

50

На правах рукописи

ШЕХОВЦОВА Ирина Николаевна

**ПОДРОД *KREZETOVICZIA* T.V. EGOROVA РОДА *CAREX* L.
(*CYPERACEAE* JUSS.) В АЗИАТСКОЙ РОССИИ:
СИСТЕМАТИКА, ХОРОЛОГИЯ, ФИЛОГЕНИЯ**

03.00.05 – «Ботаника»

Шеховцова

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Новосибирск – 2009

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН, г. Новосибирск.

Научный руководитель — доктор биологических наук, с.н.с.
Байков Константин Станиславович.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Куприянов Андрей Николаевич;
доктор биологических наук, с.н.с.
Кожевников Андрей Евгеньевич.

Ведущая организация — Московский государственный университет.

Защита состоится “23” июня 2009 г. в 10⁰⁰ часов на заседании совета Д 003.058.01 по защите докторских и кандидатских диссертаций при Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотая долина, 101.

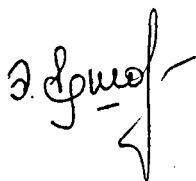
Факс: (383) 3301–986.

Сайт в Интернете: <http://csbg.narod.ru>.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

Автореферат разослан “15” мая 2009 г.

Ученый секретарь совета
доктор биологических наук



Ершова Э.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Род *Carex* L. семейства *Cyperaceae* Juss. — один из самых крупных и широко распространенных родов отечественной и мировой флоры. Он насчитывает свыше 2000 видов. Представители рода *Carex* играют значительную роль в растительном покрове Азиатской России. Часть из них обладает высокими кормовыми качествами.

Род традиционно считается трудным в систематическом отношении ввиду значительного полиморфизма и сложности разграничения отдельных таксонов. Несмотря на длительное изучение осок, вопросы систематики и идентификации отдельных видов рода еще недостаточно разработаны и нуждаются в дальнейшем изучении с привлечением нового материала и современных методик. Существующие системы рода *Carex* различаются по объему и расположению внутривидовых подразделений. Кроме того, имеются нерешенные вопросы в отношении самостоятельности целого ряда видов, их родственных связей, закономерностей географического распространения и эволюции рода в целом. В более глубоком исследовании нуждаются виды рода *Carex*, выделенные Т.В. Егоровой (1985) в подрод *Kreczetoviczia* Т.В. Егорова. Для рассматриваемой в настоящей работе территории Азиатской России (Сибирь и Дальний Восток) приводилось 38 видов и подвидов подрода *Kreczetoviczia* из 5 секций. Сложность этой группы связана не только с высокой морфологической изменчивостью ее видов, но также с существованием многочисленных, частично фертильных гибридов между ними, что существенно затрудняет построение системы подрода и идентификацию растений вследствие недостатка диагностических признаков. Необходимость решения этих вопросов и определяет актуальность темы.

Цели и задачи исследования. Цель исследования — изучение систематики, хорологии и филогении осок подрода *Kreczetoviczia* во флоре Азиатской России.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

— критически проанализировать историю таксономического изучения видов подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex*, изучить номенклатуру таксонов, при необходимости провести их типификацию;

— изучить гербарный материал по подроду *Kreczetoviczia*, хранящийся в крупнейших гербариях России, уточнить состав видов во флоре Азиатской России;

— оценить диагностическое значение морфологических признаков, традиционно используемых в систематике рода *Carex*, выявить новые диагностические признаки для различения близкородственных видов подрода *Kreczetoviczia*. Составить ключ для определения таксонов разного ранга;

— исследовать ультраструктуру поверхности плодов у видов подрода *Kreczetoviczia* с целью выявления дополнительных признаков и возможности их использования в целях систематики;

— внести необходимые изменения в систему подрода *Kreczetoviczia* в связи с новыми данными;

— провести хорологический анализ видов, определить центры современного многообразия подрода *Kreczetoviczia* на территории Азиатской России;

— построить модель филогении подрода *Kreczetoviczia* и выявить основные линии его развития.

Защищаемые положения:

1. Признаки ультраструктуры поверхности плодов наряду с признаками общего соцветия, мешочков и жизненных форм имеют существенное значение для построе-

ния системы подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex* и служат дополнительным подтверждением самостоятельности критических таксонов.

2. Формирование североазиатских видов подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex* происходило на общей основе с восточноазиатской группой видов по пути дифференциации и редукции структур соцветия в условиях сокращения теплообеспеченности и увеличения континентальности климата.

Научная новизна работы. В результате проведенных исследований критически пересмотрен и уточнен видовой состав подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex* на территории Азиатской России. Установлено, что подрод на данной территории представлен 41 видом и подвидами. Внесены изменения и дополнения в систему подрода *Kreczetoviczia*. Описан один новый вид (*C. austroajacutensis*), предложено две комбинации: в ранге секции (*Eglandulosae*) и в ранге разновидности, один подвид валидизирован, лексотипифицировано три таксона. Выполнен анализ диагностического значения морфологических признаков, положенных в основу разных классификаций рода *Carex*. Уточнены морфологические характеристики видов и особенности их местобитания. Составлен ключ для определения секций и видов подрода *Kreczetoviczia* для рассматриваемой территории. Уточнены и значительно дополнены данные о географическом распространении видов подрода, выявлены типы их ареалов, рассмотрены вопросы эндемизма. Выявлены современные центры разнообразия подрода *Kreczetoviczia* на территории Азиатской России.

