том числе 3-0-гликозиды миррицетина, как примитивные признаки, а в подземных органах — лейкоантоцианы и катехины (Высочина, 1969, 1990). По многим чертам строения стебля он проявляет сходство с ревенями и щавелями: пучковое строение, отсутствие межпучкового камбия (Меньшикова, 1964). По мнению К. Haraldson (1978), анатомия черешка и стебля показывает связь с родами *Persicaria* и *Reynoutria*, тип трихом общий с родом *Koenigia*,  $n=8, 10$ . Пыльцевые зерна с простыми апертурами, трехбороздного или трехколычатного типа (Борзова, 1976). По мнению ряда исследователей, наиболее примитивным типом пыльцы двудольных является трехбороздный с довольно толстой гранулярной экзиной (Филина и др., 1994). Подобным примитивным типом среди *Polygonaceae* обладают пыльцевые зерна видов рода *Aconogonon* (пыльцевые зерна их трехбороздные, экзина негативно-сетчатая), представители которого и по макроморфологическим характеристикам также примитивны.

Род *Bistorta*, по нашему мнению, совершенно обособлен от других родов семейства. Кроме обычных флавонолов гречишных с 3-0-замещением, он содержит примитивные гликозилфлавоны; в видах его обнаружены также кумарины и необычные антоцианы (Чекалинская, Володько, 1966; Yoshitama et al., 1987). Основное число хромосом 11, часто с высоким уровнем пloidности (Федоров, 1969). По анатомии черешка род *Bistorta* близок к *Aconogonon*,

*Persicaria*, *Reynoutria*, по анатомии стебля — еще и к *Koenigia*. Имеет один тип трихом, свойственный только этому роду, и два — общие с другими родами (Haraldson, 1978). Пыльца представителей рода *Bistorta* трехбороздно-оравая, эллипсоидальная с толстой оболочкой и длинными глубокими бороздами; в середине каждой борозды имеется круглая пора (ора) (Филина и др., 1994). По мнению палинологов, этот тип пыльцы связан с опылением насекомыми и является так же, как и тип *Aconogonon*, исходным для всех двудольных. Вероятно, бороздный тип *Aconogonon* и бороздно-оравый тип *Bistorta* возникли независимо от одного гипотетического предкового типа. Бороздный тип *Aconogonon* эволюционировал далее и дал начало целому спектру морфологических типов, а тип *Bistorta* в семействе *Polygonaceae* оказался «слепой ветвью», во всяком случае, среди пыльцевых зерен *Polygonaceae* нет такого морфологического типа, который можно было бы связать с типом *Bistorta* (Филина и др., 1964).

Род *Polygonum* s.str. обычно рассматривают как хорошо отделившийся таксон относительно других родов из *Polygonum* s.l. На основании анатомии черешка род близок к *Atraphaxis*, на основании анатомии стебля — к *Atraphaxis*, *Calligonum*, *Fagopyrum*, *Rheum*, *Rumex*, *Oxyria* (Haraldson, 1978). Как и *Atraphaxis*, примитивен по типу соцветия (Gross, 1913). Пыльца трехбороздно-оравая; этот тип — *Avicularia* является одним из направлений эволюции исходного трехбороздного типа, с такой же гранулярной экзиной, как в исходном типе, который в дальнейшем дал верев бороздно-оравых типов (Филина и др., 1994). Л.М. Борзова (1976) четко разделяла две линии развития гречишных, называя их родами: *Polygonum* s.str. и *Persicaria*. А.П. Чукавина (1967) считала наиболее архаичной секцию *Avicularia* рода *Polygonum* s.l.. Проведенные нами исследования показали, что род *Polygonum* s.str. характеризуется разнообразием и высоким варьированием качественного состава флавоноидов. Антрахиноны нами не обнаружены. В литературе отмечены флавоны и метилированные флавонолы (Высочина, 1998). Расположение *Polygonum* s.str. на схеме (см. рисунок), принятое нами, достаточно условно и определяется слабой изученностью в настоящее время этого чрезвычайно интересного во всех отношениях рода. Вполне вероятно, что он должен быть поблизости от родов *Fagopyrum* и *Atraphaxis*.

