

УДК 582.948

Древнесредиземноморские элементы в секциях *Mediterraneae* и *Alpestris* рода *Myosotis* (Boraginaceae)

Ancient Mediterranean elements in the sections *Mediterraneae* and *Alpestris* of genus *Myosotis* (Boraginaceae)

О. Д. Никифорова

O. D. Nikiforova

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090
E-mail: Nikiforovansk@yandex.ru

Реферат. Обсуждается генезис секций *Mediterraneae* O.D. Nikif. и *Alpestris* (T.N. Pop.) O.D. Nikif. рода *Myosotis* L. (Boraginaceae). В эволюционной линии (филии) *Mediterraneae* – *Alpestris* первоначальными и более древними являются виды древнесредиземноморской секции *Mediterraneae*, которые в наибольшей степени проявляют морфологические признаки рода *Exarrhena* R. Br., генетически связанного с южноафриканской флорой Вельвичии в понимании М. Г. Попова. Морфологические признаки чашечки южносибирских видов секции *Alpestris* – *M. chakassica* O.D. Nikif. и *M. schmakovii* O.D. Nikif. показывают, что в предыдущую геологическую эпоху на территории Сибири произрастали виды рода *Myosotis* древнесредиземноморского генезиса.

Summary. The genesis of sections *Mediterranean* O.D. Nikif. and *Alpestris* (T.N. Pop.) O.D. Nikif. of genus *Myosotis* L. (Boraginaceae) is discussed. In evolutionary line (phylia) *Mediterranean* – *Alpestris* the species of Ancient Mediterranean section *Mediterranean* are original and more ancient. They show more morphological characteristics of genus *Exarrhena* R. Br., which is genetically linked to the South African flora *Welwitschia* in M. G. Popov's understanding. Calyx morphological characteristics of the South Siberian species of *Alpestris* section – *M. chakassica* O.D. Nikif. and *M. schmakovii* O.D. Nikif. show that in the previous geological era in Siberia species of Old Mediterranean origin were growing.

Материалом для исследования видов рода *Myosotis* L. послужили гербарные коллекции крупнейших гербариев России (LE, NSK, NS, ALTB, ТК). Особое значение имели типовые материалы региональных гербариев Сибири, где хранятся типовые образцы *Myosotis austrosibirica* O.D. Nikif., holotypus: «Восточный Саян, хр. Удинский, истоки р. Иссыг-Суг; в гольцовом поясе, 2050 м над у. м., в лишайниковой тундре, 15 VII 1961, № 265, Л. Малышев», NSK0000181; *M. asiatica* (Vestergr.) Schischk. et Serg., neotypus: «Красноярский край, Таймырский р-н [п-ов], Диксонский р-н, окр. устья Бол. Боотаконга, осоково-моховое болото, 27.07.1985, № 746, С. Бубнова», NSK0000712 (Никифорова, 2009: 31); *M. chakassica* O.D. Nikif., holotypus: «Хакасия, Алтайский р-н, окрест. дер. Лукьяновка, степь, северо-восточный склон, 26 VII 1968, Н. Логутенко, Н. Деморенко», NS0000063; *M. schmakovii* O.D. Nikif., holotypus: «Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, плоскогорье Укок, лев. берег р. Ак-Алаха, напротив устья р. Калгуты, 49°22' с. ш. 87°38' в. д., 21 VIII 1998, АЮК, № 2335, Р. В. Камелин, А. И. Шмаков, С. Смирнов, С. Дьяченко, Д. Тихонов, Е. Антонюк» (ALTB) и *M. imitata* Serg., holotypus: «Prov. Tomsk, prope pag. Vuczкова, 25 VI 1890, fl., P.N. Krylov» (ТК).

Под древнесредиземноморским элементом мы понимаем элемент флоры, представленный таксоном любого ранга (вид, секция, род, семейство), который сформировался в области Древнего Средиземья и в настоящее время сохранившийся на ее территории.