Впервые исследована ультраскульптура поверхности плодов у 39 видов и подвидов из 6 секций подрода *Kreczetoviczia*; выявлены признаки, имеющие дополнительное таксономическое значение. Впервые высказана гипотеза о направлениях эволюции признаков ультраскульптуры в подрode *Kreczetoviczia*. Выявлена высокая изменчивость полевой специализации терминального колоска для многих видов из подрода *Kreczetoviczia* и показано, что отклонение от типичного распределения пола верхнего колоска обычно сопряжено с аномалиями в строении простого колоска, цветка и плода. Некоторые тератологические данные приводятся нами впервые.

Теоретическое и практическое значение работы. Материалы работы войдут в монографию «Конспект флоры Азиатской России», а также могут быть использованы для диагностики видов, составления «Флор» и «Определителей». Собранный гербарный материал пополнил коллекцию Гербария ЦСБС (NSK).

Апробация работы. Результаты исследований доложены на Всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников (Новосибирск, 2007), Ботанической сессии (Новосибирск, 2008), Конференции «Биосфера Земли: прошлое, настоящее, будущее» (Екатеринбург, 2008), Семинаре по теоретической морфологии растений: «Современные подходы к описанию структуры растений» (Киров, 2008), XII съезде Русского ботанического общества (Петрозаводск, 2008), Международной конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2008).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ, в том числе 1 статья в журнале, рекомендованном ВАК.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 417 страницах, проиллюстрирована 122 рисунками и 6 таблицами. Состоит из введения, 7 глав, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 261 наименование, в том числе 115 — на иностранных языках, 4 приложений, в которых представлены изученные системы рода, карты, список исследованных образцов, иллюстрации (фотографий типовых образцов и растений в природе).

ГЛАВА 1. АНАЛИЗ ИСТОРИИ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ВИДОВ ПОДРОДА *KREZZETOVICZIA* РОДА *CAREX* ФЛОРЫ АЗИАТСКОЙ РОССИИ И ОБЗОР ОСНОВНЫХ СИСТЕМ РОДА

Подрод *Kreczetoviczia* Т.В. Егорова был установлен Т.В. Егоровой (1985) и назван в честь крупнейшего отечественного кариколога В.И. Кречетовича (1935), обработавшего род *Carex* для «Флоры СССР». Первой обобщающей сводкой для территории Сибири стала четырехтомная «Flora Sibirica» И.Г. Гмелина (Gmelin, 1747–1769), в первом томе которой приведены 19 видов осок с полиномиальными названиями. К. Линней (Linnaeus, 1753) в «Species plantarum» разделил род *Carex* на три группы по строению соцветия. В первую группу он включил одноколосковые виды, во вторую — виды с обоеполыми колосками, в третью — с однополыми. В этой работе К. Линней впервые описал 29 видов.

Особое значение для систематики осок имеют работы Г. Кюкенталя (Kükenthal, 1909, 1911). Он (Kükenthal, 1909) является автором крупнейшей и на сегодняшний день последней монографии рода *Carex* в мировом масштабе. Предложенная автором система включает 793 вида, большое число подвидов, многочисленные разновидности и формы, которые сгруппированы в четыре подрода (*Primocarex*, *Vignea*, *Indocarex* и *Eucarex*), 69 секций и многочисленные подсекции. Осоки, относимые в настоящее время к подроду *Kreczetoviczia*, Г. Кюкенталь включил в состав секции *Acutae* подрода *Eucarex* (= *Carex*). Объем видов трактуется Г. Кюкенталем довольно широко. Многие близкие виды принимаются им в качестве разновидностей или форм одного вида.

Первая сводка осок для территории СССР принадлежит В.И. Кречетовичу (1935). Он дал новую систему рода, включающую три подрода: *Megalocranion* — установленный самим автором, *Vignea* и *Eucarex*. Система рода *Carex* содержит 392 монотипных вида из 47 секций, в большинстве которых установлены циклы и ряды. В.И. Кречетовичем было впервые описано 57 новых видов. Несколько новых секций, которые вошли в системы последующих авторов, в их числе секция *Temnemis*, относящаяся к подроду *Kreczetoviczia*, описаны В.И. Кречетовичем впервые. Вторая секция, в которой представлены виды данного подрода — секция *Leimonastes* Reichenb. Работа В.И. Кречетовича имела огромное значение для дальнейшего изучения рода. Большое значение для систематики рода в целом имеют работы К. Макензи (Mackenzie, 1931, 1935), Л. Стендли (Standley, 1985, 1990), У. Болл с соавторами (Ball et al., 2002) и ботаников из Японии (Ohwi, 1936, 1965; Sugawara, 1937; Akiyama, 1955; Koyama, 1962). Данные по видовому составу рода *Carex* для территории Российского Дальнего Востока были дополнены в работах В.Н. Ворошилова (1966, 1982) и А.Е. Кожевникова (1988, 2001). А.Е. Кожевников (1988) принял деление рода *Carex* на три подрода — *Psyllophora*, *Carex* и *Vignea*. Осоки из подрода *Kreczetoviczia* распределены между пятью секциями (*Podogyneae*, *Nothocarex*, *Tuminenses*, *Temnemis* и *Acutae*) типового подрода. Л.И. Малышев (1990) уточнил видовой состав рода *Carex* для флоры Сибири. Им приведены 173 вида и подвида, распределенные по четырем подродам: *Psyllophora* (Loisel.) Peterm. (= *Primocarex*), *Vignea*, *Carex* и *Kreczetoviczia*.