Род *Persicaria* развивался по направлению приобретения однолетнего цикла развития, к более сложным трихомам и пыльцевым структурам, к выработке клейстогамии и гетеростилии, образованию нектарников. Это наиболее продвинутый

род в трибе *Persicarieae* Dum. Основные числа хромосом 10, 11, 12 (Федоров, 1969). При изучении палиноморфологии корейских видов гречишных было рассмотрено два варианта филогенетических взаимоотношений типов пыльцевых зерен, основанных на типе апертур и на характере скульптуры поверхности. В обоих случаях в основании расположен *Aconogonon* — тип, а на вершине — *Persicaria* — тип (Филина и др., 1994). Виды рода *Persicaria* имеют уникальные флавонолы, ацилированные галловой кислотой, сульфатированные и метилированные (Кульпина и др., 1986; Kawasaki et al., 1986; Horhammer et al., 1953). Это продвинутые признаки. Секция *Amphibia* более примитивна, чем *Persicaria*: она содержит гликозиды мирисетина (Высочина, 1976). Вероятно, из всех родов гречишных род *Persicaria* является самым продвинутым в эволюционном плане.

Род *Koenigia* располагают чаще всего рядом с *Persicaria*. Оба рода имеют многопоровую пыльцу, но у *Koenigia* — с шиповатой поверхностью, а у *Persicaria* — с сетчатой (Hedberg, 1946). Тип трихом сходен с *Aconogonon*, предлагают расположить *Koenigia* между *Aconogonon* и *Persicaria* (сек. *Echinocaulon*) (Haraldson, 1978). «Флавоноидный профиль» *Koenigia islandica* очень близок к *Persicaria hydropiper*, что подтверждает положение *Koenigia* вблизи *Persicaria*.

Проблематично положение рода *Oxyria*. Его рассматривают рядом с *Koenigia* из-за одинаковой

кратности хромосом ( $n = 7, 14$ ), отсутствия антрахинонов, или рядом со щавелями (Меньшикова, 1964). Н. Gross (1913) и R. Jaretzky (1928) располагают *Oxyria* в непосредственной близости от щавелей и ревеней. Флавонолы *Oxyria* сходны с *Rumex*. Несмотря на отсутствие антрахинонов, мы располагаем ее вблизи подродов *Acetosa* и *Acetosella*.

К. Haraldson (1978) в своей системе fam. *Polygonaceae* subfam. *Polygonoideae* Meissn. emend. Jaretzky, как уже было отмечено ранее, выделяет следующие грибы:

1. *Persicarieae* Dum. (*Aconogonon* (Meissn.) Reichenb.), *Koenigia* L., *Persicaria* Hill с четырьмя секциями, *Bistorta* Hill);
2. *Coccolobeae* Dum. emend. Haraldson (*Reynoutria* Houtt. emend. Nakai, *Fallopia* Adans.);
3. *Polygonaeae* emend. Haraldson (*Atraphaxis* L., *Calligonum* L., *Polygonum* L.s.str., *Fagopyrum* Mill.);
4. *Rumiceae* Dum. (*Rheum* L., *Rumex* L., *Oxyria* Hill).

В предложенной нами схеме филогенетических связей прослеживается тенденция группировки родов согласно трибам К. Haraldson (1978). Под вопросом остается положение *Polygonum* s.str., *Oxyria* и видов, входивших ранее в секции *Echinocaulon*, *Cephalophilon* рода *Polygonum* s.l.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 07-04-01414.

