


На правах рукописи

СОКОЛОВ Дмитрий Дмитриевич

**Морфология и система трибы *Loteae* DC.
семейства *Leguminosae***

Специальность 03.00.05 – ботаника

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**



Москва – 2003

Работа выполнена на кафедре высших растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Геннадий Павлович Яковлев;
доктор биологических наук, профессор
Андрей Георгиевич Еленевский;
доктор биологических наук
Юрий Николаевич Горбунов.

Ведущая организация: Ботанический институт имени
В.Л. Комарова РАН

Защита состоится 31 октября 2003 г. в аудитории М-1 в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.46 в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу: 119992, г. Москва, ГСП – 2, Воробьевы горы, МГУ, Биологический факультет.
Факс – (095) 939-18-27.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Автореферат разослан 11 сентября 2003 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



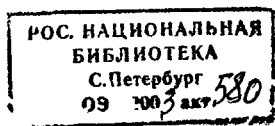
С.Н. Лекомцева

2003-A
14494

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Семейство *Leguminosae* – одно из крупнейших семейств цветковых растений. К нему относится целый ряд важных культурных растений. Несмотря на очевидную актуальность всестороннего изучения бобовых и большое число публикаций, посвященных представителям этого семейства, многие их особенности остаются предметом острых дискуссий, а система семейства *Leguminosae* все еще далека от совершенства. Одна из критических групп бобовых – триба *Loteae* s.l. из подсемейства *Papilionoideae*, которая включает более 200 видов, распространенных на всех континентах, кроме Антарктиды, но наиболее богато представленных в Средиземноморье и в Калифорнии (Polhill, 1994). Одни систематики понимают эту трибу узко (Lock, 1989; Яковлев, 1991; Yakovlev et al., 1996; Talavera, Salgueiro, 1999), а другие включают в состав всех *Loteae* роды трибы *Coronilleae* (Lassen, 1989, Polhill, 1994). Объем родов *Loteae* служит предметом многолетних споров. Вследствие этого в составе трибы (или триб *Loteae* s.str. и *Coronilleae*) принимают от 10 (Polhill, 1981) до 21 (Hutchinson, 1964) родов. Ситуация значительно осложняется тем, что многочисленные таксономические построения делали на материале региональных флор и данных научных публикаций, зачастую неполных и неточных. Монографическое исследование трибы в объеме мировой флоры с привлечением фактического материала не проводили с конца XIX века. Отсутствуют также современные монографии по большинству родов трибы, в том числе по самому крупному роду *Lotus*. Все это говорит о насущной необходимости ревизии системы трибы *Loteae*.

Изучение трибы *Loteae* актуально не только само по себе, но и в контексте современных тенденций развития систематики растений. Прогресс молекулярной систематики привел к выдвиганию гипотез о филогении различных групп растений и животных, которые зачастую плохо согласуются с традиционными представлениями (Chase et al., 1993, 2000;



Takhtajan, 1997; Антонов, 2000). Молекулярная систематика, в отличие от систематики линнеевского типа, оперирует не только иными исходными данными (молекулярными, а не морфологическими) но и иными методами их анализа. В рамках молекулярной систематики универсально применение кладистических и фенетических подходов. Хотя основы этих подходов были разработаны применительно к анализу морфологических данных, ранее их использование не было общепринятым. Мы считаем, что для понимания реального уровня расхождений между молекулярными и морфологическими данными по филогении растений необходимо проанализировать различные данные сходными методами. Триба *Loteae* представляет собой удобный модельный объект не только для такого исследования, но и для анализа перспектив использования кладистических подходов и молекулярных данных в систематике растений. Первые результаты по молекулярной систематике *Loteae*, охватывающие 38 видов трибы (Allan, Porter, 2000), не согласуются в полной мере ни с одной из существующих систем трибы.

Один из видов *Loteae* – *Lotus japonicus* (Regel) Larsen -- выбран в последнее время модельным объектом для изучения молекулярной генетики бобовых растений (Jiang et al., 1999; Doyle, Luckow, 2003). Это придает особое значение всестороннему изучению данной группы. Важно также и то, что несколько представителей *Loteae* культивируют как кормовые растения.

Цель и задачи исследования. Основная цель работы состояла в сопоставлении таксономической и филогенетической значимости разных морфологических и молекулярных признаков представителей трибы *Loteae* s.l., оценке перспектив применения кладистических методов и молекулярных данных в систематике группы и разработке новой оригинальной системы *Loteae*. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. критический анализ признаков, которые традиционно используют при выделении трибы *Loteae* и разграничении родов и внутривидовых таксонов в ней;

2. комплексное изучение морфологии вегетативных и генеративных органов представителей *Loteae* для выявления новых таксономически значимых признаков;

3. проведение кладистических и фенетических анализов трибы *Loteae* с использованием морфологических и молекулярных данных;

4. уточнение объема, ранга и номенклатуры входящих в состав *Loteae* таксонов и составление оригинального варианта системы трибы.

Научная новизна работы. Проведена таксономическая ревизия трибы *Loteae*, основанная на изучении подавляющего большинства (более 270) традиционно принимаемых видов данной группы.

Проведены исследования морфологии побегов, соцветий, цветков, плодов и проростков представителей *Loteae*. Установлены конструктивные типы побеговых систем представителей трибы, определена морфологическая природа частей листа у видов рода *Lotus*. Впервые выявлена конструкция флоральной единицы (зоны) у представителей всех родов трибы, установлено наличие уникальной для *Loteae* структуры – псевдобрактеи, показана таксономическая значимость различий в ее строении и положении на цветоносе. Впервые выявлено два типа развития соцветий и чашечки в трибе. Опровергнуто общепринятое представление о наличии у *Anthyllis* однобратственного андроцея. Впервые у представителей всех родов трибы изучены ориентация микропиле семян, характер поверхности стилодиев и анатомия плодов. Впервые установлено, что плод *Tripodion* вскрывается продольно, а не разламывается на членики. Показана несостоятельность представлений об отсутствии главного побега в проростках ряда представителей *Loteae*.

Впервые на основе оригинальной матрицы, включающей 11925 элементов, проведен кладистический анализ трибы *Loteae*, в котором учтены данные по морфологии всех ее представителей. Показано, что данные эволюционной морфологии и молекулярной систематики во многих отношениях хорошо согласуются между собой. Впервые проведен кладистиче-

ский анализ *Loteae* с использованием как морфологических, так и молекулярных данных. Проведено сравнение различных компьютерных программ, реализующих кладистический анализ.

Впервые проанализирована возможность применения критерия строгой монофилии при выделении таксонов в трибе *Loteae*. Уточнены границы трибы, предложен новый вариант ее системы в мировом объеме. Описаны новые роды, подроды, секции и виды. Предложены оригинальные ключи для определения таксонов *Loteae*. Выбраны лектотипы названий таксонов разных рангов.

Впервые диагностические признаки *Loteae* и направления морфологических преобразований в группе детально проанализированы с учетом близкого родства трибы с тропическими древесными формами бобовых. Показана большая роль параллельной эволюции в становлении современного разнообразия *Loteae*.

Практическая значимость. Выявленные на примере трибы *Loteae* пути синтеза сравнительно-морфологических и молекулярных данных, используемых в таксономии, анализ возможностей и недостатков кладистических методов, а также предлагаемые рекомендации к разграничению родов имеют методическое значение и могут быть учтены при ревизии других групп. Уточнены объем, ранг и географическое распространение ряда таксонов трибы *Loteae*, что должно найти отражение при составлении региональных «Флор», определителей и баз данных. Результаты работы использованы в монографиях «Legumes of the World» и «Flora Zambesiaca», в которых автор принял участие, а также в сводке «Legumes of Northern Eurasia: a checklist» (Yakovlev et al., 1996). В мировую базу данных по бобовым растениям, разработанную в рамках проекта ILDIS, введена информация о 48 и дополнены сведения о 114 таксонах трибы, что отражено в соавторстве в ее публикации в сети Интернет и на компакт-диске (2001). Типификация названий видов, описанных К. Линнеем, проведена в рамках Linnaean Plant Name Typification Project. Материалы диссертации исполь-

зованы при чтении раздела по кладистическому анализу в рамках спецкурса на кафедре высших растений биологического факультета МГУ. Разработанный вариант системы трибы *Loteae* можно рассматривать как средство целенаправленного поиска растений с хозяйственно ценными признаками.

Положения, выносимые на защиту.

1. Согласно разработанной нами оригинальной системе, триба *Loteae* семейства *Leguminosae* состоит из 18 родов и 272 видов. Большинство принятых таксонов – политетические. Триба в целом и ее роды монофилетичны, а подроды и секции – моно- или парафилетичны. Использование критерия строгой монофилии при выделении всех таксонов нецелесообразно, так как оно лишает систему ее справочной и обобщающей ценности.

2. Молекулярную систематику не следует рассматривать как альтернативу традиционным методам систематики. Многие расхождения между ними обусловлены слабой морфологической изученностью материала. Удобными способами ранжирования гипотез о родственных связях между организмами, полученных на основе использования морфологических и молекулярных данных, могут служить bootstrap- и jackknife-анализы.

3. Методы «экономного» кладизма – перспективный инструмент для анализа больших массивов данных и выдвижения филогенетических гипотез. Однако результаты кладистического анализа не служат прямым руководством к пересмотру системы группы. Так, параллелизмы широко распространены в морфологической эволюции трибы *Loteae*, и поэтому морфологическая эволюция далеко не всегда носит «экономный» характер.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на 5 и 6 Молодежных конференциях ботаников в Санкт-Петербурге (1994, 1997), на конференции «Флора Центральной России» (Липецк, 1995), на совещании «Факторы таксономического и биохорологического разнообразия» (Санкт-Петербург, 1995), на 12 симпозиуме «Morphologie, Anatomie, Systematik» (Mainz, 1995), на конференции «Ломоносов – 96» (Москва, 1996), на симпозиуме «Проблемы репродуктивной биологии растений»

(Пермь, 1996), на 9, 10 и 11 Московских совещаниях по филогении растений (1996, 2000, 2003), на 10 и 11 съездах Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 1998; Новосибирск-Барнаул, 2003), на 6 международной конференции по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 1999), на научном семинаре в Гербарии Нью-йоркского Ботанического сада (2001), на Международной научной конференции по систематике высших растений, посвященной 70-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова (Москва, 2002), на Московском семинаре по компьютерной генетике (2002).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 44 работы, в том числе 7 в российских и 12 в зарубежных рецензируемых журналах; 4 работы принято к печати.