Существенный вклад в разработку системы рода *Carex* внесли работы выдающегося отечественного кариколога Т.В. Егоровой (1964, 1966а,б, 1967, 1972, 1976а,б, 1985а,б, 1987а,б, 1990, 1999). Род *Carex* разделен ею (1990, 1999) на 5 подродов: *Vigneastra* (= *Indocarex*), *Carex* (= *Eucarex*), *Kreczetoviczia*, *Vignea* и *Psyllophora* (= *Primocarex*). В системе рода *Carex* Т.В. Егорова выделила двуххрыльцевые осоки из типового подрода *Carex* в новый подрод *Kreczetoviczia*. Система рода *Carex* во флоре Рос-

сии и сопредельных государств охватывает 388 видов и подвидов, сгруппированных в 71 секцию, 81 подсекцию. Тщательно проработана номенклатура таксонов, уточнен объем и таксономические границы секций и подсекций. Т.В. Егорова впервые лекто-типифицировала многие таксоны рода *Carex*. Подрод *Kreczetoviczia* в системе Т.В. Егоровой представлен 140 видами, распределенными между семью секциями: *Graciles* (Tuckerm. ex Kük.) Ohwi, *Abditispicae* Wheeler, *Tuminenses* Y.C. Chang et Y.L. Yang, *Forficulae* Franch. ex Raymond, *Praelongae* (Kük.) Nelmes, *Temnemis* (Raf.) V. Krecz. и *Phacocystis* Dumort. Для Азиатской России указаны 38 видов и подвидов из 5 секций.

В последние годы был опубликован ряд работ, в которых рассмотрены различные аспекты изучения осок (Алексеев, 1994, 1996; Hendrichs et al., 2004; Starr, Ford, 2009). Много новых сведений о распространении видов рода *Carex* появилось в результате флористических исследований разных районов Азиатской России (Красноборов, 2000, 2001, 2003; Эбель, 2000, 2002; Доронькин, 2003; Ковтонюк, 2005; Эбель, Эбель, 2007; и др.).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом исследования послужили гербарные коллекции, хранящиеся в Гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург, LE), Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW), Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (г. Москва, МНА), Томского государственного университета (ТК), Биолого-почвенного института ДВО РАН (г. Владивосток, VLA), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск, NSK, NS), Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (г. Иркутск, IRK), Иркутского государственного университета (IRKU), Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, SVER), Алтайского государственного университета (г. Барнаул, ALTB). Общий объем изученных гербарных материалов составляет около 7000 листов. Был подробно исследован материал, собранный автором в Читинской области, Алтайском крае, Республике Алтай, Иркутской области, Республике Бурятия. Собрано 2000 листов гербария по роду *Carex*.

Работа выполнена на основе использования сравнительно-морфологического и эколого-географического методов, а также карпологического метода с использованием сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Для построения модели филогении подрода *Kreczetoviczia* использован метод филогенетического анализа SYNAP (Байков, 1996, 1997, 1999) и компьютерная программа SYNAP (Baikov, Zverev, 2000). При проведении карпологических исследований ультраструктуры использовали специальную методику (Tallent, Wujek, 1983). Материалом для сравнительно-карпологического исследования послужили зрелые плоды видов рода *Carex*, собранных в природе, а также хранящихся в Гербариях России. Для удаления кутикулы и наружных периклиальных стенок клеток плоды выдерживались в растворе уксусного ангидрида и серной кислоты (9:1) в течение 24 часов, затем промывались в дистиллированной воде и высушивались. Изучение ультраструктуры поверхности плодов проводилось с помощью сканирующего электронного микроскопа Multiscan 200 GS, LEO 420 при увеличении x1000, x2000, в отдельных случаях до x5000.

Карты ареалов составлены точечным способом.

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И ИХ ДИАГНОСТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

На примере видов подрода *Kreczetoviczia* выполнен анализ диагностического значения морфологических признаков, положенных в основу разных классификаций рода *Carex*.

3.1. Морфологическая характеристика вегетативных органов

Жизненные формы. Разработка систематики осок и рассмотрение проблем их эволюции в течение долгих лет осуществлялись главным образом на основе признаков соцветий и цветков. Полноценное же использование для этих целей признаков вегетативных органов началось сравнительно недавно, когда были изучены основные признаки вегетативных побегов и жизненных форм осок (Алексеев, 1966, 1970, 1976а,б; Егорова, 1966б; Алексеев, Новиков, 1968, 1971; Чекань, 1974; Reznicek, Catling, 1986; и др.). Все осоки являются корневищными многолетними растениями. Признаки жизненных форм включаются в комплекс признаков, характеризующих внутриродовые подразделения от секций до видов (Koch, 1837; Мейнсгаузен, 1901; Kükenthal, 1909, 1911; Кречетович, 1935; Егорова, 1966, 1999; Алексеев, 1976, 1994, 1996; Кожевников, 1988; Малышев, 1990).

Корневая система. Толщина корней, степень развития и окраска корневых волосков (часто зависит от возраста корня и от его фазы развития) служат хорошими отличительными признаками отдельных видов и подвидов.

Стебли имеются обычно только у репродуктивных побегов. Такие признаки стеблей, как высота, форма (трехгранные, цилиндрические), консистенция (выполненные или полые), форма граней (плоские или вогнутые), наличие папилл, шипиков, используются нами при разграничении видов.

Лист. Окраска чешуевидных или продолженных в листовую пластинку влагалищ листьев, окружающих побеги при основании, используется для разграничения видов и подвидов. Для большинства видов подрода *Kreczetoviczia* отмечена плоская листовая пластинка, но для некоторых видов (*C. subspathacea*) характерна щетиновидная. Листовые пластинки различаются у разных видов по ширине, характеру сужения по направлению к верхушке, наличию или отсутствию выступающих поперечных жилок. Все вышеперечисленные признаки представляют диагностическую ценность и могут использоваться на видовом уровне.