Впервые понятие «флора Средиземноморской области» ввел А. Энглер (Engler, 1881). В дальнейшем наш соотечественник, выдающийся ботанико-географ, систематик и флорогенетик М.Г. Попов (1929, 1940, 1950, 1958, 1963, 1983 и др.) значительно расширил территориальные границы области и доказал, что Центральноазиатская область Энглера является частью огромной территории, которую он назвал «областью Древнего Средиземья», по месту исчезнувшего древнего Средиземного моря – Тетис.

По его мнению, «Область Древнего Средиземья тянется в широтном направлении на протяжении 9000 км от Марокко и Испании, т. е. от Атлантического океана, по южной Европе и Северной Африке, охватывая здесь современное Средиземное море – остаток Тетиса; далее на восток продолжается по Передней [Юго-Западной] и Средней Азии, имея южной границей хребет Западные Гималаи, а затем уходит в Монго-

лию и Северный Китай (по р. Хуанхе) до меридионального хребта Большого Хингана, не доходя до Тихого океана всего каких-нибудь 1000 км» (Попов, 1963: 47).

Формирование флоры области Древнего Средиземья началось с конца третичного периода, когда в связи с орографическими изменениями поверхности Земли освободились громадные площади суши, одновременно здесь поднялись горные системы Гималая, Тянь-Шаня, Гиндукуша и другие.

Освободившаяся из под вод территория Древнего Средиземья заселялась с двух различных сторон, из двух различных источников – со стороны флоры Гингко (палеогеновая арктотретичная) и со стороны флоры Вельвичии (палеогеновая южноафриканская), поэтому эта обширнейшая территория, была ареной образования новых неогеновых таксонов гибридной природы.

М. Г. Попов (1929) блестяще доказал гибридное происхождение древнесредиземноморского рода *Cicer* L., так как одна часть секций рода проявляет признаки арктотретичного гингковского рода *Vicia* L., а другая – рода *Ononis* L., родственные связи которого уходят в южноафриканскую ксерофитную флору. Он отмечал: «что для всех средиземноморских циклов характерно наличие родственных групп в Южном полушарии, особенно в Капской области Африканского континента, затем в их ареале появляется более или менее широкий разрыв, соответствующий Тропической Африке и снова они встречаются лишь в северной части Африканского континента или даже прямо в Европе или Передней Азии» (Попов, 1958: 209).

Изучая морфологическую структуру бореального рода *Myosotis*, мы также доказали его гибридную природу (Никифорова, 2000 а,б, 2002, 2016). Из схемы видно (рис. 1), что для бореального рода *Myosotis* палеогеновые роды *Trigonotis* Stev. и *Exarrhena* явились предковыми или родительскими таксонами, от которых в неогене, следующую геологическую эпоху, он получил и наследовал признаки этих родов, которые в настоящее время имеют секционный ранг.