Структура диссертации. Основной текст диссертации изложен на 466 страницах и включает введение, 9 глав, выводы и список литературы, содержащий 545 работ, в том числе 356 – на иностранных языках. В приложения вынесены 181 иллюстрация, таблица, обобщающая важнейшие морфологические особенности представителей трибы *Loteae*, матрица морфологических данных, использованная для кладистических и фенетических анализов трибы *Loteae*, список образцов, из листьев которых выделяли ДНК.

Глава 1. Обзор литературы по систематике трибы *Loteae*

Трибу *Loteae* впервые выделил А.Р. de Candolle (1825, 1826), который понимал ее очень широко. Рядом с ней в системе он поместил трибу *Hedysareae* DC. Основным различием между этими трибами de Candolle считал строение плодов: у представителей *Loteae* они не распадаются на членики, а у *Hedysareae* – членистые. В ходе дальнейших исследований каждая из этих двух триб была разделена на несколько самостоятельных. При этом большое внимание обращали на характер жизненных форм, строение листьев, соцветий и цветков. Традиционное узкое понимание

трибы *Loteae* сформировалось ко второй половине XIX века (Bentham, Hooker, 1865; Taubert, 1898) и принято во многих современных сводках (Polhill, 1981; Яковлев, 1991; Takhtajan, 1997; Росков и др., 1998; и др.). Некоторые исследователи (Boissier, 1872; Dormer, 1945; Polhill, 1981) обращали внимание на близость к *Loteae* выделенной из состава *Hedysareae* трибы *Coronilleae* Burnett (1835). Обеим трибам свойственны такие общие черты как цветки, собранные в зонтики или головки (а не кисти), и утолщенные под пыльниками тычиночные нити. Важным сходством считали также отсутствие главного побега у проростков ряда представителей *Loteae* s.str. и *Coronilleae*. Начиная с конца 1980-х гг. некоторые авторы объединяют две трибы под приоритетным названием *Loteae* s.l. (Lassen, 1989; Lock, Simpson, 1991; Polhill, 1994).

K.J. Dormer (1945), R.M. Polhill (1981) и Г.П. Яковлев (1991) относят *Loteae* и *Coronilleae* к группе преимущественно внетропических мотыльковых, которая получила название Эпульвинатной «серии», или Галегоидного комплекса. Среди представителей этой группы преобладают травянистые растения, имеющие листья без подушечек и прилистничков и обычно двурядное листорасположение. К Галегоидному комплексу относят также трибы *Galegeae*, *Hedysareae* s.str., *Vicieae*, *Trifolieae* и др. (Яковлев, 1991).

Данные молекулярной систематики (Hu et al., 2000; Wojciechowski et al., 2000; Kajita et al., 2001; и др.) согласуются с гипотезой о монофилии *Loteae* s.l., но указывают на ее близость не к другим представителям Галегоидного комплекса, а к трибе *Robinieae*, особенно к роду *Sesbania*. Большинство видов *Robinieae* – тропические деревья и кустарники, листья у них имеют подушечки и прилистнички и обычно не расположены двурядно.

В главе подробно рассмотрена история становления концепции рода в трибе *Loteae* s.l. и современное состояние проблемы разграничения родов в этой группе. R.M. Polhill (1994) принял следующие 17 родов *Loteae* (в скобках – число видов): *Cytisopsis* Jaub. et Spach (2), *Anthyllis* L. (25),

Tripodion Medik. (1), *Hymenocarpos* Savi (4), *Dorycnopsis* Boiss. (1), *Dorycnium* Mill. (12), *Lotus* L. (100), *Podolotus* Royle ex Benth. (1), *Pseudolotus* Rech. f. (1), *Vermifruх* J.B. Gillett (1), *Coronilla* L. (20), *Securigera* DC. (12), *Hippocrepis* L. (21), *Scorpiurus* L. (4), *Ornithopus* L. (6), *Antopetitia* A. Rich. (1), *Hammatolobium* Fenzl. (2).

Роды *Tripodion* и *Dorycnopsis* ранее часто объединяли с *Anthyllis*, к этому же роду относили часть видов или все виды *Hymenocarpos* (например, Taubert, 1898; Ball, 1968; Polhill, 1981; Акулова, 1985, 1986). Lassen (1986) предложил объединять роды *Hammatolobium* и *Tripodion*, а Polhill (1981) включал виды *Dorycnium*, *Podolotus*, *Pseudolotus* и *Vermifruх* в состав *Lotus*. Существуют и другие разногласия в понимании объема родов трибы. Особенно сложен вопрос о взаимоотношениях видов Старого и Нового Света. Одни авторы включают все североамериканские виды трибы в род *Lotus*, имеющий главный центр разнообразия в Средиземноморье (Ottley, 1944; Isely, 1993; Polhill, 1994; Barneby, 1989; Kirkbride, 1999), другие относят их к эндемичному для Нового Света роду *Hosackia* Douglas ex Benth. (Abrams, 1944; Gillett, 1959), третьи распределяют их по нескольким эндемичным американским родам (Rydberg, 1906, 1913; Lassen, 1986–1998).

Кладистические анализы видов *Lotus* s.l. Старого и Нового Света на основе морфологических данных провела А.М. Arambarri (2000a,b), однако ее результаты трудно использовать для уточнения родственных связей между американскими и средиземноморскими представителями трибы, поскольку виды из разных регионов проанализированы по отдельности. Результаты кладистического анализа 38 видов *Loteae* на основе данных по последовательностям участка ITS1-2 рибосомальной ядерной ДНК (Allan, Porter, 2000) говорят о том, что американские и средиземноморские виды рода *Lotus* s.l. не связаны близким родством. Разные американские виды *Lotus* s.l. проявляют большое сходство с разными средиземноморскими видами рода *Coronilla*.

Глава 2. Материалы и методы

Основным материалом для работы служили коллекции 28 отечественных и зарубежных гербариев (более 10000 листов). Исследованы представители всех родов, подродов и секций *Loteae* мировой флоры, а также все традиционно принимаемые виды трибы (более 270), за исключением 6 видов, морфология которых подробно охарактеризована в литературе. 47 видов автор имел возможность изучить в природе (в европейской России, на Кавказе, в Крыму, в Швейцарии, в Испании и в Калифорнии) или в культуре. Изучены типы названий многих видов, впервые проведена лекто- или неотипификация названий некоторых видов (Sokoloff, 1997, 1999a, 2000a; Kramina, Sokoloff, 1997a; Ali, Sokoloff, 2001). Установлены (и отчасти впервые выбраны – Sokoloff, 1999a) типы и лектотипы всех названий родов, предложенных для представителей *Loteae*.

Основным методом исследования был сравнительно-морфологический с использованием методик кладистического и фенетического анализа. Данные анализировали по методу максимальной экономии (например, Павлинов, 1989; Wiley et al., 1991; Forey et al., 1995), в том числе с применением алгоритма Ratchet (Nixon, 1999), по методу SYNAP (Байков, 1999) и с помощью кластерного анализа с использованием методов ближнего и среднего связывания (например, Aldenderfer, Blashfield, 1985; Пименов, 1987; Терехин, 1990). Анатомическое строение плодов и андроеца изучали по общепринятой методике (Барыкина и др., 2000) на временных и постоянных препаратах с использованием светового микроскопа. С помощью сканирующего электронного микроскопа на материале, зафиксированном в FAA или в 70% этиловом спирте, изучали развитие листьев, цветков и соцветий. Сканирующий электронный микроскоп использовали также для изучения поверхности стилодиев. Нуклеотидные последовательности участка ITS1-2 рибосомальной ядерной ДНК у представите-

лей *Loteae* исследованы совместно с сотрудниками Национального Музея естественной истории США и НИИ ФХБ им. А.Н.Белозерского МГУ.

В ходе работы широко использовали различные электронные базы данных, две из которых созданы при участии автора (см.: Kramina, Sokoloff, 1997b; Sokoloff, 2001b).

Глава 3. Сравнительно-морфологическое исследование трибы *Loteae*

В главе изложены оригинальные данные по морфологии представителей трибы *Loteae*. Остановимся на некоторых наиболее значимых признаках. В главах 3-6 объем таксонов принят по системе R.M. Polhill (1994).

Жизненные формы и строение побегов. Представители трибы – кустарники, кустарнички, полукустарники, многолетние и однолетние травы. Подавляющее большинство многолетних растений имеет симподиальное возобновление побегов. По нашим данным, только моноподиальное возобновление имеют лишь виды *Cytisopsis*; у некоторых других видов трибы тип возобновления нестабилен. Подавляющее большинство представителей трибы – трехосные растения. Лишь представители двух видов, как нами впервые установлено, – двухосные растения, имеющие наряду с пазушными также и верхушечные элементарные соцветия. Мы изучили характер листорасположения на всем доступном материале по трибе *Loteae* и впервые установили, что виды *Anthyllis terniflora* и *A. cytisoides* четко отличаются по этому признаку от остальных представителей трибы.

Строение листа. Получены новые данные об изменчивости структуры основания листа и числа листочков у различных представителей трибы. Они были ключевыми при описании нового для науки вида *Lotus robsonii* E.S. Martins et D.D. Sokoloff и при возведении в ранг вида разновидности *Lotus australis* var. *anfractuosus* Baker f. (= *L. anfractuosus* (Baker f.) Kramina et D.D. Sokoloff). Редукция прилистников и черешка, стабилизация числа листочков, а также видоизменение структуры листочков нижней пары бы-

ли важными модусами эволюционных преобразований листьев в трибе *Loteae*. Полученные данные подтверждают мнение о том, что лист представителей *Lotus* sect. *Tetragonolobus* следует рассматривать как пример сложного листа, в котором произошла субституция прилистников листочками нижней пары (см.: Irmisch, 1861; Glück, 1919; Troll, 1939).

Характер цветорасположения был впервые изучен нами с применением типологического подхода (Troll, 1964, Кузнецова, 1991; и др.) у представителей всех родов трибы. Флоральная единица (или флоральная зона) представлена у видов *Loteae* кистью, колосом или головкой из элементарных соцветий – зонтиков, головок или кистей. Впервые установлено, что виды *Anthyllis cytisoides* и *A. terniflora* отличаются от всех остальных видов трибы элементарными соцветиями в виде кистей. Впервые сформулированы представления о псевдобрактее как об особой структуре, уникальной для трибы *Loteae*. Показаны существенные различия между представителями трибы по наличию или отсутствию псевдобрактеи, ее положению на цветоносе и деталям ее морфологического строения. Уточнена морфологическая природа редуцированных типов строения элементарных соцветий у некоторых видов *Lotus*. Получены новые данные о строении прицветников в разных группах трибы, выявлены корреляции в строении прицветников и прилистников. Впервые продемонстрировано, что виды *Coronilla*, *Securigera*, *Hymenocarpos* и *Scorpiurus* обладают уникальным в пределах трибы типом развития элементарных соцветий.