3.2. Морфологическая характеристика генеративных органов

Соцветие. Большую таксономическую ценность для систематики осок представляет строение генеративных органов. Число колосков, формы размещения в них однополых цветков и другие признаки соцветий положены в основу разделения рода *Carex* на таксоны разного ранга (Linnaeus, 1753; Adanson, 1763; Reichenbach, 1830; Meyer, 1831; Clarke, 1834; Fries, 1835; Pax, 1886; Kükenthal, 1909; Кречетович, 1935; Егорова, 1966, 1990, 1999). Для видов подрода *Kreczetoviczia* характерно кистевидное, колосовидное, реже почти щитковидное соцветие или пучковидно-кистевидное. *Размер общего соцветия* в пределах подрода варьирует довольно значительно, для отдельных видов, размер соцветия более или менее постоянен. Колоски в соцветии у видов подрода *Kreczetoviczia* могут быть тесно сгруппированными или же б. м. сближенными, или несколько расставленными. *Форма колосков* в пределах подрода *Kreczetoviczia* довольно однообразна. У большинства видов все колоски обычно узкоцилиндрические или продолговатые. *Размер колосков* имеет значение для систематики осок, несмотря на то, что этот признак у некоторых видов может быть относительно непостоянным. *Количество цветков в колосках.* Многоцветковые пестичные колоски свойственны для большинства видов подрода (кроме *C. subspathacea* и *C. austrojacutensis*).

При изучении видов рода *Carex* во флоре Азиатской России в природной обстановке (Республики Алтай и Бурятия, Иркутская и Читинская области) и в гербарных коллекциях нами выявлена высокая изменчивость для некоторых видов из подрода *Kreczetoviczia* половой специализации терминального колоска. В работе нами описываются тератологические случаи, наблюдающиеся у осок подрода *Kreczetoviczia* и подтверждающие теорию о колосковой природе мешочков (Шеховцова, Байков, 2008б). Цветки в роде *Carex* однополые, без околоцветника, собранные в тычиночные, пестичные или смешанные колоски, образующие сложные 2-многоколосковые, реже одноколосковые соцветия. Тычиночные цветки состоят из (2)3 тычинок, сидящих в пазухе кроющей чешуи. Пыльцевое зерно — псевдомонада, представляющая собой редуцированную тетраду (Куприянова, 1945). Пыльцевые зерна представителей разных подродов и секций *Carex* имеют довольно однообразное строение. Палинологические данные почти не имеют значения для систематики и филогении осок (Тарасевич, 1983, 1992; Егорова, 1999). Пестичные цветки состоят из гинецея, заключенного в замкнутый орган — мешочек, суженный на верхушке в носик, из которого выставляется часть столбика и 2–3-рыльцевые ветви. Для видов подрода *Kreczetoviczia* свойственно наличие двух рылец, в крайне редких случаях встречаются цветки с тремя рыльцами (Шеховцова, Байков, 2008б).

Первостепенное значение для систематики *Carex* любого ранга имеет строение мешочков (Kunth, 1837; Pax, 1887; Kükenthal, 1909; Mackenzie, 1931, 1935; Кречетович, 1935; Ohwi, 1936, 1965; Akiyama, 1955; Koyama, 1962; Егорова, 1966б, 1985а, 1999; Standley, 1985; Кожевников, 1988, 2001; Мальшев, 1990; Алексеев, 1996). Признаки мешочков необычайно разнообразны (рис. 1). В большинстве случаев их совокупность хорошо ограничивает родственные группы осок и позволяет различать многие виды подрода. Важнейшими и наиболее постоянными диагностическими признаками мешочков являются: форма поперечного сечения, степень выраженности носика (иногда его нет) и характер его верхушки, особенности краев мешочка, наличие или отсутствие опушения, сосочков, точек, наличие или отсутствие жилок и их толщина.

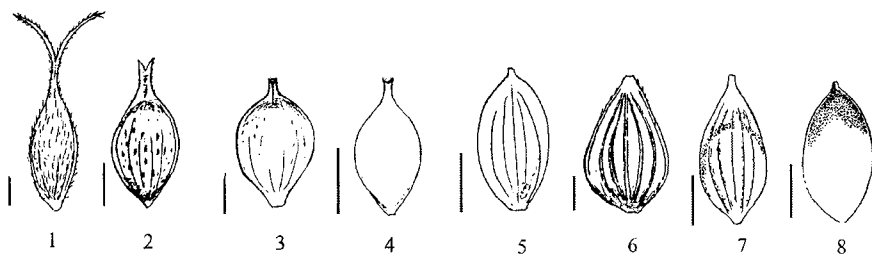


Рис. 1. Мешочки представителей разных секций подрода *Kreczetoviczia*:

1 – секция *E glandulosae*; 2–4 – секция *Forficulae*; 5 – секция *Tumihenses*; 6 – секция *Temnemis*;
7, 8 – секция *Phacocystis*. Масштабная линейка – 1 мм

Кроющие чешуи. Форма, характер верхушки, количество жилок, окраска кроющих чешуй, соотношение длины кроющей чешуи и мешочка у видов подрода *Kreczetoviczia* не достаточно выдержаны и по большей части подвержены изменчивости в зависимости от условий обитания вида.

Кроющие листья видов подрода *Kreczetoviczia* бывают чешуевидными с заостренной или щетиновидной верхушкой или состоят из плоской пластинки, без выраженного влагалища. Признаки кроющих листьев отличаются большим постоянством у отдельных видов и имеют таксономическое значение в ранге от секции до вида.

Плод. Форма плода в поперечном сечении имеет таксономическое значение на подродевом уровне (Кречетович, 1935; Егорова, 1999; Кожевников, 2001). Для подрода *Kreczetoviczia* характерны двояковыпуклые плоды (Шеховцова, 2008в,д).