## ЛИТЕРАТУРА

- Борзова А.М. К таксономии рода *Polygonum* L. s. lat. по палиноморфологическим признакам // Палинология в СССР. М., 1976. С. 15–17.
- Бородина А.Е. Основные направления эволюции в роде щавель *Rumex* L. (*Polygonaceae*) и его система // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 4. С. 541–553.
- Высочина Г.И. Флавоноиды сибирских видов рода *Polygonum* L. в связи с систематикой рода. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 1969. 23 с.
- Высочина Г.И. Об агликонах флавоноидных соединений некоторых евразийских видов рода *Polygonum* L. // Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Новосибирск, 1976. С. 180–189.
- Высочина Г.И. Антрахиноны сем. гречишных (*Polygonaceae*): эволюционный аспект // Тез. 5-го Всесоюз. симпози. по фенольным соедин. Таллин, 1987. С. 21–22.
- Высочина Г.И. Родство в сем. гречишных (*Polygonaceae* Juss.) с позиций хемосистематики // Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. «Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений». М., 1990. С. 22–25.
- Высочина Г.И. Содержание суммы и некоторых основных флавоноидов в надземной части *Polygonum aviculare* L., произрастающего в Сибири // Раст. ресурсы. 1998. Вып. 4. С. 47–55.
- Высочина Г.И. Биохимический критерий в исследовании внутривидовой дифференциации *Knorringia sibirica* (Laxm.) Tzvel. // Тез. докл. I Междунар. конф. «Проблема вида и видообразования». Томск, 2000. С. 29–31.
- Запрометов М.Н. Фенольные соединения: Распространение, метаболизм и функции в растениях. М. 1993. 272 с.
- Кульпина Т. Г., Высочина Г.И., Березовская Т. П. Флавоноиды *Polygonum lapathifolium* L. // Химия природ. соедин. 1986. № 4. С. 511–512.
- Меньшикова Е.А. Анатомическая и кариологическая характеристика семейства гречишных. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 1964. Пермь, 23 с.
- Омуркамзинова В.Б. Фенольные соединения некоторых растений рода *Atraphaxis* L.: Автореф. дис. ... канд. хим. наук. Алма-Ата. 1978. 22 с.
- Парфенов В.Н., Мазан Д.Ф. Качественные и количественные изменения танидов в процессе эволюции покрытосеменных растений // Докл. АН БССР. 1986. Т. 30. № 5. С. 468–471.
- Соболевская К.А., Высочина Г.И. Эколого-географические аспекты и некоторые вопросы хемосистематики секции *Aconogonon* Meissn. рода *Polygonum* L. — горец // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 1972. Вып. 3. № 15. С. 29–39.
- Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А.А. Федорова. Л., 1969. 926 с.
- Филина Н.И., Бовина И.Ю., Дараган Е.А., Язвенко С.Б. Морфологическая эволюция пыльцевых зерен в семействе гречишных // Палинология в стратиграфии. М., 1994. С. 33–35.