Морфология цветка. Изучение развития цветков с использованием сканирующего электронного микроскопа впервые позволило установить два типа заложения чашелистиков в трибе *Loteae* (в одном случае закладывается пять примордиев, а в другом – четыре). Получены новые данные по морфологии венчика у разных представителей *Loteae*. В частности, выявлено два типа строения лодочки у представителей *Lotus australis* s.l., причем тип лодочки коррелирует с географическим распространением растений. Эти данные были важны при выделении нового вида *Lotus pacificus*

Kramina et D.D. Sokoloff. Впервые показано, что африканский вид *Lotus roudairei* значительно отличается от видов *Lotus* Старого Света по строению ноготка флага и похож в этом отношении на американские виды секции *Microlotus* и подрода *Syrmatium*. Показано, что представители трибы *Loteae* характеризуются единым типом развития и общим планом строения андроеца; традиционные представления о наличии у видов *Anthyllis* однобратственного андроеца оказались ошибочными. Характер ориентации микропиле семязпочек впервые изучен у представителей всех родов трибы. Показано, что представители трибы имеют три, а не два, как считали ранее (Lassen, 1989), типа ориентации микропиле. Получены новые данные о строении стилодия у представителей *Loteae* (в том числе с использованием сканирующего электронного микроскопа). Установлено два типа поверхности средней части стилодия (с папиллами и без папилл). Показано, что наличие зубца на брюшной стороне стилодия не представляет собой уникальной особенности подродов *Pedrosia* и *Rhyncholotus* рода *Lotus*. Впервые выявлены четкие отличия американских видов *Lotus* от видов *Lotus* Старого Света (кроме *L. roudairei* и *L. wiedemanni*) по характеру поверхности стилодия.

Строение плодов. Уточнены данные о морфологии плодов различных видов *Loteae*. Впервые показано, что плод *Tripodion* вскрывающийся, а не членистый. Составлена оригинальная классификация плодов, представленных в трибе *Loteae*. Выделено 12 типов ориентации волокон в пергаментном слое перикарпия. Единый и при этом весьма своеобразный тип строения пергаментного слоя перикарпия имеют виды родов *Coronilla* и *Securigera*. Хотя у *Securigera securidaca*, в отличие от других видов рода, плоды не распадаются на членики, они имеют тот же тип строения пергаментного слоя, что и прочие виды *Securigera* (и *Coronilla*). Показано большое сходство в строении пергаментного слоя перикарпия у видов *Ornithopus*, *Dorycnopsis* и *Vermifruix*. В то же время, виды *Ornithopus* четко

отличаются от других представителей трибы по типу расположения клеток с коричневым содержимым в перикарпии.

Глава 4. Таксономическая значимость морфологических признаков в трибе *Loteae*

В главе проведен анализ таксономической значимости разных морфологических признаков в трибе *Loteae* с привлечением не только оригинальных, но и литературных данных. Показано, что при разграничении родов трибы следует учитывать тип листа, строение прилистников, наличие или отсутствие псевдобрактеи на цветоносе, строение ноготка флага, характер ориентации микропиле семян, тип плода в соответствии с характером диссеминации, наличие и структуру пергаментного слоя перикарпия, число апертур и характер ультраструктуры поверхности пыльцевых зерен. При выделении подродов и секций необходимо учитывать тип жизненной формы, строение основания листа, число листочков сложного листа, длину пазушных цветоносов, положение на них псевдобрактеи и ее строение, наличие и строение прицветников, строение чашечки, цвет венчика и детали строения лепестков, особенности строения стилодия, особенности морфологии плода и число семян в нем, основное число хромосом ($x=6$, $x=7$ или $x=8$). Однако таксономическая значимость признаков варьирует в разных таксонах, и к их использованию нельзя подходить догматически. Один и тот же признак может иметь высокую таксономическую значимость применительно к одной группе трибы и небольшую – к другой. В диссертации приведены многочисленные примеры такого рода.

Глава 5. Кладистические и фенетические анализы трибы *Loteae*, основанные на морфологических признаках

Для проведения анализов использованы данные по морфологии всех представителей *Loteae*, которые были объединены в 73 терминальные группы. В качестве внешних групп использованы представители триб

Robinieae и *Galegeae*. В исходную матрицу было включено 134 признака (при переводе всех признаков в бинарную форму их число возрастает до 159). Результаты анализов, проведенных методом максимальной экономии и с помощью кластерного анализа (особенно при применении метода ближнего связывания) в целом хорошо согласуются между собой. Результаты анализа с использованием алгоритма SYNAP лишь отчасти согласуются с результатами анализа тех же данных методами экономного кладизма и кластерного анализа. Недостатки метода SYNAP состоят в необходимости априорного определения плезиоморфного и апоморфного состояний каждого признака и невозможности вычисления индексов jackknife- или bootstrap-поддержки узлов. Сравнение перспектив использования различных методов анализа данных применительно к трибе *Loteae* позволило выявить ряд преимуществ метода наибольшей экономии с применением алгоритма Ratchet, который реализован в компьютерной программе WinClada (Nixon, 2002).

Анализ морфологических признаков представителей *Loteae* методами экономного кладизма позволил выдвинуть следующие основные гипотезы об их родственных связях. Виды *Lotus* Старого Света (кроме *L. wiedemannii* и *L. roudairei*) гораздо ближе к видам *Dorycnium*, чем к видам *Lotus* Нового Света. Виды *Lotus* Нового Света, в свою очередь, не образуют на полученных деревьях единой клады (см. рис. 1). Роды *Hippocrepis*, *Scorpiurus*, *Coronilla* и *Securigera* гораздо ближе друг к другу, чем к другим представителям *Loteae* s.l. Они характеризуются, как правило, членистыми плодами, отсутствием псевдобрактеи, резко отогнутыми назад бутонами, сильно сросшимися друг с другом верхними зубцами чашечки и другими признаками. Другие представители *Loteae* s.l., имеющие членистые плоды (*Ornithopus*, *Antopetitia*, *Hammatolobium*), не проявляют близкого родства с видами перечисленных четырех родов. Род *Coronilla* в объеме, принятом P. Lassen (1989) и R.M. Polhill (1994), по-видимому, парафилетичен по отношению к *Securigera*. Представители родов *Anthyllis* и

Hymenocarpus очень близки друг к другу; род *Hymenocarpus* монофилетичен, а *Anthyllis*, возможно, парафилетичен. Монотипные роды *Dorycnopsis* и *Vermifruix* очень близки друг к другу. Роды *Cytisopsis*, *Ornithopus* и *Hippocrepis*, а также подрод *Hosackia* рода *Lotus* представляют собой монофилетические группы.

В целом результаты кладистических анализов трибы *Loteae* хорошо согласуются с результатами анализа данных по морфологии представителей трибы традиционными методами (Tikhomirov, Sokoloff, 1996, 1997; Kramina, Sokoloff, 1997; Соколов, 1998, 1999; Sokoloff, 1999b, 2000).

Глава 6. Анализ данных по последовательностям участка ITS1-2 рибосомальной ядерной ДНК

В главе рассмотрены результаты анализов данных по участку ITS1-2, представленных в двух работах с участием автора (Allan et al., 2003; Degtjareva et al., 2003). Анализы, проведенные по методу максимальной экономии и по методу ближнего связывания, дали сходные результаты. Полученные деревья имеют много общего с деревьями, построенными на основе данных по участку ITS1-2 ранее (Allan, Porter, 2000), однако включают гораздо больше видов, в том числе из не рассмотренных ранее родов. В общей сложности проанализировано 86 видов *Loteae*.

Результаты анализов подтверждают гипотезу о монофилии трибы *Loteae* (incl. *Coronilleae*). Виды с членистыми плодами (которые ранее относили к *Coronilleae*) не составляют на полученных деревьях единой группы. В частности, род *Hammatolobium*, для которого характерны членистые плоды, по молекулярным данным ближе всего к родам *Cytisopsis* и *Tripodion*, представители которых имеют вскрывающиеся плоды (рис. 2). Молекулярные данные указывают на то, что виды *Lotus* Старого Света (кроме *L. roudairei*) гораздо ближе к *Tripodion*, *Cytisopsis*, *Hammatolobium* и особенно – к *Dorycnium*, чем к видам *Lotus* Нового Света. Изолированное положение *L. roudairei* хорошо согласуется с данными сравнительной

морфологии (Kramina, Sokoloff, 1997). Североамериканские виды составляют две четко очерченные группы, одна из которых соответствует подроду *Hosackia*, а вторая – подкладам *Actispon* и *Syrmatium* в понимании А.М. Ottley (1944). Представления о близком родстве между американскими видами *Lotus* и средиземноморскими видами *Coronilla* и о полифилии *Coronilla* (Allan, Porter, 2000) не подтверждаются нашими данными. Данные по участку ITS1-2, как и данные сравнительной морфологии, говорят о большой близости *Hymenocarpus* к *Anthyllis*, а *Securigera* – к *Coronilla*. Молекулярные данные хорошо согласуются с представлениями P. Lassen (1989) и R.M. Polhill (1994) об объеме родов *Hippocrepis*, *Coronilla*, *Securigera*, *Scorpiurus*, *Ornithopus* и *Hammatolobium*.

Глава 7. Ревизия системы трибы *Loteae* семейства *Leguminosae*

Наши данные подтверждают необходимость широкой трактовки трибы *Loteae* и включения в ее состав всех представителей трибы *Coronilleae*. Растения с членистыми плодами (*Ornithopus*, *Antopetitia*, *Hammatolobium*, *Scorpiurus*, *Hippocrepis*, *Coronilla*, большинство видов *Securigera*) не образуют, по нашим данным, единой таксономической группы. В частности, виды *Hammatolobium* по молекулярным данным очень близки к *Tripodion*, *Cytisopsis* и к видам *Lotus* Старого Света. Морфологическое сходство между *Hammatolobium* и *Lotus* также велико. Виды *Ornithopus* близки к *Dorycnopsis* и *Vermifruх* по существенным особенностям анатомического строения перикарпия и другим признакам.

Триба *Loteae*, принятая в широком объеме, представляет собой, по нашим данным, монофилетическую группу, которая очень четко обособлена от всех остальных мотыльковых как по морфологическим, так и по молекулярным признакам.

Анализ наших оригинальных морфологических и молекулярных данных с привлечением всех доступных сведений из литературы (в том

числе по палинологии и кариологии) позволил предложить существенные изменения в системе трибы *Loteae*.