Хромосомные числа. Данные о хромосомных числах многих видов подрода *Kreczetoviczia* содержатся в работах А.П. Соколовской и О.С. Стрелковой (1939, 1948), П.Г. Жуковой (1965, 1969, 1980, 1982), П.Г. Жуковой и В.В. Петровского (1975, 1976), Р.Е. Крогулевича (1971, 1976). Хромосомные числа могут использоваться при решении некоторых спорных вопросов в таксономии рода.

Проведенное сравнительно-морфологическое изучение генеративных и вегетативных органов представителей подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex* позволило уточнить таксономическую значимость морфологических признаков, используемых в систематике подрода. Как показали наши исследования, некоторые морфологические признаки, такие как размер общего соцветия, форма кроющих чешуй, цвет корневых волосков, характеризуются значительной изменчивостью или их недостаточно иногда для разграничения видов, а также для характеристики внутриводевых подразделений. В связи с этим, для изучения систематики подрода возникает необходимость привлечения новых признаков. Для выявления дополнительных признаков и оценки их таксономической значимости мы исследовали ультраскульптуру поверхности плодов у видов подрода *Kreczetoviczia*.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСКУЛЬПТУРЫ ЭПИДЕРМЫ ПЛОДОВ У ВИДОВ ПОДРОДА *KRECZETOVICZIA* РОДА *CAREX*

Ценность данных по ультраскульптуре поверхности плодов и возможностью использования этих признаков для систематики семейства *Cyperaceae* была показана А. Скайлером (Schuyler, 1971) для родов *Scirpus* L. и *Eriophorum* L. Для рода *Carex* признаки ультраскульптуры поверхности плодов, полученные с помощью СЭМ, применялись во многих систематических исследованиях на различных уровнях. В большинстве случаев полученные данные оказывались таксономически полезными даже при различении близких видов (Toivonen, Timonen, 1976; Кожевников, 1981; Tallent, Wujek, 1983; Menapase, Wujek, 1985, 1987; Standley, 1985, 1987; Wujek, Menapase, 1986; Rettig, 1990).

Нами впервые исследована ультраскульптура поверхности плодов у 39 видов и подвидов из 6 секций подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex*. Была показана перспективность использования признаков ультраскульптуры поверхности плодов для различения близких видов из подрода *Kreczetoviczia* (Маклакова, 2007). Были установлены межвидовые различия по форме и размерам клеток эпидермы, строению внутренней периклиальной (ВПС) и антиклиальной стенок (АКС), наличию или отсутствию кремнеземных тел (КТ) и их числу. По особенностям ультраскульптуры эпидермы плодов изученных видов *Carex* из подрода *Kreczetoviczia* нами выделено три типа ультраскульптуры.

Phacocystis-тип — на ВПС клеток эпидермы всегда присутствует КТ в числе от одного до трех, в единичных случаях развиты кремнеземные тела-спутники, ВПС большей частью вогнутые, реже плоские, АКС прямые или извилистые, утолщенные, приподнятые. Ультраскульптура эпидермы плодов данного типа характерна для большинства изученных видов секции *Phacocystis* (исключение составляют *C. bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *C. bigelowii* subsp. *rigidioides*, *C. cinerascens*, у которых КТ может отсутствовать в одной клетке и присутствовать в другой, и *C. austrojacutensis*, для которого характерно отсутствие КТ). Рассматриваемый тип ультраскульптуры эпидермы плодов встречается у некоторых видов из других секций: *Tuminenses* и *Temnemis*. По мнению Т.В. Егоровой (1999), секция *Tuminenses* имеет отдаленные филогенетические связи с секциями *Temnemis* и *Phacocystis*, что в свою очередь, подтверждает и тот факт, что для большинства видов

этих секций свойствен общий тип ультраскульптуры эпидермы плодов, характеризующийся наличием центрального кремнеземного тела в клетках эпидермы плодов. У представителей секции *Phacosystis* выявлены различные варианты усложнения строения и увеличение числа КТ, формирование тел-спутников. По числу КТ и наличию тел-спутников нами в пределах *Phacosystis*-типа выделены четыре подтипа.

1) *Cespitosa*-подтип (рис. 2, 1): в клетке присутствует постоянно одно центральное КТ. К этому варианту относятся виды: *C. tuminensis* (sect. *Tuminenses*); *C. lyngbyei* subsp. *cryptocarpa* s. str., *C. lyngbyei* subsp. *cryptocarpa* var. *prionocarpa*, *C. middenдорffii* (sect. *Temnemis*); *C. aquatilis* subsp. *aquatilis*, *C. bigelowii* subsp. *ensifolia*, *C. cespitosa*, *C. eleusinoides*, *C. elata* subsp. *omskiana*, *C. lugens*, *C. orbicularis* subsp. *orbicularis*, *C. orbicularis* subsp. *altaica*, *C. schmidtii*, *C. soczavaeana* (sect. *Phacosystis*).

2) *Acuta*-подтип (рис. 2, 2): количество КТ от одного до двух (1–2), в одной клетке может присутствовать одно КТ, в другой — два: *C. suifunensis* (sect. *Praelongae*), *C. acuta*, *C. aquatilis* subsp. *stans*, *C. juncella*, *C. nigra* (sect. *Phacosystis*).

3) *Appendiculata*-подтип (рис. 2, 3): количество КТ от одного до трех (1–3), в одной клетке может присутствовать одно КТ, в другой три — одно крупное центральное и два меньших по размеру: *C. appendiculata*, *C. erawinensis*, *C. thunbergii* (sect. *Phacosystis*).