- Чекалинская И.И., Володько Т.В. Содержание флавоновых веществ в некоторых видах сем. Polygonaceae Lindl. // Ботаника. Исследования. Минск, 1966. Вып. 8. С. 66–68.
- Чукавина А.П. Род Polygonum L. в Средней Азии (ботанико-географическое и систематическое исследование). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 1967. 20 с.
- Чумбалов Т.К., Омуркамзинова В.Б. Флавоноиды *Atraphaxis muschketovii* // Химия природ. соедин. 1976. № 6. С. 815–816.
- Шевчук Т.Е., Гаврилюк И.П., Конарев В.Г. Иммунохимический анализ родства видов рода *Fagorum* с видами других родов семейства Polygonaceae // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 2. С. 259–267.
- Aguinagalde I., Gomez-Campo C. The phylogenetic significance of flavonoids in *Crambe* L. // Bot. J. Linn. Soc. 1984. V. 89. № 3. P. 277–288.
- Andersen M. Anthocyanins from Reproductive Structures in Pinaceae // Biochem. Syst. Ecol. 1992. Vol. 20. № 2. P. 145–148.
- Averett J.E., Raven P.H. Flavonoids of Onagraceae // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. Vol. 71. № 1. P. 30–34.
- Bohinc P. Chemistry of black bindweed (*P.convolvulus*) // Фарм. вестник (Любляна). 1958. № 9. P. 81–82. С. А., 53, 16469 g.
- Chong-Wook Park Flavonoid chemistry of Polygonum sect. Echinocaulon: A systematic survey // Systematic Botany. 1987. Vol. 12. № 1. P. 167–179.
- Dement W.A., Mabry T.J. Biological implications of flavonoid chemistry in *Baptisia* and *Thermopsis* // Biochem. Syst. Ecol. 1975. Vol. 3. № 2. P. 91–94.
- Gross H. Beiträge zur Kenntnis der Polygonaceen // Bot. Jahrb.Syst. Leipzig. 1913. Vol. 49. S. 234–339.
- Haraldson K. Anatomy and taxonomy in Polygonoideae Meisn. emend. Jaretsky // Acta univers. upsaliensis. Symbolae botanicae upsalienses. XXII:2. Uppsala. 1978. 95 s.
- Harborne J.B. Comparative Biochemistry of the Flavonoids. L., 1967. 383 p.
- Harborne J.B. Phytochemical Phylogeny. NY., 1970. 413 p.
- Harborne J.B. Evolution and function of flavonoids in plants // Rec. Adv. Phytochem. 1972. Vol. 4. P. 107–441.
- Harborne J.B. The Biochemical Systematics of Flavonoids // The Flavonoids (Eds. J.B. Harborne, T.J. Mabry, H. Mabry) L., 1975. P. 1056–1095.
- Harborne J.B. Flavonoids and the evolution of angiosperms // Biochem. Syst. Ecol. 1977. Vol. 5. P. 7–22.
- Hedberg O. Pollen morphology in the genus Polygonum L. s.lat. and its taxonomical significance // Svensk. Bot. Tidskrift. 1946. Bd.40. H.4. P. 371–404.
- Hegnauer R. Polygonaceae // Chemotaxonomie der Pflanzen. Basel., 1969. Bd. 5. S. 361–383.
- Hörhammer L., Hänsel R., Rao S., Müller K. Isolierung eines Rhamnazinesters aus *Polygonum hydropiper* // Arch. Pharm. 1953. Bd. 286/58. H.3. S. 153–158.
- Jaretsky R. Beiträge zur Systematik der Polygonaceae unter Berücksichtigung des Oxymethyl-anthrachinon – Vorkommens // Feddes Repert. Spec. Nov. Regni. Veg. 1925. Vol. 22. S. 49–83.
- Jaretsky R. Einige Chromosomensahlen aus der Familie der Polygonaceae // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1927. Bd. 65. S. 48–54.
- Jaretsky R. Die Bedeutung der «Phytochemie» für die Systematik // Arch. Pharmazie. 1928. B. 266. № 8. S. 602.
- Kawasaki M., Kanomata T., Yoshitama K. Flavonoids in the leaves of twenty eight Polygonaceous plants // Bot. Mag. Tokyo. 1986. V. 99. P. 63–74.
- Kubitzki K., Gottlieb O. Phytochemical aspects of angiosperm origin and evolution // Acta bot. neerl. 1984. Vol. 33. № 4. P. 457–468.
- Mathis C. Comparative Biochemistry of Hydroxyquinones // Comparative phytochemistry (Ed. Swain T.) L., NY., 1966. P. 245–270.
- Meissner C.F. Monographiae Generis Polygoni Prodrromus. Genevae. 1826.
- Miller J.M. Floral pigments and phylogeny in *Echinocereus* (Cactaceae) // Syst. Bot. 1988. Vol. 13. № 2. P. 173–183.
- Pasquale A., Galati E., Silvestri R., Tumino G. Pharmacognostic Researches on *Rheum compactum* // Pl. medica.1980. Suppl. P. 170–181.
- Porter P.L., Wallace J.W. C-glycosylflavones from species of *Ephedra* // Biochem. Syst. Ecol. 1988. Vol. 16. № 3. P. 261–262.
- Rathore A. et al. // J. Nat. Prod. 1987. Vol. 50. P. 357 (Цит.: Hegnauer, 1990).
- Richardson P.M. Anthocyanins of the Sterculiaceae: flavonoid scores and Hennigian phylogenetic systematics // Biochem. Syst. Ecol. 1982. Vol. 10. № 2. P. 197–199.
- Schnelle F.J., Schratz E. Unterschiede im Vorkommen von Anthrachinon – aglyca und Rhapontizin in *Rheum*-arten // Planta med. 1966. Jhr. 14. H. 2. S. 194–199.
- Sporne K.R. The Morphology of Angiosperms. L., 1974. 472 p.
- Stuessy T.F., Crawford D.J. Flavonoids and phylogenetic reconstruction // Plant Syst. and Evol. 1983. Vol. 143. № 1–2. P. 83–107.
- Swain T. The evolution of flavonoids // The Flavonoids (eds.) Harborne J.B., Mabry T.J., Mabry H., L. 1975. P. 1096.
- Varin L., Barrow D., Ragai J. Identification and biosynthesis of glycosylated and sulfated flavonols in *Flaveria bidentis* // Z. Naturforsch. 1986. C. 41. № 9–10. S. 813–819.
- Webb M.E., Harborne J.B. Leaf Flavonoid Aglycone Pattern and Sectional Classification in Genus *Vicia* (Leguminosae) // Biochem. Syst. Ecol. 1991. Vol. 19. № 1. P. 81–86.
- Yoshitama K., Nishino H., Ozawa H., Sakatani M., Okabe Y. Distribution pattern of anthocyanidins and anthocyanins in Polygonaceous plants // Bot. Mag. Tokyo. 1987. Vol. 100. P. 143–149.