Мы не согласны с широкой трактовкой рода *Lotus*, принятой в современных американских сводках (Isely, 1981, 1993; Barneby, 1989; Synthesis., 1999; и др.) а также в обобщающих работах R.M. Polhill (1994) и J.H. Kirkbride (1999). Виды Нового Света не могут быть включены в род *Lotus*, так как они существенно отличаются от видов Старого Света по морфологическим (в том числе по палинологическим) и по молекулярным данным. Наши данные не подтверждают и отнесение всех североамериканских видов к одному роду *Hosackia* Douglas ex Benth. s.l. (например, Abrams, 1944; Gillett, 1959). Мы считаем, что виды *Loteae* Северной Америки должны быть отнесены к четырем отдельным родам: *Hosackia*, *Ottleya* D.D. Sokoloff (= *Lotus* sect. *Simpetaria* Ottley), *Acmispon* Raf. (= *Lotus* sect. *Microlotus* Benth. et Hook.) и *Syrmatium* Vogel (Sokoloff, 1999b, 2000). Эти роды различаются такими существенными признаками, как тип прилистников, тип симметрии венчика, характер ориентации микропиле семязачек, тип плода (вскрывающийся или невскрывающийся), число апертур у пыльцевых зерен. Судя по морфологическим и молекулярным данным, *Ottleya*, *Acmispon* и *Syrmatium* не представляют собой ближайших родственников *Hosackia* (Соколов, 2003; Allan et al., 2003).

Наши данные подтверждают представления P. Lassen (1986), согласно которому африканский вид *Lotus roudairei* не может быть включен в род *Lotus*. Однако отнесение его к американскому роду *Acmispon* (Lassen, 1986) также не согласуется с нашими данными. Этот вид должен быть выделен в особый род *Kebirita* Kramina et D.D. Sokoloff (Крамина, Соколов, 2001), имеющий черты сходства как с американскими видами *Ottleya* и *Acmispon*, так и с азиатским монотипным родом *Pseudolotus*.

Вопреки традиции, сложившейся в европейских «Флорах», мы не видим возможности принять самостоятельность рода *Dorycnium* и помещаем его виды в род *Lotus* (Соколов, 2003). Различия между этими родами,

которые кажутся очень существенными на материале европейской флоры, трудно уловить при привлечении материала из других районов Старого Света.

Наши данные подтверждают обоснованность переноса *Coronilla emerus* в род *Hippocrepis* (Lassen, 1989). Выделение этого вида в монотипный род *Emerus* Mill. (Garcia Martin, Talavera, 2000) нецелесообразно. *Emerus* следует рассматривать как подрод рода *Hippocrepis* (Соколов, 2003).

Все виды рода *Securigera* мы включаем в состав *Coronilla* (Соколов, 2003). Предлагаемый новый объем родов *Coronilla* и *Hippocrepis* позволяет соблюсти разумный баланс между учетом новых морфологических и молекулярных данных и традициями в понимании этих родов, берущими начало в работах С. Linnaeus (1753, 1754).

Мы принимаем самостоятельность родов *Tripodion* и *Dorycnopsis* по отношению к *Anthyllis* (Тихомиров, Соколов, 1996). Род *Tripodion* по морфологическим и молекулярным данным гораздо ближе к *Lotus* и *Hammatolobium*, чем к *Anthyllis*. В то же время, предложенное P. Lassen (1986) объединение родов *Tripodion* и *Hammatolobium* нецелесообразно, так как они сильно различаются характером жизненных форм, типом строения плода и особенностями диссеминации, типом строения семян и другими признаками (Tikhomirov, Sokoloff, 1996). Сравнительно-морфологические данные позволили нам также принять решение об объединении рода *Verticillium* с *Dorycnopsis*, а рода *Hymenocarpos* – с *Anthyllis* (Tikhomirov, Sokoloff, 1997; Соколов, 2003).

Детальное сравнительно-морфологическое и молекулярно-филогенетическое исследование рода *Ornithopus* подтверждает естественность традиционного понимания объема этого рода (Соколов, Миронов, 2002; Degtjareva et al., 2003).

Роды трибы *Loteae* в принятом нами объеме в целом представляют собой монофилетические группы. Этот вывод согласуется с результатами кладистических анализов как на основе морфологических, так и на основе

молекулярных данных. При выделении подродов и секций мы не стремились следовать критерию строгой монофилии. Его использование привело бы либо к неоправданному дроблению, либо, наоборот, объединению подродов и секций и в конечном счете утрате обзримости и информативности системы. Кроме того, филогенетические отношения в пределах крупных родов по объективным причинам выявляются с большим трудом.

Результатом работы стала новая система трибы *Loteae*. В диссертации приведены ключи для определения родов, подродов, секций и видов *Loteae* в объеме мировой флоры, морфологические описания родов, номенклатурные цитаты и информация о типах родовых и внутривидовых названий. Данные о географическом распространении таксонов в диссертации приведены по странам и согласно флористическому районированию Земного шара, предложенному А.Л. Тахтаджяном (1978). Ниже приведен конспект системы трибы. Жирным шрифтом выделены новые таксоны и номенклатурные комбинации, подчеркнуты таксоны, объем которых был нами пересмотрен.

I. *Hippocrepis* L. (1753). – 34 вида. – Европа и Сев. Африка (вкл. Макаронезию), Азия (на восток до Пакистана).

subgen. 1. ***Emerus*** (Mill.) D.D. Sokoloff (2003). – 1 вид.

subgen. 2. *Hippocrepis* – 33 вида.

II. *Scorpiurus* L. (1753). – 2 вида. – Южн. Европа, Вост. и Сев. Африка (вкл. Мадейру и Канарские о-ва), Зап. Азия (вкл. Кавказ).

III. *Coronilla* L. (1753). – 22 вида. – Европа, Сев. и Вост. Африка, Зап. Азия (вкл. Кавказ).

subgen. 1. ***Securigera*** (DC.) D.D. Sokoloff (2003). – 13 видов.

subgen. 2. ***Ballia*** (Hrabětová) D.D. Sokoloff (2003). – 1 вид.

subgen. 3. *Coronilla*. – 8 видов.

sect. 3.1. *Coronilla*. – 6 видов.

sect. 3.2. *Scorpioides* Benth. et Hook. f. (1865). – 2 вида.

IV. *Podolotus* Benth. (1835). – 1 вид. – Азия (от Сев. Индии до Омана).

- V. *Hosackia* Douglas ex Benth. (1829). – 11 видов. – Сев. Америка.
 sect. 1. *Protohosackia* D.D. Sokoloff (2003). – 4 вида.
 sect. 2. *Hosackia*. – 7 видов.
- VI. *Ottleya* D.D. Sokoloff (1999). – 13 видов. – Сев. Америка.
- VII. *Acmispon* Raf. (1832). – 8 видов. – Сев. и Южн. Америка.
 sect. 1. *Acmispon*. – 3 вида.
 sect. 2. *Anisolotus* (Bernh.) D.D. Sokoloff (2000). – 5 видов.
- VIII. *Syrmatium* Vogel (1836). – 14 видов. – Сев. Америка.
- IX. *Kebirita* Kramina et D. D. Sokoloff (2001). – 1 вид. – С.-З. Африка.
- X. *Pseudolotus* Rech. f. (1957). – 1 вид. – Азия (Пакистан, Иран, Оман).
- XI. *Lotus* L. (1753). – 121 вид. – Европа и Африка (вкл. Макаронезию), Азия (вкл. Японию), Австралия (вкл. Тасманию), Океания (Новая Каледония, Вануату).
 sect. 1. *Bonjeanea* (Rchb.) D.D. Sokoloff (2003). – 3 вида.
 sect. 2. *Dorycnium* (Mill.) D.D. Sokoloff (2003). – 5 видов.
 sect. 3. *Canaria* (Rikli) D.D. Sokoloff (2003). – 3 вида.
 sect. 4. *Heinekenia* Webb et Berth. (1842). – 23 вида.
 sect. 5. *Chamaelotus* Kramina et D.D. Sokoloff (2003). – 3 вида.
 sect. 6. *Benedictella* (Maire) Kramina et D.D. Sokoloff (2003). – 1 вид.
 sect. 7. *Ononidium* Boiss. (1872). – 4 вида.
 sect. 8. *Erythrolotus* Brand (1898). – 1 вид.
 sect. 9. *Lotus*. – 30 видов.
 sect. 10. *Lotea* (Medik.) DC. (1805). – 10 видов.
 sect. 11. *Krokeria* (Moench) Ser. (1825). – 1 вид.
 sect. 12. *Tetragonolobus* (Scop.) Benth. et Hook. f. (1865). – 5 видов.
 sect. 13. *Pedrosia* (Lowe) R.P. Murray (1897). – 29 видов.
 sect. 14. *Rhyncholotus* (Monod) D.D. Sokoloff (2003). – 3 вида.
- XII. *Tripodion* Medik. (1787). – 1 вид. – Средиземноморье.
- XIII. *Cytisopsis* Jaub. et Spach (1844). – 2 вида. – Средиземноморье.
 subgen. 1. *Cytisopsis*. – 1 вид.

- subgen. 2. *Lyauteya* (Maire) D.D. Sokoloff (2003). – 1 вид.
- XIV. *Hammatolobium* Fenzl (1842). – 2 вида. – Средиземноморье.
- subgen. 1. *Hammatolobium*. – 1 вид.
- subgen. 2. *Ludovicia* V.N. Tikhom. et D.D. Sokoloff (1996). – 1 вид.
- XV. *Antopetitia* A. Rich. (1840). – 1 вид. – Горные районы тропической Африки.
- XVI. *Ornithopus* L. (1753). – 6 видов. – Европа и Сев. Африка (вкл. Макаронезию), Зап. Азия (вкл. Кавказ), Южн. Америка.
- sect. 1. *Austropus* D.D. Sokoloff (2003). – 1 вид.
- sect. 2. *Coronilloides* Rouy (1899). – 1 вид.
- sect. 3. *Ornithopus*. – 4 вида.
- XVII. *Dorycnopsis* Boiss. (1840). – 2 вида. – Зап. Средиземноморье, Вост. Африка, Аравийский п-ов.
- sect. 1. *Vermifruax* (J.B. Gillett) D.D. Sokoloff (2003). – 1 вид.
- sect. 2. *Dorycnopsis*. – 1 вид.
- XVIII. *Anthyllis* L. (1753). – 23 вида. – Европа, Вост. и Сев. Африка (вкл. Мадейру), Зап. Азия (вкл. Кавказ).
- subgen. 1. *Barba-Jovis* V.N. Tikhom. et D.D. Sokoloff (1996). – 15 видов.
- sect. 1.1. *Dorycnioides* DC. (1825). – 7 видов.
- sect. 1.2. *Barba-Jovis* Kunth ex D.D. Sokoloff (2003). – 3 вида.
- sect. 1.3. *Aspalathoides* DC. (1825). – 2 вида.
- sect. 1.4. *Sericeae* V.N. Tikhom. et D.D. Sokoloff (1996). – 2 вида.
- sect. 1.5. *Oreanthyllis* Griseb. (1843). – 1 вид.
- subgen. 2. *Terniflora* V.N. Tikhom. et D.D. Sokoloff (1996). – 2 вида.
- subgen. 3. *Anthyllis*. – 2 вида.
- subgen. 4. *Cornicina* (DC.) Akulova ex V.N. Tikhom. et D.D. Sokoloff (1996). – 4 вида.
- sect. 4.1. *Cornicina* DC. (1825). – 3 вида.
- sect. 4.2. *Hymenocarpos* (Savi) D.D. Sokoloff (2003). – 1 вид.