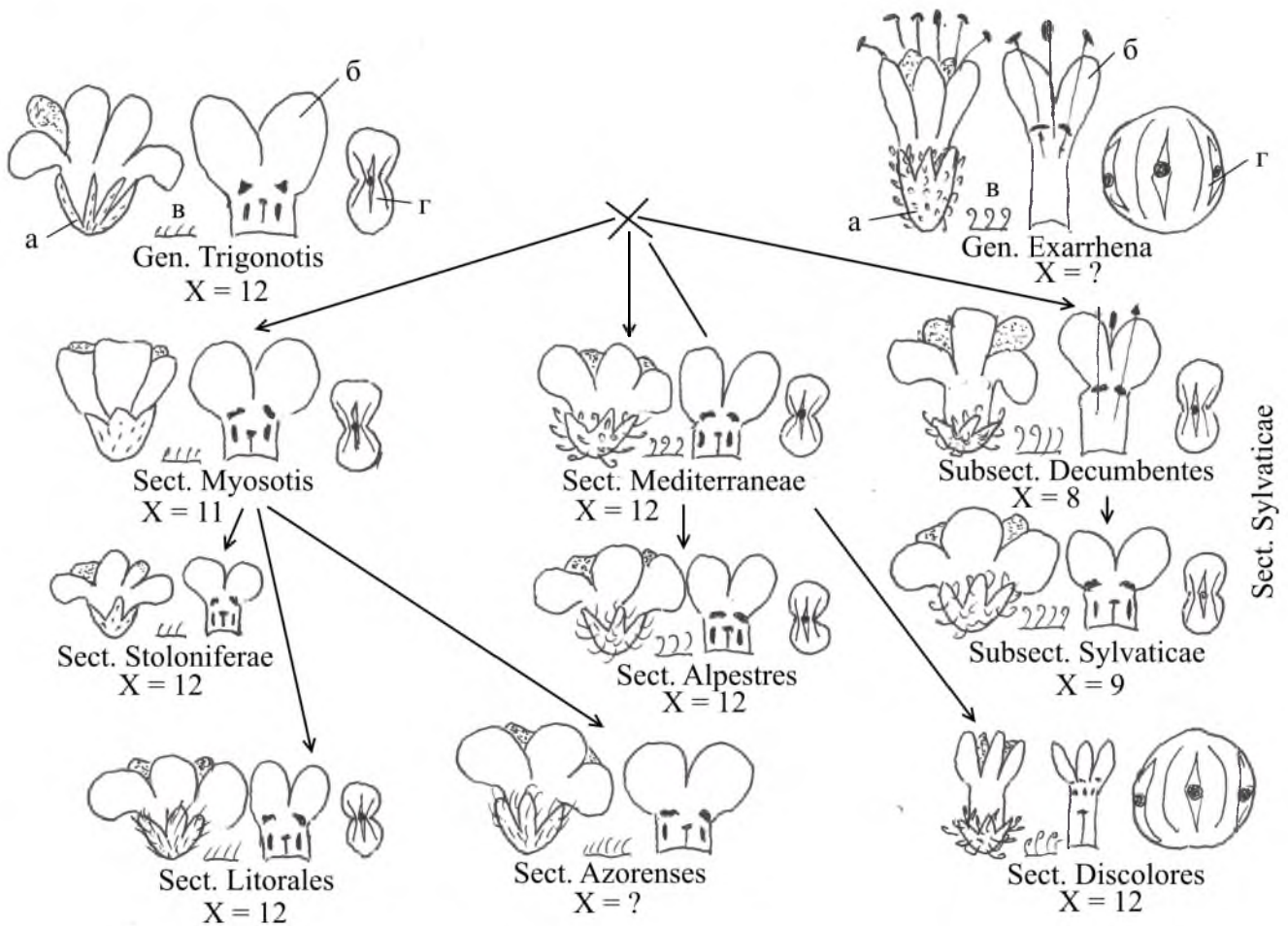


Рис. 1. Распределение морфологических признаков в секциях рода *Myosotis* в результате гибридизации родов *Trigonotis* и *Exarrhena*. а – чашечка; б – венчик; в – форма волосков на чашечке; г – форма пыльцевого зерна; X – основное число хромосом; × – знак гибридизации.

Опушение чашечки короткими прямыми прижатыми волосками у видов секций *Myosotis* и *Stoloniferae* O.D. Nikif. показывает родственные связи рода *Myosotis* с арктотретичным восточноазиатско-гималайским родом *Trigonotis*, а крючковатые оттопыренные волоски у видов секций *Discolores* O.D. Nikif., *Mediterraneae* O.D. Nikif. и *Sylvaticae* (Popov ex Riedl) Tzvelev – явное и близкое родство с австрало-новозеландским родом Южного полушария – *Exarrhena* R. Br., через который проявляются генетические связи с южноафриканской флорой Вельвичии в понимании Попова (1929, 1958).

В наиболее полной мере признаки рода *Exarrhena* отражены у видов древнесредиземноморской секции *Mediterraneae*, насчитывающей около 11 видов. Ареал секции ограничен восточной частью северного Средиземья, Балканским п-овом, Юго-Западной Азией, северная граница проходит по Крымскому п-ову, где произрастает единственный вид секции *M lithospermifolia* (Willd.) Hornem. (рис. 2). Наибольшее разнообразие видов представлено на Кавказе, здесь встречаются 5 видов секции, при этом 2 вида *M. radix-palaris* Khokhr. и *M kolakovskiyi* Khokhr. являются аджаро-лазистанскими эндемиками.