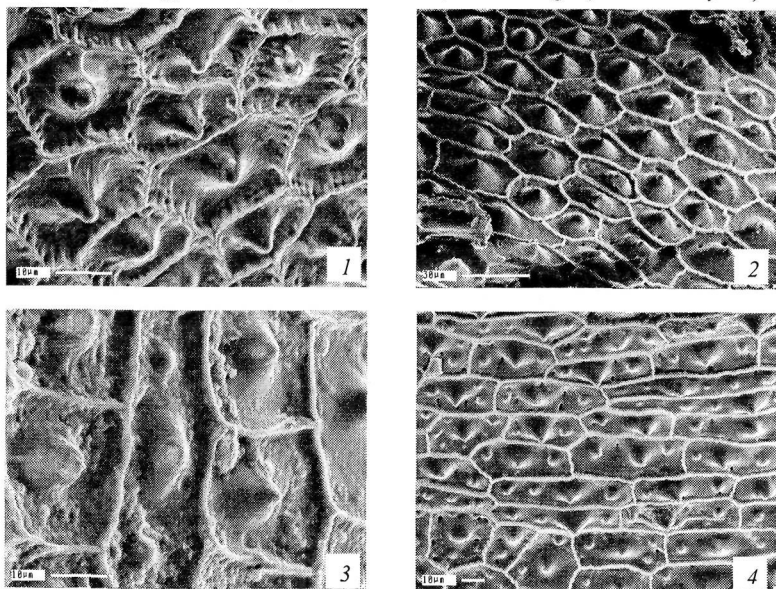


Рис. 2. Ультраскульптура поверхности плодов видов рода *Carex* (подрод *Kreczetoviczia*), *Phacosystis*-тип:

1 — *Cespitosa*-подтип (*C. elata* subsp. *omskiana*); 2 — *Acuta*-подтип (*C. nigra*); 3 — *Appendiculata*-подтип (*C. appendiculata*); 4 — *Spongiifolia*-подтип (*C. spongiifolia*). Масштабные линейки (мкм): 30 — 2; 10 — 1, 3, 4

4) *Spongiifolia*-подтип (рис. 2, 4): сложная структура, когда помимо одного или нескольких центральных КТ в клетке развито много дополнительных периферических КТ меньших размеров — сателлитов или тел-спутников (от 1 до 7). Сложный вариант ультраскульптуры с многочисленными телами-спутниками отмечен для многих видов *Carex* подрода *Vignea* (Toivonen, Timonen, 1976). В подроде *Kreczetoviczia* такой вариант ультраскульптуры встречен нами только у одного вида из секции *Phacosystis* — ханкайского эндемика *C. spongiifolia*, растущего на песчаных дюнах. По нашему мнению, *C. spongiifo-*

lia, несмотря на некоторое габитуальное сходство с *C. appendiculata*, не является тождественным ему и заслуживает рассмотрения в качестве самостоятельного вида.

Своеобразную ультраскульптуру эпидермы плодов имеет *C. elata* subsp. *omskiana*, отличаясь от всех представителей секции *Phacocystis* узорчато-извилистыми АКС, что, на наш взгляд, подтверждает справедливость выделения этого вида Т.В. Егоровой (1990) в отдельную подсекцию *Elatiformes* Т.В. Егорова.

Второй тип ультраскульптуры, **Forficulae-тип**, характеризуется отсутствием КТ. Он характерен для видов секции *Forficulae* (*C. sadoënsis*, *C. forficula*, *C. heterolepis*), *C. subspathacea* из секции *Temnemis* и *C. austrojacutensis* из секции *Phacocystis*. Видоспецифичными признаками являются форма клетки и соотношение длины к ширине, на основе которых нами выделены два подтипа.

1) *Heterolepis*-подтип (рис. 3, 1): клетки эпидермы вытянуты в тангентальном направлении (вдоль продольной оси клетки) — *C. sadoënsis*, *C. heterolepis*, *C. subspathacea*.

2) *Forficula*-подтип (рис. 3, 2): клетки эпидермы более или менее изодиаметрические — *C. forficula*, *C. austrojacutensis*.

Третий тип (промежуточный), **Praelongae-тип** (рис. 3, 3), характеризуется тем, что в одной клетке может присутствовать одно КТ и одновременно отсутствовать в другой (0–1). Этот тип встречается у большинства видов секции *Praelongae* (исключение *C. suifunensis*) (Шеховцова, 2008д) и некоторых других видов — *C. doenitzii* (sect. *Eglandulosae*), *C. cinerascens*, *C. bigelowii* subsp. *rigidioides*, *C. bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *C. tegulata* (sect. *Phacocystis*).

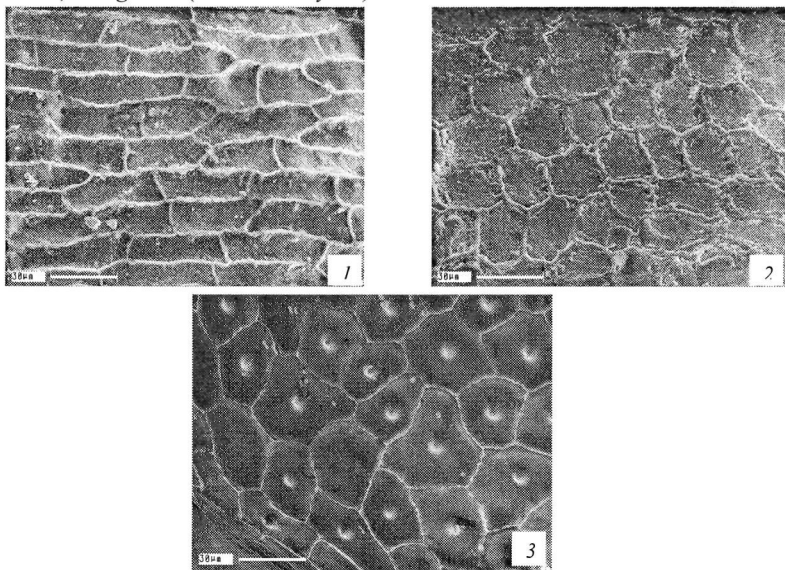


Рис. 3. Ультраскульптура поверхности плодов видов рода *Carex* (подрод *Kreczetoviczia*), Forficulae-тип, Praelongae-тип:

1 — *Heterolepis*-подтип (*C. sadoënsis*); 2 — *Forficula*-подтип (*C. forficula*); 3 — *Praelongae*-тип (*C. maximowiczii*).
Масштабная линейка: 30 мкм

Мы предполагаем, что морфологическое преобразование ультраскульптуры эпидермы плодов у видов рода *Carex* подрода *Kreczetoviczia* происходило в двух направлениях. Одна линия эволюции — это формирование в клетках центрального КТ и дальнейшее

усложнение и увеличение числа КТ, формирование тел-спутников и т.д. Вторая линия эволюции связана с упрощением структуры, в результате которой сформировались остальные два типа ультраскульптуры, когда КТ отсутствует, либо промежуточный тип, когда КТ может отсутствовать в одной клетке и присутствовать в другой.

Анализ данных, полученных с помощью СЭМ, показал, что ультраскульптура поверхности плодов является константным признаком плода, позволяющим использовать его в систематике подрода *Kreczetoviczia* на видовом и более высоком уровнях.

ГЛАВА 5. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ВИДОВ ПОДРОДА *KRECZETOVICZIA* РОДА *CAREX* ВО ФЛОРЕ АЗИАТСКОЙ РОССИИ

В главе представлен детальный таксономический обзор видов подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex* во флоре Азиатской России. В результате проведенных исследований установлено, что на данной территории подрод *Kreczetoviczia* представлен 41 видом и подвидами. Виды объединены в шесть секций и восемь подсекций. В системе нет рядов. Викарные географические расы, образующие генетический ряд, мы рассматриваем в качестве подвидов, за исключением тех рас, которые хорошо морфологически обособлены, они приняты здесь как отдельные виды. При всех таксонах приводятся номенклатурные цитаты, указывается тип или лектотип, приводятся ссылки на иллюстрации, морфологическое описание, сведения по экологической приуроченности, географическому распространению в пределах Азиатской России по административным районам и флористическим провинциям и за ее пределами и примечания. Флористическое районирование Азиатской России дано по схеме (Малышев, Байков, Доронькин, 2000). Гибриды рассматриваются нами отдельно от видов, в конце конспекта. Прямым полужирным шрифтом отмечены таксоны, выделенные автором.

Система подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex* Азиатской России

Gen. *Carex* L. — Typus: *C. hirta* L. — (typus conserv. propos. Hitchcock, Green, 1947).

Subgenus *Kreczetoviczia* T.V. Egorova — Typus: *C. aquatilis* Wahlenb.

Sect. 1. *Tuminenses* Y.L. Chang et Y.L. Yang — Typus: *C. tuminensis* Kom.

1. *C. tuminensis* Kom.

Sect. 2. *Eglandulosae* (T.V. Egorova) I.N. Schekhovtsova, comb. et stat. nov. nom. provis. — Typus: *C. doenitzii* Boeck.

2. *C. doenitzii* Boeck.

Sect. 3. *Forficulae* Franch. ex Raymond. — Typus: *C. forficula* Franch. et Savat.

3. *C. sadoënsis* Franch.; 4. *C. forficula* Franch. et Savat.; 5. *C. heterolepis* Bunge.

Sect. 4. *Praelongae* (Kük.) Nelmes — Typus: *C. praelonga* C.B. Clarke.

6. *C. maximowiczii* Miq.; 7. *C. suifunensis* Kom.; 8. *C. incisa* Boott; 9. *C. shimidzensis* Franch.

Sect. 5. *Temnemis* (Rafin.) V. Krecz. — Lectotypus (Егорова, 1976a: 196): *C. scouleri* Torr. (= *C. lyngbyei* Hornem.).

10. *C. ramenskii* Kom.; 11. *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem.; 12. *C. lyngbyei* Hornem. subsp. *cryptocarpa* (C.A. Mey.) Hult. (*C. lyngbyei* subsp. *cryptocarpa* var. *cryptocarpa*, *C. lyngbyei* subsp. *cryptocarpa* var. *prionocarpa* (Franch.) I.N. Shekhovtsova, comb. et stat. nov.); 13. *C. middendorffii* Fr. Schmidt; 14. *C. leiogona* Franch.

Sect. 6. *Phacocystis* Dumort. — Lectotypus (Егорова, 1999: 434): *C. cespitosa* L.

Subsect. 1. *Vulgares* Aschers. — Typus: *C. vulgaris* Fries (= *C. nigra* (L.) Reichard).

15. *C. acuta* L.; 16. *C. thunbergii* Steud.; 17. *C. hindsii* C.B. Clarke; 18. *C. kelloggii* W. Boott; 19. *C. nigra* (L.) Reichard; 20. *C. erawinensis* Korotkij (Шеховцова. 2008r); 21.

C. appendiculata (Trautv. et C.A. Mey.) Kük.; 22. *C. spongiifolia* A.E. Kozhevnikov; 23. *C. juncella* (Fries) Th. Fries.

Subsect. 2. *Aquaticae* T.V. Egorova — Typus: *C. aquatilis* Wahlenb.

24. *C. aquatilis* Wahlenb. subsp. *aquatilis*; 25. *C. aquatilis* subsp. *stans* (Drej.) Hult.; 26. *C. cinerascens* Kük.