Глава 8. Важнейшие особенности географического распространения представителей трибы *Loteae*

В главе дан анализ распространения представителей трибы по флористическим областям Земли в соответствии с районированием А.Л. Тахтаджяна (1978). Подавляющее большинство представителей *Loteae* распространено в Древнесредиземноморском и Мадреанском подцарствах Голарктиса в понимании А.Л. Тахтаджяна (1978) или в Древнем Средиземноморе в понимании М.Г. Попова (1927, 1929). Наши данные о распространении представителей *Loteae* согласуются с представлениями о больших различиях между собственно древнесредиземноморской и мадреанской флорами. Все 46 североамериканских видов *Loteae* мы относим к эндемичным для Нового Света родам (Sokoloff, 1999b, 2000a,b; Соколов, 2003в).

Главный центр разнообразия *Loteae* в пределах Древнесредиземноморского подцарства – Средиземноморская область. Здесь встречаются 142 из 265 видов *Loteae*. 3 рода, 2 подрода, 6 секций и большое число видов эндемичны для Средиземноморской области. По числу видов *Loteae* и уровню их морфологического разнообразия она гораздо богаче, чем Мадреанское подцарство. Из других областей Древнесредиземноморского подцарства по числу эндемичных видов *Loteae* (29) выделяется Макаронезийская область. В Сахаро-Аравийской области только три эндемичных вида *Loteae*, один из которых принадлежит монотипному роду *Kebirita*. По морфологическим и молекулярным данным *Kebirita* ближе всего к некоторым растениям из Мадреанской и Судано-Замбезийской областей, а не к видам из Древнесредиземноморского подцарства. Триба *Loteae* плохо представлена в Ирано-Туранской области, за исключением ее западной части. В этой связи интересно, что один из наиболее оригинальных в морфологическом отношении монотипных родов *Loteae* – *Podolotus* – распространен преимущественно в Западногималайской провинции Ирано-Туранской области.

Лишь 34 вида *Loteae* (менее 13% от общего числа) имеют ареалы, не заходящие в пределы Древнесредиземноморского или Мадреанского подцарства. 19 видов трибы эндемичны для Судано-Замбезийской флористической области, 8 – для Циркумбореальной (все в Евразии), 2 – для Чилийско-Патагонской, 1 – для Восточноазиатской. Кроме того, два вида эндемичны для Австралии, один – для Фиджийской и Новокаледонской областей и один – для Восточноазиатской и Малезийской.

Интересен ареал рода *Ornithopus*, один из видов которого (*O. micranthus*) распространен в провинции Пампы Чилийско-Патагонской области, а остальные 5 – преимущественно в Средиземноморской и Макаронезийской областях и в Атлантическо-Европейской провинции Циркумбореальной области. Это единственный род трибы, представленный как в Америке, так и в Старом Свете. Наши данные позволяют исключить гипотезу о том, что предки *O. micranthus* были занесены из Европы человеком после открытия европейцами Америки (Соколов, Миронов, 2002; Degtjareva et al., 2003).

Глава 9. Подходы к решению некоторых общих проблем систематики, выявленные при исследовании трибы *Loteae*

9.1. Монотетические и политетические таксоны

Монотетическим называют таксон, все представители которого характеризуются наличием одного или нескольких признаков, уникальных для данного таксона. Политетический таксон может быть отграничен от других таксонов только комплексом признаков; ни одна из особенностей, уникальных для данного таксона, не свойственна всем его представителям (см.: Davis, Heywood, 1963; Mayr, 1969; Reveal, 1999). Представления о политетических таксонах близки к концепции «захождения признаков» у родственных таксонов (например, Кренке, 1933-1935; Мейен, 1988).

Триба *Loteae* в целом, а также большинство входящих в нее родов, подродов и секций – политетические таксоны. Важнейшие диагностиче-

ские признаки *Loteae* не представляют собой уникальные черты этой трибы. Например, характерные для всех видов *Loteae* утолщения на тычиночных нитях отмечены также у *Cicer* (*Cicereae*), *Trifolium* (*Trifolieae*) и некоторых других мотыльковых. Уникальная особенность трибы *Loteae* – наличие псевдобрактеи на цветоносе. Однако псевдобрактею имеют далеко не все ее представители. Существенные отличия трибы *Loteae* от ближайшей трибы *Robinieae* – отсутствие подушечек и прилистничков на листьях и элементарные соцветия в виде зонтиков или головок (а не кистей). Однако ни один из этих признаков не позволяет разграничить всех представителей обеих триб.

Лишь немногие таксоны трибы *Loteae* можно считать монотетическими, например секцию *Tetragonolobus* рода *Lotus*, для всех представителей которой характерна субституция прилистников листочками нижней пары, подрод *Terniflora* рода *Anthyllis* (уникальная особенность – строение элементарного соцветия) и род *Ornithopus* (уникальный тип строения перикарпия). Уникальные в пределах *Loteae* морфологические особенности константно имеют представители некоторых монотипных таксонов, например, рода *Antopetitia* (плоды вскрываются по трем продольным линиям), рода *Tripodion* (перикарпий без пергаментного слоя), *Lotus* sect. *Krokeria* (листовковидные плоды), *Coronilla* subgen. *Ballia* (трубка чашечки с крыловидным килем).

Существует большой соблазн «дробить» политетические таксоны до монотетических. Однако использование как широкого комплекса морфологических признаков, так и молекулярных данных со всей очевидностью подтверждает естественность признаваемых нами таксонов трибы *Loteae*, в том числе и политетических. Поэтому мы считаем неоправданным стремление делить таксоны только потому, что они политетические. Обычно такое разделение не решает проблему, так как большинство выделенных таксонов в свою очередь оказываются политетическими.

9.2. Параллелизмы в морфологической эволюции трибы *Loteae*

Наши данные свидетельствуют в пользу широкого распространения явлений параллелизма в эволюции трибы *Loteae*. В частности, мы показали, что членистые и односеменные невскрывающиеся плоды формировались многократно в разных линиях эволюции трибы. Предпосылкой к параллельному формированию членистых плодов, вероятно, стало возникновение поперечных перегородок в плоде, которые развиты у представителей всех родов *Loteae*. Формирование характерного для всех представителей трибы механизма вторичного преподношения пыльцы послужило, по нашему мнению, предпосылкой к параллельному формированию папиллозной поверхности стилодия в разных линиях эволюции трибы. В этом случае стилодий, также как и утолщения на тычиночных нитях, участвует в «выталкивании» пыльцы из лодочки при визите насекомого-опылителя. У части видов *Lotus* стилодий устроен еще сложнее и имеет особый зубец. Зубцы формировались по крайней мере дважды в ходе эволюции рода. Подроды *Anthyllis* и *Terniflora* рода *Anthyllis* характеризуются необычным положением псевдобрактеи (с морфологической точки зрения – первого листа на цветоносе) в средней или верхней части элементарного соцветия. Однако, по нашим данным, эта уникальная для *Anthyllis* особенность сформировалась в каждом из двух подродов независимо.

Наши данные подтверждают представления о том, что эволюционные параллелизмы особенно обычны в эволюционных линиях, связанных близким родством (например, Тахтаджян, 1947; Cronquist, 1968, 1988; Brundin, 1976; Татаринov, 1976, 1985; Иорданский, 1977, 1994; Раутиан, 1988). Это создает одну из объективных трудностей для применения методов «экономного» кладизма.

9.3. Перспективы использования кладистических подходов в систематике и филогенетике.

Многочисленные недостатки и «слабые места» в методологических основаниях кладизма хорошо отражены в многочисленных публикациях (например, Расницын, 1983; Тахтаджян, 1987; Шаталкин, 1988; Павлинов, 1989, 1990; Cronquist, 1988; Тихомиров, 1996; Brummitt, 2000; Еськов, 2003). В то же время, одно из важных достоинств кладистических и фенетических подходов – возможность использования их для анализа данных, которые не поддаются образному восприятию, в том числе – данных по нуклеотидным последовательностям ДНК. Поскольку современная систематика во все большей степени опирается на молекулярные данные, кладистические методы по существу становятся универсальными методами таксономии независимо от объективной оценки их сильных и слабых сторон. Более того, кладистические подходы уже применяются и будут, вероятно, применяться еще шире для анализа морфологических данных. Это связано с необходимостью проводить сравнение морфологических и молекулярных данных, пользуясь единым методическим аппаратом. Вероятно, можно прогнозировать и обратное явление: более широкое использование классических подходов при анализе молекулярных данных. При кладистическом анализе исследователь получает чаще всего не одно дерево, а целый набор в чем-то непохожих деревьев. Кроме того, анализ разными методами или анализ данных по разным участкам ДНК может также давать несовпадающие результаты. Все это порождает проблему выбора наиболее приемлемого кладистического дерева, причем обоснованных формализованных процедур выбора пока нет. Однако информация о нуклеотидных последовательностях, как и о других свойствах организмов, входит в формирующийся в сознании систематика образ этого таксона, который обычно и предопределяет окончательное таксономическое решение.

Другой важный элемент кладизма – требование строгой монофилии (голофилии) таксонов всех рангов (например, Шаталкин, 1988; Павлинов,

1989, 1990; Wiley et al., 1991; Forey et al., 1992). В столь общем виде это требование, несомненно, выполнено быть не может (например, Расницын, 1983; Тахтаджян, 1987; Brummitt, 2000). Использование критерия строгой монофилии при выделении всех таксонов лишило бы систему ее справочной и обобщающей ценности. В трибе *Loteae* он может быть использован при выделении родов, но едва ли перспективен при выделении внутривидовых таксонов.

Таким образом, результаты кладистических анализов не могут служить прямым руководством для принятия таксономических решений, но должны учитываться в систематике наряду с результатами использования других подходов.

9.4. Соотношение между морфологическими и молекулярными данными в филогенетической систематике

Для того чтобы составить адекватное представление об уровне расхождений между морфологическими и молекулярными данными по филогении *Loteae*, мы провели анализы каждой группы данных с использованием одинакового набора терминальных групп (рис. 1, 2). В обоих случаях использован метод максимальной экономии, так как он дает возможность анализировать по единому алгоритму как морфологические, так и молекулярные данные. Наконец, мы объединили морфологические и молекулярные данные в единую матрицу и провели совместный анализ признаков двух типов.