Виды секции *Mediterraneae* имеют ксероморфный облик, листья, стебли и плодоножки густо опушены седоватыми, прижатыми, полуприжатыми или оттопыренными волосками, чашечка опушена крючковатыми, полукрючковатыми и прямыми оттопыренными волосками. Эремы узкоэллиптические, килеватые, ареола широкоэллиптическая, расположена ближе к брюшной стороне, с длинными или короткими боковыми кавеями.

По экологии они преимущественно мезоксерофиты, предпочитают южные щебнистые солнечные склоны лесного пояса (*M radix-palaris*, *M lithospermifolia*, *M densiflora* C. Koch) или обитают близ снеж-

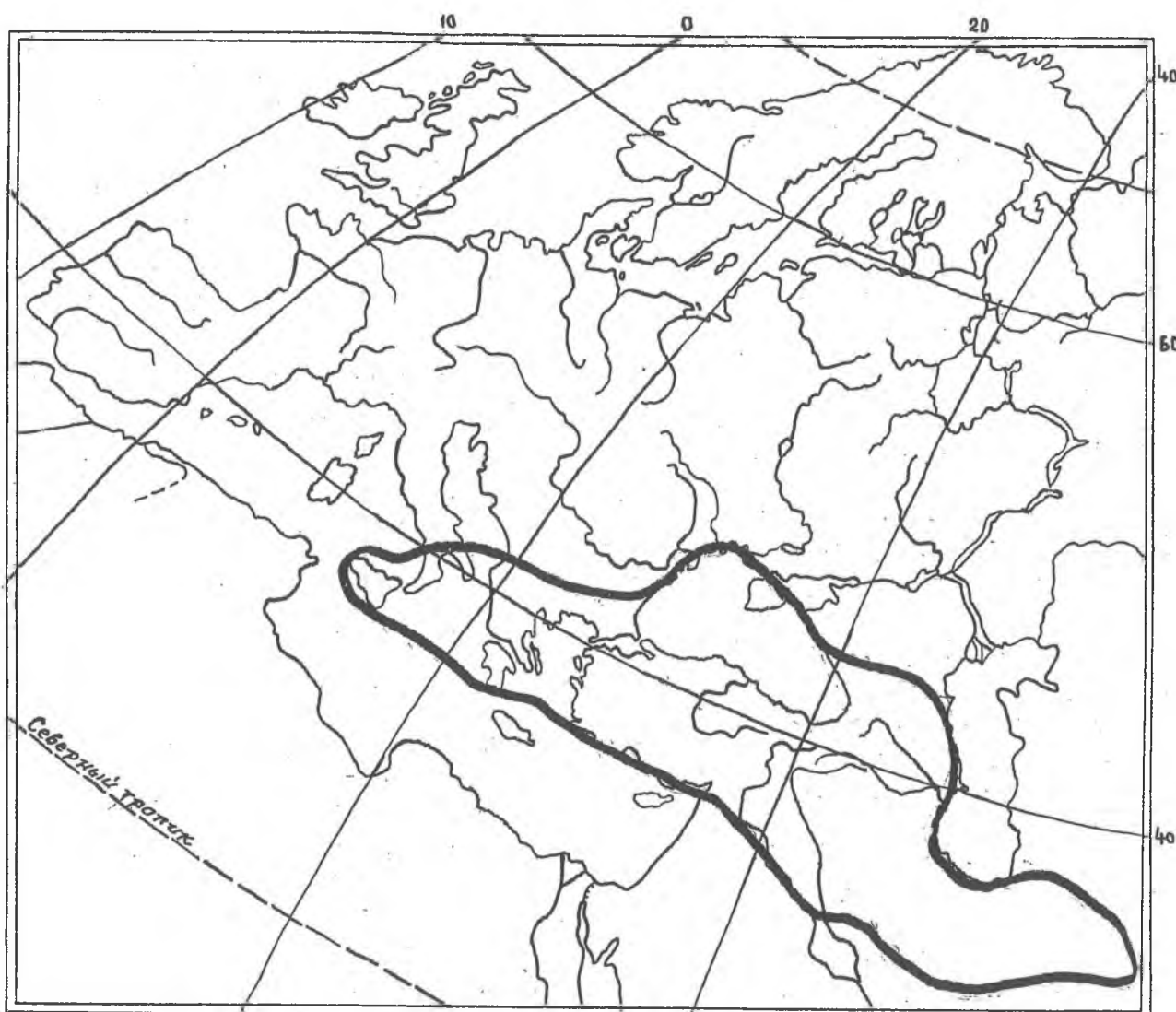


Рис. 2. Ареал секции *Mediterraneae*.

ников субальпийского и альпийского поясов (*M. olympica* Boiss.). Их экология и биология показывают, что виды секции *Mediterraneae* развивались в климате, отличном от бореального. Например, автор вида *M. radix-palaris*, А.П. Хохряков (1989, 1993), отмечал, что этот вид имеет особый цикл развития, он зацветает уже в конце зимы (конце февраля), полного цветения достигает в конце марта-начале апреля, к середине лета цветоносные стебли уже полностью засыхают. Зелеными остаются только розеточные листья новых цветоносных побегов, которые начнут развитие в конце следующей зимы. У *M. radix-palaris* длинное утолщенное шнуровидное «стержневое» корневище, которое характерно для видов рода *Exarrhena*.

В роде *Myosotis* ботаники долгое время не могли вычленить древнесредиземноморский элемент, так как его виды по опушению чашечки сходны с видами секции *Sylvaticae*, а по ксерофитному облику и жизненной форме – с бореальными видами секции *Alpestris*. Наглядным тому примером может служить тьянь-шаньский вид *M. kamelinii* O.D. Nikif., описанный мною (Никифорова, 2003). В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (ЛЕ) одни исследователи определяли его как *M. sylvatica* Ehrh. ex Hoffm. из-за наличия крючковых волосков на чашечке, другие – как *M. alpestris*, по наличию утолщенного корневища и многочисленных розеточных вегетативных побегов. Нами выявлено, что древнесредиземноморские виды отличаются от *M. sylvatica* и родственных ему видов морфологией эремов. У видов секции *Sylvaticae* ареола эремов почковидная, а в секциях *Mediterraneae* и *Alpestris* она эллиптическая с боковыми кавеями. Наличие крючковых волосков на чашечке, особенно у ее основания, отличает *M. kamelinii* от видов секции *Alpestris*, у которых чашечка опушена прямыми полуприжатыми и серповидными волосками (рис. 3, 4).

Изучение генезиса рода *Myosotis* позволило сделать заключение, что в результате гибридизации палеогеновых родов сформировались 3 главные самостоятельные эволюционные филии (Никифорова, 2000 а, б). На схеме (рис. 1) показано, что в филии *Mediterraneae* – *Alpestris* первоначально сформировались виды секции *Mediterraneae*, поэтому они являются более древними, макротермными элементами, сохранившимися в настоящее время как реликты в области Древнего Средиземья. Когда климат на Земле становился суровее, первые макротермные элементы вымирали, а на их основе шло формирование бореальных, в основном полиплоидных и слабо отграниченных рас секции *Alpestris*, приспособленных к наиболее суровым экологическим условиям.

Важно отметить, что с запада на восток количество видов древнесредиземноморского генезиса значительно уменьшается, при этом в западной части ареала у видов *M. densiflora*, *M. lithospermifolia*, *M. armata*



Рис. 3. Форма и опушение чашечки некоторых видов секций *Mediterraneae*, *Alpestris* и *Sylvaticae*. 1 – *M. lithospermifolia*; 2 – *M. kamelinii*; 3 – *M. heteropoda*; 4 – *M. austrosibirica*; 5 – *M. schmakovii*; 6 – *M. imitata* Serg.; 7 – *M. rivularis*; 8 – *M. sachalinensis* Popov; 9 – *M. krylovii* Serg. 1, 2, 3 – виды секции *Mediterraneae*. 4, 5, 6 – виды секции *Alpestris*. 7, 8, 9 – виды секции *Sylvaticae*.