Все узлы в полученных кладограммах можно рассматривать как гипотезы о родственных отношениях между представителями трибы *Loteae*. Удобными способами ранжирования этих гипотез по степени уверенности, с которой мы их выдвигаем, могут служить bootstrap- и jackknife-анализы (например, Farris et al., 1996). Мы использовали jackknife-анализ, который основан на том, что из исходной матрицы данных многократно (в нашем случае – 100 раз) случайным образом выбрасывается часть признаков. Все

100 сокращенных матриц анализируют одним и тем же методом. Индекс jackknife-поддержки узла показывает, в скольких из 100 анализов было получено дерево, содержащее данный узел. Jackknife-поддержку менее 50% обычно не принимают во внимание, поддержку 50-62% считают слабой, 63-84% – умеренной, 85% и более – сильной (Soltis et al., 2000).

Матрица молекулярных данных содержит 307 парсимонно-информативных признаков, а матрица морфологических данных – только 105. Поэтому неудивительно, что при использовании молекулярных данных получено дерево с 31 узлом с умеренной и сильной поддержкой (рис. 2), а при использовании морфологических данных – только с 19 такими узлами (рис. 1). В случаях расхождений между гипотезами, полученными на основе морфологических и молекулярных данных, обе «конкурирующие» топологии или одна из них имеет поддержку менее 62%. Следовательно, эти различия между деревьями не говорят о неразрешимых противоречиях между молекулярными и морфологическими данными (рис. 3). Например, по молекулярным данным род *Coronilla* – сестринская группа по отношению к остальным изученным представителям трибы, а по морфологическим – только к представителям родов *Scorpiurus* и *Hippocrepis*. Однако обе топологии имеют слабые индексы jackknife поддержки (55% и 57%).

Единственное исключение из рассмотренной закономерности – положение вида *Anthyllis circinnata*, который по морфологическим данным группируется с *A. vulneraria* (поддержка 86%), а по молекулярным – с *A. lotoides* (85%). Общие черты *A. circinnata* и *A. vulneraria* – это характер жизненной формы (травянистые растения), хорошо выраженная гетерофиллия, наличие гинофора, изогнутый или закрученный плод и т.д. По нашим данным, эти черты сходства представляют собой результат параллельной эволюции. При включении большего числа видов *Anthyllis* в кладистический анализ на основе морфологических признаков *A. circinnata* группируется с *A. lotoides*, а не с *A. vulneraria*, что согласуется с традиционными представлениями (Boissier, 1840; Lassen, 1986).

При анализе матрицы, объединяющей молекулярные и морфологические данные, число узлов с поддержкой более 62% составляет 37, т.е. возрастает на 6 по сравнению с анализом только молекулярных данных и на 18 по сравнению с анализом только морфологических данных. Этот факт говорит о значительной согласованности двух массивов данных.

Примером случая, когда морфологические и молекулярные данные дают существенно разную информацию о филогении, служит вопрос о родственных связях трибы *Loteae*. Молекулярные данные говорят о родстве *Loteae* с *Robinieae* (особенно с родом *Sesbania*), а морфологические – о родстве с *Galegeae* и другими трибами «Галегоидного комплекса». Интересно, что а posteriori и в области сравнительной морфологии можно подобрать аргументы в пользу сближения *Loteae* с *Sesbania*. Важно также, что предки *Robinieae* и *Galegeae*, судя по молекулярным данным, были очень близки друг к другу (например, Hu et al., 2000; Wojciechowski et al., 2000).

Таким образом, независимые анализы морфологических и молекулярных признаков в систематике и филогенетике выступают как средство взаимной фальсификации и как один из критериев научного статуса таксономических построений.

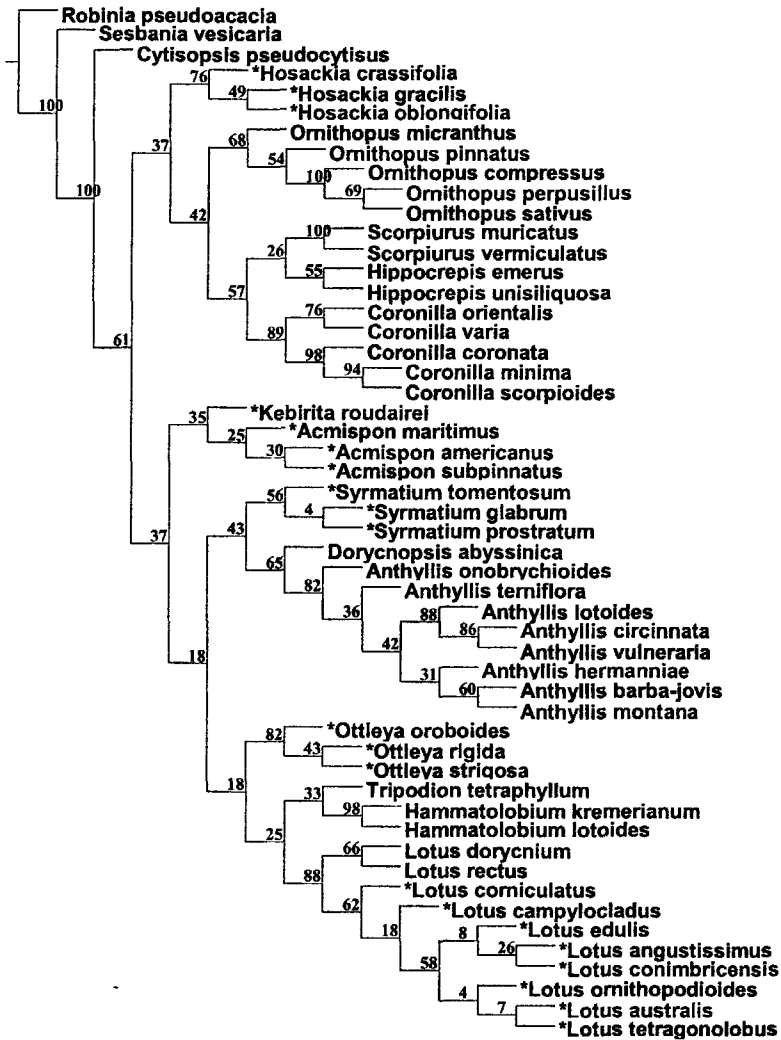


Рисунок 1. Одно из деревьев минимальной длины, найденных при клади-стическом анализе представителей трибы *Lotaeae* на основе морфологиче-ских признаков. Цифрами показаны индексы jackknife-поддержки. Назва-ния видов приведены по нашей системе. Звездочками отмечены виды, ко-торые R.M. Polhill (1994) и J.H. Kirkbride (1999) относят к роду *Lotus*.

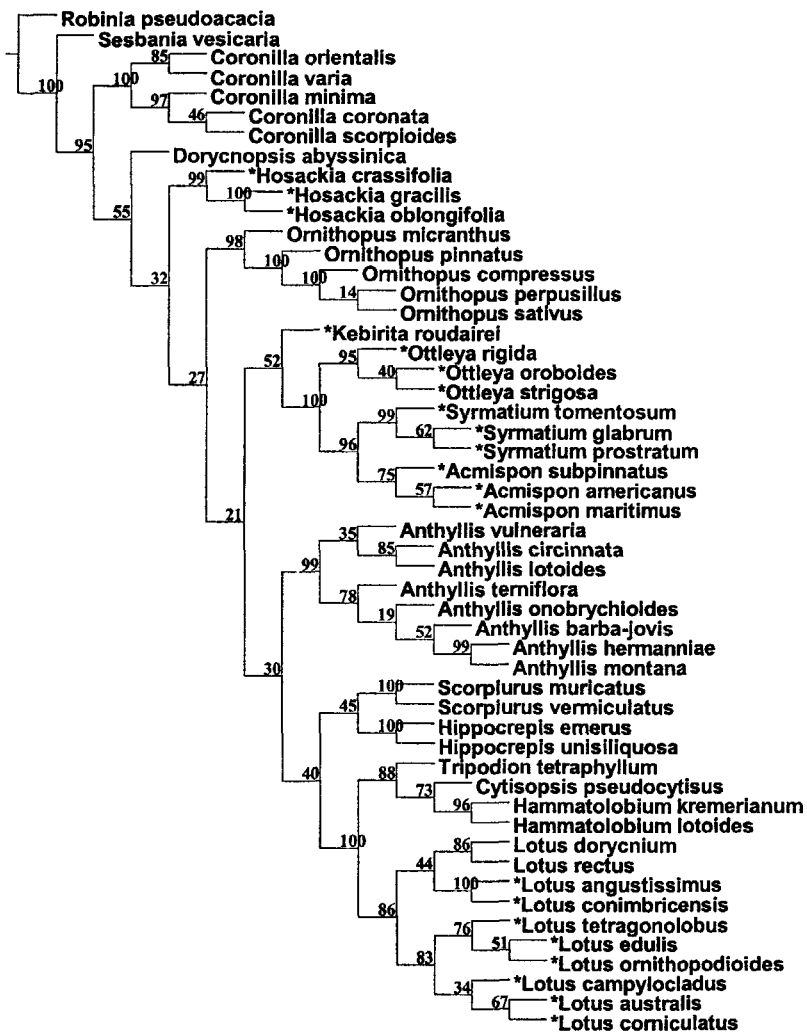


Рисунок 2. Одно из деревьев минимальной длины, найденных при клади-стическом анализе представителей трибы *Loteae* на основе данных по участку ITS1-2 рибосомальной ядерной ДНК. Цифрами показаны индексы jackknife-поддержки. Звездочками отмечены виды, которые R.M. Polhill (1994) и J.H. Kirkbride (1999) относят к роду *Lotus*.

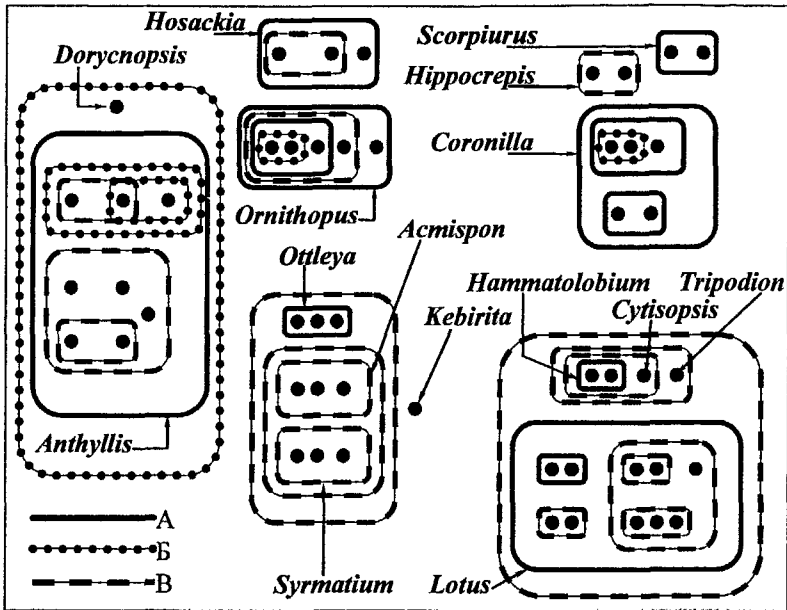


Рисунок 3. Диаграмма, позволяющая сравнить результаты кладистических анализов представителей трибы *Loteae* на основе морфологических (рис. 1) и молекулярных (рис. 2) данных. Черными кружками показаны изученные виды. Сплошными линиями (А) показаны границы клад, выявляемых с умеренной или сильной jackknife-поддержкой (более 62%) как при анализе морфологических признаков (рис. 1), так и при анализе данных по участку ITS1-2 рибосомальной ядерной ДНК (рис. 2). Точками (Б) показаны клады, которые выявлены с умеренной или сильной поддержкой только при анализе морфологических признаков. Пунктиром (В) отмечены клады, которые выявлены с умеренной или сильной поддержкой только при анализе молекулярных признаков. Стрелками показано, какому роду согласно нашей системе соответствует та или иная клада. Диаграмма показывает, что молекулярные и морфологические данные по филогении *Loteae* хорошо дополняют друг друга. Лишь в одном случае (в роде *Anthyllis*) мы выявили конфликт между двумя группами данных. Однако если включить в анализ большее число видов рода *Anthyllis*, это противоречие между молекулярными и морфологическими данными не возникает.

Выводы

1. Согласно разработанной нами системе *Loteae*, триба состоит из 18 родов и 265 видов. Впервые описано 2 рода, 2 подрода, 5 секций, 2 вида; предложено 4 новых комбинации в ранге подрода, 9 – в ранге секции и 31 – в ранге вида.
2. Роды, традиционно включаемые в трибу *Coronilleae*, должны быть отнесены к трибе *Loteae*, которую, таким образом, следует понимать в широком объеме. В такой трактовке триба *Loteae* монофилетична.
3. Важнейшими признаками родов в трибе *Loteae* служат: тип листа, строение прилистников, наличие или отсутствие псевдобрактеи на цветоносе, строение ноготка флага, характер ориентации микропиле семянпочек, тип плода в соответствии с характером диссеминации, наличие и структура пергаментного слоя перикарпия, число апертур и характер скульптуры поверхности пыльцевых зерен. При выделении подродов и секций необходимо учитывать характер жизненной формы, строение основания листа, число листочков сложного листа, длину пазушных цветоносов, положение на них псевдобрактеи и ее строение, наличие и строение прицветников, строение чашечки, цвет венчика и детали строения лепестков, особенности строения стилодия, число семян в плоде и особенности его морфологии, основное число хромосом.
4. Роды трибы *Loteae*, в принятом нами объеме, представляют собой монофилетические таксоны; часть подродов и секций монофилетичны, а часть – парафилетичны. Однако расформирование парафилетических таксонов нецелесообразно, поскольку оно лишает систему ее справочной и обобщающей ценности.
5. В трибе *Loteae* широко представлен параллелизм эволюции морфологических признаков, особенно ярко проявляющийся в преобразованиях пазушных цветоносов и стилодий, а также в формировании членистых и односемянных невскрывающихся плодов.

6. Кладистический анализ методом наибольшей экономии имеет существенные преимущества перед таким фенетическим методом, как кластерный анализ, и – в особенности – перед использованием алгоритма SYNAP.
7. При реконструкции филогении трибы *Loteae* нет непреодолимых противоречий между результатами использования молекулярных (участок ITS1-2 рибосомальной ядерной ДНК) и морфологических данных.
8. Кладистический анализ на основе матрицы, объединяющей морфологические и молекулярные данные, представляет собой перспективный метод выдвижения гипотез о филогении таксона. Однако результаты кладистических анализов не служат прямым руководством для принятия таксономических решений, но должны учитываться в систематике наряду с результатами использования других подходов.
9. Триба *Loteae* в целом, а также большинство входящих в нее родов, подродов и секций – политетические таксоны: их разграничение возможно лишь при использовании широкого комплекса признаков. Важнейшие диагностические признаки *Loteae* не представляют собой уникальные черты этой трибы. Морфологические особенности, уникальные для трибы *Loteae*, характерны далеко не для всех ее представителей и не могут быть использованы в качестве надежных диагностических признаков трибы.
10. Важнейшие центры современного разнообразия представителей трибы – Средиземноморская и Мадреанская флористические области. Все аборигенные виды *Loteae* из Мадреанской области принадлежат к родам, эндемичным для Нового Света. Роды, распространенные в Средиземноморье, эндемичны для Старого Света, за исключением *Ornithopus*, один из 6 видов которого – эндемик внетропической Южной Америки.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Соколов Д.Д. О строении андроеца у *Anthyllis vulneraria* L. (*Papilionaceae, Loteae*) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. 1995. № 4. С. 51-54.
2. Тихомиров В.Н., Соколов Д.Д. О делении рода *Anthyllis* L. (*Papilionaceae, Loteae*) на подроды и секции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 1. С. 61-73.
3. Tikhomirov V.N., Sokoloff D.D. On the genera *Hammatolobium* Fenzl and *Tripodion* Medik. (*Papilionaceae, Loteae* s.l.) // Feddes Repert. 1996. Bd. 107, H. 3-4. P. 209-217.
4. Tikhomirov V.N., Sokoloff D.D. Taxonomic position of *Vermifruax abyssinica* (A. Rich.) Gillett and taxonomy of the tribe *Loteae* s.l. (*Papilionaceae*) // Feddes Repert. 1997. Bd. 108, H. 5-6. P. 335-344.
5. Kramina T.E., Sokoloff D.D. *Lotus roudairei* Bonnet and taxonomic relationships between African and North American species of the tribe *Loteae* (*Papilionaceae*) // Adansonia, sér. 3. 1997. Vol. 19. P. 321-328.
6. Соколов Д.Д. Сравнительно-анатомическое изучение плодов представителей рода *Anthyllis* s.str. (*Papilionaceae, Loteae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 10. С. 58-74.
7. Sokoloff D.D. Typification of several specific and generic names in the tribe *Loteae* (*Papilionaceae*) // Taxon. 1999. Vol. 48, № 1. P. 57-59.
8. Sokoloff D.D. *Ottleya*, a new genus of *Papilionaceae-Loteae* from North America // Feddes Repert. 1999. Bd. 110, H. 1-2. P. 89-97.
9. Соколов Д.Д. Что такое *Tetragonolobus wiedemannii* Boiss. (*Fabaceae*)? // Новости сист. высш. раст. СПб: Мир и семья-95, 1998 (1999). Т. 31. С. 139-142.
10. Kramina T.E., Sokoloff D.D. Taxonomic bearing of stylodium tooth in the genus *Lotus* (*Papilionaceae*) with special reference to *Lotus creticus* I. // Feddes Repert. 1999. Bd. 110, H. 7-8. P. 527-533.

11. Акулова З.В., Кузнецова Т.В., Соколов Д.Д. О строснии соцветий в роде *Anthyllis* (*Papilionaceae*, *Loteae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 1. С. 12-25.
12. Sokoloff D.D. New combinations in *Acmispon* (*Leguminosae*, *Loteae*) // Ann. Bot. Fennici. 2000. Vol. 37, № 2. P. 125-131.
13. Sokoloff D.D. New combinations in *Hosackia* Douglas ex Benth. (*Leguminosae*: *Loteae*) // Kew Bull. 2000. Vol. 55, № 4. P. 1009-1010.
14. Крамина Т.Е., Соколов Д.Д. *Kebirita* – новый род *Leguminosae*–*Loteae* из Северо-Западной Африки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106, вып. 3. С. 58-63.
15. Sokoloff D.D. New records of *Lotus* (*Leguminosae*: *Papilionoideae*: *Loteae*) from Africa and southwest Asia // Kew Bull. 2001. Vol. 56, № 3. P. 715-720.
16. Ali S.I., Sokoloff D.D. A new combination in *Pseudolotus* Rech. f. (*Leguminosae*: *Loteae*) // Kew Bull. 2001. Vol. 56, № 3. P. 721-723.
17. Sokoloff D.D. *Loteae* (taxonomic co-ordination) // ILDIS Legumes of the World: draft checklist / Eds. F.A. Bisby et al. [Electronic resource]. Reading, 2001. 1 CD-ROM.
18. Tsutsupa T.A., Barykina R.P., Kramina T.E., Sokoloff D.D. On the «reduction» of terminal bud in seedlings of some papilionoid legumes // Feddes Repert. 2001. Bd. 112, H. 7-8. P. 459-467.
19. Соколов Д.Д. О системе и филогении трибы *Loteae* DC. (*Leguminosae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108, вып. 3. С. 35-48.
20. Allan G.J., Zimmer E.A., Wagner W.L., Sokoloff D.D. Molecular phylogenetic analyses of tribe *Loteae* (*Leguminosae*): implications for classification and biogeography // B.B. Klitgaard, A. Bruneau (eds.). Advances in Legume Systematics. Pt. 10, Higher Level Systematics. Kew: Royal Botanic Gardens, 2003. P. 371-393.

21. Martins E.S., Sokoloff D.D. *Lotus robsonii* E.S. Martins & D.D. Sokoloff, sp. nov. // Flora Zambesiaca. Vol. 3. Pt. 7. Kew: Royal Botanic Gardens, 2003. P. 3–4.

22. Соколов Д.Д. Об объеме родов *Coronilla* и *Hippocrepis* (*Leguminosae*, *Loteae*) // Бот. журн. 2003. Т. 88, № 6. С. 108–113.

23. Крамина Т.Е., Соколов Д.Д. О секции *Erythrolotus* рода *Lotus* (*Leguminosae*) и сближаемых с ней таксонах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108, вып. 4. (В печати).

24. Degtjareva G.V., Valiejo-Roman C.M., Kramina T.E., Mironov E.M., Samigullin T.H., Sokoloff D.D. Taxonomic and phylogenetic relationships between Old World and New World members of the tribe *Loteae* (*Leguminosae*): new insights from molecular and morphological data, with special emphasis to *Ornithopus* // Wulfenia. 2003. Vol. 10. (In press.)