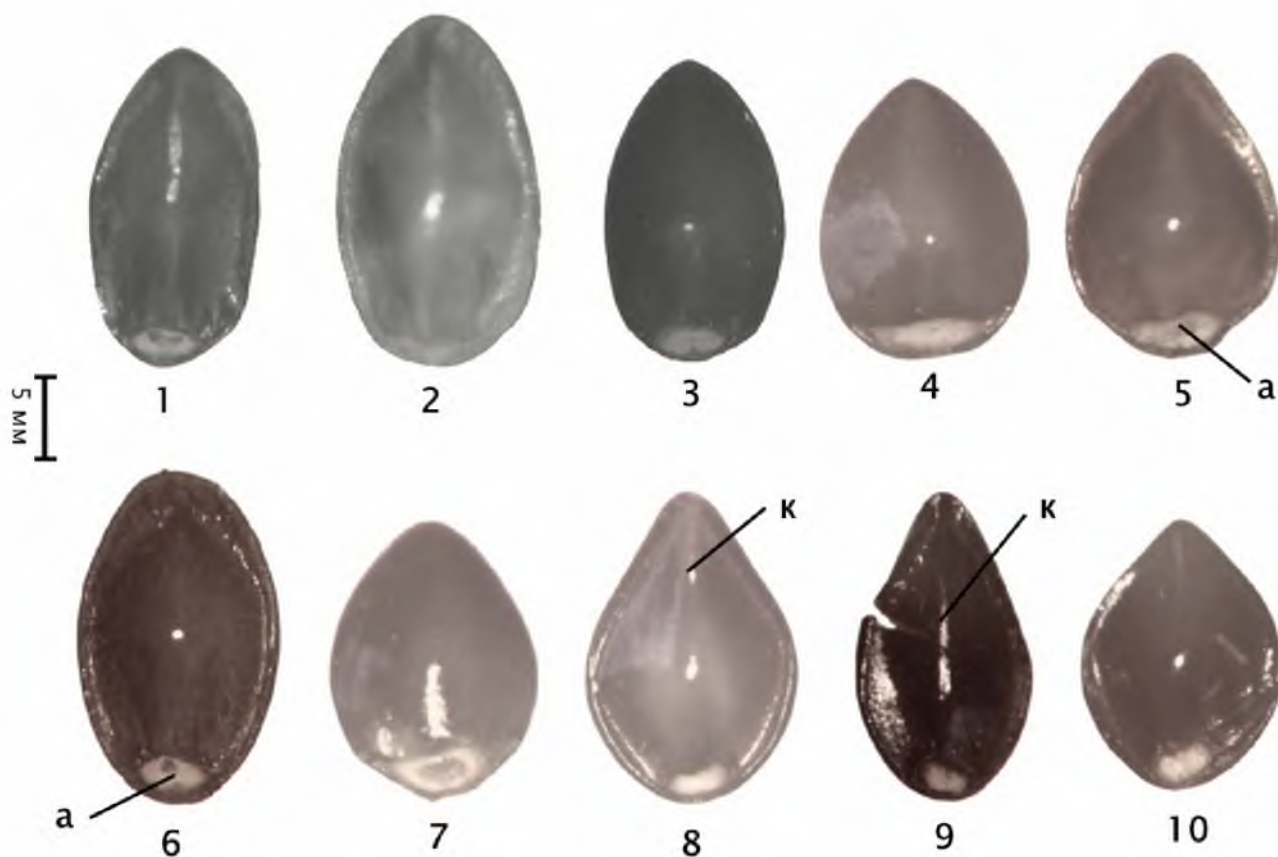


Рис. 4. Форма эремов и ареолы некоторых видов секций *Mediterraneae*, *Alpestris* и *Sylvaticae*. 1 – *M. lithospermifolia*; 2 – *M. kamelinii*; 3 – *radix-palaris*; 4 – *M. baicalensis* O.D. Nikif.; 5 – *M. chakassica*; 6 – *M. suaveolens*; 7 – *M. imitata*; 8 – *M. sylvatica*; 9 – *M. sajanensis* O.D. Nikif.; 10 – *M. pseudovariabilis* Popov. 1, 2, 3 – виды секции *Mediterraneae*. 4, 5, 6, 7 – виды секции *Alpestris*. 8, 9, 10 – виды секции *Sylvaticae*.