25. Sokoloff D.D., Lock J.M. *Loteae* DC. // G.P. Lewis, B.D. Schrire, B.A. Mackinder, J.M. Lock (eds.). Legumes of the World. Kew: Royal Botanic Gardens. (In press).

26. Тихомиров В.Н., Соколов Д.Д. О роде *Anthyllis* L. (*Leguminosae*, *Loteae*) в Европейской России // Флористические исследования в Центральной России: (Материалы науч. конф. «Флора Центральной России», Липецк, 1-3 февр. 1995 г.). М., 1995. С. 133-135.

27. Sokoloff D.D. Morphological and taxonomical study of *Anthyllis* L. s.l. and related genera (*Papilionaceae*, *Loteae*) // 12 Symposium Morphologie, Anatomie und Systematik. Mainz, 1995. S. 93.

28. Соколов Д.Д. О некоторых морфологических признаках, используемых в систематике рода *Anthyllis* L. s.l. (*Papilionaceae*) // Тр. 5 молодеж. конф. ботаников в Санкт-Петербурге, БИН РАН, 15-24 мая 1994 г. СПб, 1995. С. 41-43.

29. Тихомиров В.Н., Соколов Д.Д. Система рода *Anthyllis* L. (*Papilionaceae*, *Loteae*) // Совещание «Факторы таксономического и биохо-

рологического разнообразия», 12-14 апр. 1995 г., Санкт-Петербург: Прогр. и тез. докл. СПб, 1995. С. 80.

30. Соколов Д.Д. Уникальный для трибы *Loteae* (*Papilionaceae*) тип вскрывания плода у *Antopetitia abyssinica* A. Rich. // Проблемы репродуктивной биологии растений: Тез. докл. симпозиум. (Пермь, 4-6 июня 1996). Пермь, 1996. С. 186-187.

31. Соколов Д.Д. О примитивных и продвинутых типах плода в роде *Anthyllis* (*Papilionaceae*, *Loteae*) // IX Московское совещание по филогении растений: Материалы. М.: Изд. секции ботаники Моск. о-ва испытателей природы и каф. высш. растений биол. ф-та Моск. ун-та. 1996. С. 127-129.

32. Соколов Д.Д. О морфологии *Cytisopsis pseudocytisus* (Boiss.) Fertig в связи с положением этого вида в системе трибы *Loteae* (*Papilionaceae*) // Тез. 6 Молодеж. конф. ботаников в Санкт-Петербурге, 12-16 мая 1997 г. СПб., 1997. С. 14.

33. Соколов Д.Д. Анатомическое строение плодов как таксономический признак в трибе *Loteae* (*Papilionaceae*) // Тр. Междунар. конф. по анат. и морфол. растений (посвящ. 150-летию со дня рождения И.П.Бородина). СПб.: Диада, 1997. С. 121.

34. Sokoloff D.D. *Anthyllis gerardii* L. in: Typification of Linnaean specific and varietal names in the *Leguminosae* (*Fabaceae*) / Ed.: N.J. Turland, C.E. Jarvis // *Taxon*. 1997. Vol. 46, № 3. P. 463.

35. Kramina T.E., Sokoloff D.D. Database on the taxonomy and morphology of the genus *Lotus* s.l. (*Leguminosae-Papilionoideae-Loteae*) // *Lotus Newsletter* [Electronic resource]. 1997. Vol. 28. Mode of access: <http://www.psu.missouri.edu/lnl/v28>.

36. Соколов Д.Д. О принципах ревизии трибы *Loteae* (*Papilionaceae*) // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков: Тез. докл., представл. II (X) съезду Рус. бот. о-ва (26-29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб., 1998. Т. 2. С. 163-164.

37. Kramina T.E., Sokoloff D.D. Subdivisions of the genus *Lotus* (*Leguminosae*): problems involved by study of *Lotus creticus* L. // XVI International Botanical Congress: Abstracts. St. Louis, August 1-7, 1999. P. 723.

38. Соколов Д.Д. О зеленом листе на цветоносах представителей трибы *Loteae* (*Papilionaceae*) // Тр. 6 междунар. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 1999. С. 196-198.

39. Соколов Д.Д. О возможных направлениях эволюции в трибе *Loteae* (*Leguminosae*) // 10 Московское совещание по филогении растений.: Материалы. М., 1999. С. 158-160.

40. Соколов Д.Д., Аллан Дж. Систематика и филогения североамериканских представителей трибы *Loteae* (*Leguminosae*) // там же, с. 161-163.

41. Sokoloff D.D., Mironov, E.M. Fruit anatomy in temperate tribes *Loteae* s.l. and *Hedysareae* (*Leguminosae-Papilionoideae*) and its relation to taxonomy and evolution. // 4th Intern. Legume Conf. Legumes Down Under: Progr. and Abstr. book. Canberra, 2001. P. 84-85.

42. Соколов Д.Д. Разграничение результатов параллельной эволюции и реверсий при кладистическом анализе (на примере высших мотыльковых) // Междунар. науч. конф. по систематике высших растений, посвящ. 70-летию со дня рождения члена-корр. РАН, проф. В.Н. Тихомирова: Тез. докл. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2002. С. 102-103.

43. Соколов Д.Д., Мironov Е.М. Объем рода *Ornithopus* и трансатлантическая дизъюнкция в трибе *Loteae* (*Leguminosae*) // там же. С. 103-104.

44. Цуцупа Т.А., Барыкина Р.П., Соколов Д.Д. Архность ксилемы главного корня как таксономический признак в трибе *Loteae* (*Leguminosae*) // Тез. докл. 2 Междунар. конф. по анат. и морф. растений. СПб, 2002. С. 103-104.

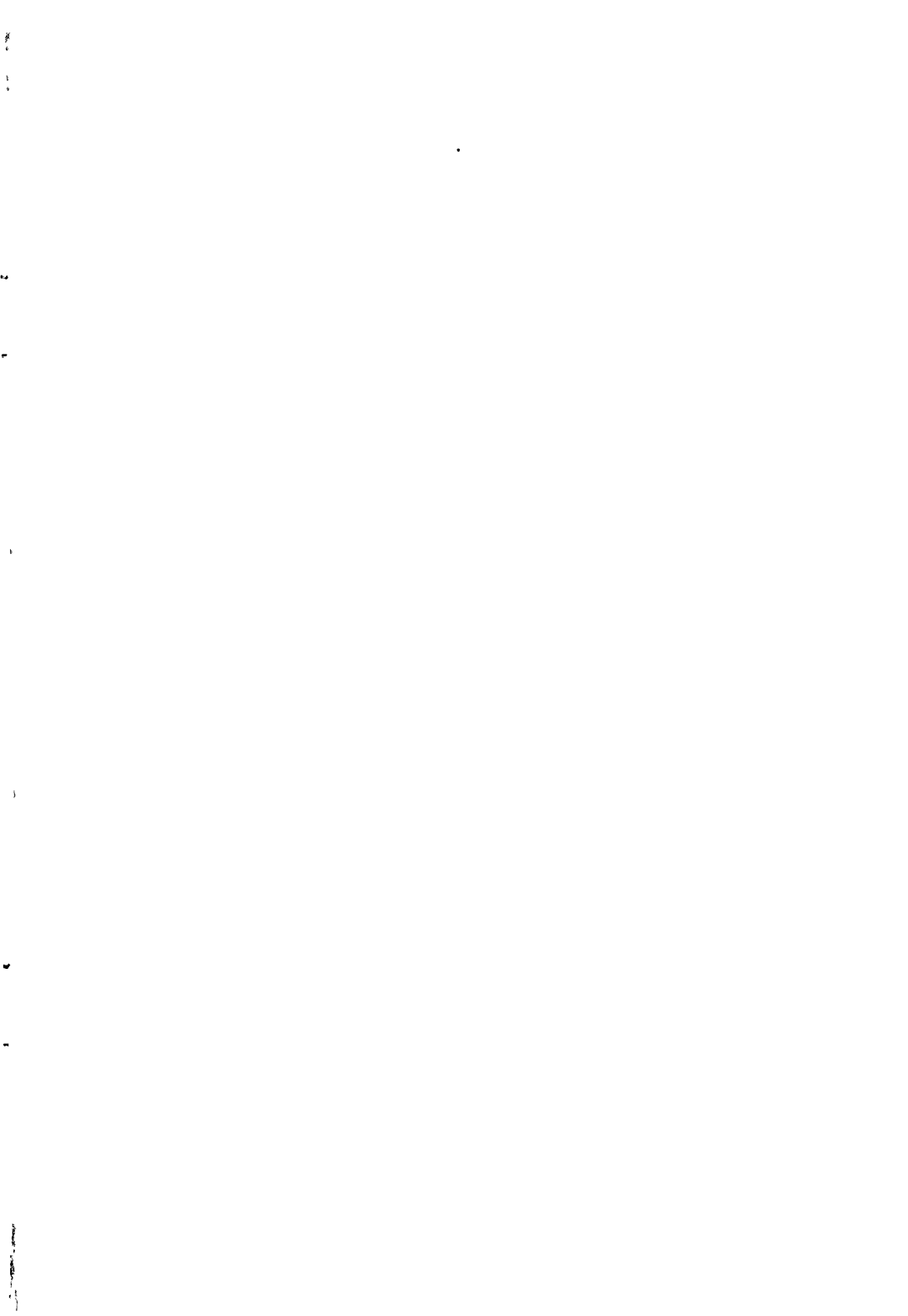
45. Крамина Т.Е., Соколов Д.Д. Дискретность и континуальность таксонов и их диагностических признаков в систематике рода *Lotus* L. (*Leguminosae*) // 11 Междунар. совещ. по филогении растений: тез. докл.

(Москва, 28-31 янв. 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 54-55.

46. Соколов Д.Д. Разграничение родов *Lotus* и *Dorycnium* (*Leguminosae*, *Loteae*) в свете представлений о «неполном таксономическом членении» // там же. С. 93-94.

47. Соколов Д.Д. Кладистический анализ трибы *Loteae* (*Leguminosae*) // Ботанические исследования в Азиатской России: Материалы XI съезда Рус. бот. о-ва (18-22 августа 2003 г., Новосибирск-Барнаул). Барнаул: Азбука, 2003. Т. 2. С. 286-287.

48. Sokoloff D.D. Calyx initiation, inflorescence development, and phylogeny of the tribe *Loteae* (*Leguminosae*, *Papilionoideae*) // 16 Symp. Biodiversity and Evolutionary Biology (Frankfurt/Main, 21-27 Sept. 2003): Abstracts. (In press.)



2003-A

14494

№ 14494

Отпечатано в ООО «Соцветие красок»
119992 г. Москва, Ленинские горы, д.1
Главное здание МГУ, к.102
Тираж 100 экз. Заказ №53