Vestergren и др. крючковатые волоски на чашечке многочисленные, грубые и заметно утолщаются по мере отцветания. В восточной части ареала виды отличаются наличием немногочисленных крючковатых и полукрючковатых волосков на чашечке. Например, у тянь-шаньского вида *M. kamelinii* крючковатые волоски хорошо выражены только в нижней части чашечки и на плодоножках (Никифорова, 2003).

Таким образом, виды секции *Alpestris* являются приемниками, т. е. эволюционным продолжением секции *Mediterraneae*. Секция *Alpestris* насчитывает 22 вида, большая часть которых является горными альпийскими, горностепными и лесостепными видами, широко распространенными в Северном полушарии (Никифорова, 2000 г).

В отличие от секции *Mediterraneae* у видов секции *Alpestris* чашечка опушена прямыми прижатыми или серповидными волосками, у некоторых видов в опушении присутствуют единичные крючковатые волоски.

Следует отметить, что в секцию *Alpestris* включены 3 вида (*M. suaveolens* Waldst. et Kit., *M. gallica* Vestergren и *M. daralaghezica* T.N. Pop.), которые произрастают в пределах Древнего Средиземья. С одной стороны, по наличию единичных крючковатых и полукрючковатых волосков они сближаются с видами секции *Mediterraneae*, а по форме ареолы эремов (широко эллиптическая или почти округлая без выраженных кавей) отличаются от видов секции *Alpestris* и *Mediterraneae*, у которых ареолы эллиптические с короткими или длинными кавеями. Эти виды определены в самостоятельную подсекцию *Suaveolentes* O.D. Nikif., занимающую промежуточное положение между секциями *Alpestris* и *Mediterraneae* (Никифорова, 2001). К этой же группе родства можно отнести два южносибирских вида – *M. chakassica* O.D. Nikif. и *M. schmakovii* O.D. Nikif.

M. chakassica встречается в горных степях Хакасии, по щебнистым склонам. В отличие от других сибирских видов ряда *Alpestris* у *M. chakassica* ареола округлая, с малозаметными боковыми кавеями, у остальных сибирских видов ряда *Alpestris* она обычно эллиптическая с резко выраженными боковыми каве-

ями. Кроме того, он хорошо отличается короткими, полуприжатыми к оси соцветия (цвето)-плодоножками, а у других видов они отклоненные. По признакам эремов и опушению чашечки близок к средиземноморскому виду – *M. suaveolens*.

M. schmakovii O.D. Nikif. – высокогорный вид, произрастающий, большей частью, в Центральном и Юго-Восточном Алтае. Наиболее широко распространен на хребтах, где выражен высокогорный пояс с горнотундровой растительностью: Северо-Чуйский, Южно-Чуйский, Сумультинский, Курайский, Сайлюгем, Чихачева, Цаган-Шибету, Монгольский Алтай и плато Укок. В западной части Алтайской горной страны, даже на высокогорных субальпийских лугах *M. schmakovii* отсутствует (Никифорова, 2010). По наличию крючковатых волосков на чашечке он сближается с тянь-шаньским высокогорным видом *M. kamelinii*, от которого существенно отличается длиной плодоножек и формой чашечки. От высокогорного саянского вида *M. austrosibirica* – ксероморфным обликом, формой дерновины и опушением чашечки. У *M. austrosibirica* чашечка опушена только прямыми и серповидными волосками, крючковатые волоски отсутствуют. Более подробно морфологические особенности *M. schmakovii* обсуждаются в статье (Никифорова, 2010).

По наличию на территории Южной Сибири двух видов секции *Alpestres*, у которых явно проявляются крючковатые волоски на чашечке, можно предположить, что в предыдущую геологическую эпоху здесь произрастали виды рода *Myosotis* древнесредиземноморского генезиса.

Р. В. Камелин (1998) на территории Алтайской горной страны вычленил древнесредиземноморский элемент и на многочисленных примерах показал, что здесь получили развитие как его лесные типы, так и еще достаточно близкие к ним дубравные «кверцетальные», а также пра-шибляковые элементы. На Алтае, по всей вероятности, древнесредиземноморские виды рода *Myosotis* входили в состав древних «кверцетальных» и пра-шибляковых растительных группировок, которые в настоящее время наиболее полно сохранились в Закавказье и на Балканах. На их основе в горах Алтая формировались бореальные расы, которые осваивали новые высокогорные ниши. Экология и морфология высокогорного алтайского вида *M. schmakovii* доказывает данное предположение.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке фонда Andrew W. Mellon Foundation (грант № 41300650) и гранта РФФИ (проект № 15-29-02429).

ЛИТЕРАТУРА

- Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). – Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 1998. – 239 с.
- Никифорова О. Д. Бореальные секции рода *Myosotis* L. и их генезис // Turczaninowia, 2000 а. – Т. 3, вып. 1. – С. 5–24.
- Никифорова О. Д. Междуродовая интрогрессивная гибридизация в семействе Boraginaceae: роды *Trigonotis* Stev. и *Myosotis* L. // Krylovia, 2000 б. – Т. 2, № 1. – С. 17–25.
- Никифорова О. Д. Сибирские виды секции *Alpestres* рода *Myosotis* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2000. – Т. 85, № 1. – С. 140–148.
- Никифорова О. Д. Система рода *Myosotis* (Boraginaceae) // Бот. журн., 2001. – Т. 86, № 12. – С. 77–86.
- Никифорова О. Д. Фенотипическая структура рода *Myosotis* L. (Boraginaceae) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам I междунар. научн.-практ. конф. (26–28 ноября 2002 г., Барнаул). – Барнаул: Концепт, 2002. – С. 115–118.
- Никифорова О. Д. Новый вид рода *Myosotis* (Boraginaceae) из Средней Азии // Бот. журн., 2003. – Т. 88, № 5. – С. 148–151.
- Никифорова О. Д. Конспект видов родов *Myosotis* и *Strophostoma* (Boraginaceae) Азиатской России // Растительный мир Азиатской России, 2009. – № 2 (4). – С. 22–35.
- Никифорова О. Д. Новые таксоны рода *Myosotis* (Boraginaceae) с Алтая // Turczaninowia, 2010. – Т. 13, вып. 1. – С. 103–112.
- Попов М. Г. Род *Cicer* и его виды. К проблеме происхождения средиземноморской флоры. Опыт морфологической и географической монографии // Тр. прикл. бот. ген. сел. – Л., 1929. – Т. 21, № 1. – С. 3–240.
- Попов М. Г. Опыт монографии рода *Eremostachys* Vge. // Новые мем. Моск. об-ва исп. прир. – М., 1940. – Т. 19. – 166 с.
- Попов М. Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники. Т. 1. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 70–108.
- Попов М. Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Избранные сочинения. – Ашхабад: Изд-во АН ТаджССР, 1958. – С. 182–241.
- Попов М. Г. Основы флорогенетики. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 135 с.

Попов М. Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Избранные труды в 2-х ч. Ч. 2. – Киев: Наукова думка, 1983. – 477 с.

Хохряков А. П. Новые виды растений с Кавказа // Бюл. Главн. ботан. сада АН СССР, 1989. Вып. 152. – С. 58–63.

Хохряков А. П. О некоторых видах незабудок (*Myosotis* L., Boraginaceae) флоры Кавказа // Новости сист. высш. раст. – СПб.: Наука, 1993. – Т. 29. – С. 110–116.

Engler A. Über die morphologischen Verhältnisse und die geographische und angestorbene Anacardiaceae // Bot. Jahrb., 1881. – № 1. – P. 365–427.