Subsect. 3. *Elatiformes* T.V. Egorova — Typus: *C. elata* All.

27. *C. elata* All. subsp. *omskiana* (Meinsh.) Jalas.

Subsect. 4. *Caespitosae* Fries ex Kük. — Typus: *C. caespitosa* L.

28. *C. schmidtii* Meinsh.; 29. *C. minuta* Franch.; 30. *C. caespitosa* L.; 31.

C. austrojacutensis I.N. Schekhovtsova, sp. nov. nom. provis.

Subsect. 5. *Rigidae* Fries ex Kük. — Typus: *C. rigida* Good. (= *C. bigelowii* Torr. ex Schwein.).

32. *C. bigelowii* Torr. ex Schwein subsp. *rigidioides* (Gorodk.) T.V. Egorova; 33.

C. bigelowii subsp. *ensifolia* (Gorodk.) Holub; 34. *C. bigelowii* subsp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve; 35. *C. lugens* Holm.; 36. *C. soczavaeana* Gorodk.; 37. *C. kamtschatica* (Gorodk.) V. Krecz.

Subsect. 6. *Orbiculares* T.V. Egorova — Typus: *C. orbicularis* Boott.

38. *C. orbicularis* Boott subsp. *orbicularis*; 39. *C. orbicularis* subsp. *altaica* (Gorodk.) T.V. Egorova; 40. *C. tegulata* Lévl. et Vaniot.

Subsect. 7. *Gynaecandrae* T.V. Egorova — Typus: *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth.

41. *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth.

Виды подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex* довольно часто гибридизируют в местах совместного произрастания с образованием фертильных, способных к возвратным скрещиваниям гибридов. Ниже приводятся гибриды, которые достоверно известны для территории Азиатской России:

1. *C.* × *elytroides* Fr. (*C. acuta* L. × *C. nigra* L. (Reichard)); 2. *C.* × *squamigera* V. Krecz. et Lucznik (*C. schmidtii* Meinsh. × *C. appendiculata* (Trautv. et C.A. Mey.) Kük.); 3. *C. acuta* L. × *C. juncella* (Fries) Th. Fries.; 4. *C. acuta* L. × *C. appendiculata* (Trautv. et C.A. Mey.) Kük.; 5. *C. middendorffii* Fr. Schmidt × *C. appendiculata* (Trautv. et C.A. Mey.) Kük. (Шеховцова, 2008б); 6. *C.* × *minuscule* (Kuvajev) Rebr. (*C. aquatilis* Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult. × *C. subspathacea* Wormsk. ex Hornem.); 7. *C.* × *descendens* Kük. (*C. austrojacutensis* I.N. Schekhovtsova × *C. media* R. Br.).

Деление подрода на более мелкие таксоны основано на системе рода *Carex*, разработанной Т.В. Егоровой (1985, 1990, 1999). Нами внесены изменения и дополнения в систему подрода *Kreczetoviczia*. Описан один новый вид, *C. austrojacutensis*, предложено две комбинации: в ранге секции — *Eglandulosae* и в ранге разновидности *C. lyngbyei* subsp. *cryptocarpa* var. *prionocarpa*, один подвид валидизирован, лектотипифицировано три таксона.

ГЛАВА 6. ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВ ПОДРОДА *KRECZETOVICZIA* РОДА *CAREX*

В данной главе выявлены и описаны особенности распространения представителей подрода *Kreczetoviczia* на территории Азиатской России.

Изученные гербарные материалы и сведения, содержащиеся в литературных источниках (Kunth, 1837; Kükenthal, 1909; Ohwi, 1936; Koyama, 1962; Егорова, 1985, 1999; Standley, 1985; Wheeler, 1987, 1989; Кожевников, 1988, 2001) позволяют говорить о том, что представители подрода *Kreczetoviczia* произрастают почти по всему земному шару, большинство широко распространены в умеренном и арктическом

поясах Северного полушария. Основное видовое разнообразие подрода *Kreczetoviczia* во флоре Азиатской России сосредоточено в Сахалинской океанической и Маньчжурской континентальной провинциях (по 20 видов и подвидов в каждой провинции, по 48.8 % от общего числа (41) видов и подвидов подрода *Kreczetoviczia* Азиатской России). Также подрод богато представлен в Байкальской гемибореальной и Камчатской океанической провинциях — по 17 видов и подвидов (по 41.5 %). 16 видов и подвидов (39 %) выявлено в Охотской горно-гипарктической провинции. В Чукотской арктической провинции встречается 15 видов и подвидов (36.6 %). В Сибирской арктико-гипарктической и Сибирской северо-восточной горно-гипарктической зарегистрировано по 14 видов и подвидов (по 34.1 %). В Алтае-Енисейской оро-гемибореальной и Тунгусско-Ленской бореальной провинциях — по 13 видов и подвидов (по 31.7 %), в Верхнеамурской континентальной — 11 видов и подвидов (26.8 %). Довольно бедно подрод представлен в Западносибирской гемибореальной (7 видов и подвидов, 17.1 %) и в Уральско-Западносибирской бореальной провинциях (4 вида и подвида, 9.8 %).

В ходе географического анализа тип ареала определен по расположению в пределах флористических регионов по А.Л. Тахтаджяну (1978), с учетом работ (Юрцев, 1966; Юрцев и др., 1979, 1987). Также нами за основу взята классификация ареалов осок, разработанная Т.В. Егоровой (1999) с учетом специфики объекта. Ареалы видов подрода *Kreczetoviczia* на территории Азиатской России разделены на 22 типа, объединенных в 10 хорологических групп:

1. Голарктические ареалы: 1. Циркумполярные группа и тип ареалов (2) — *C. subspathacea*, *C. aquatilis* subsp. *stans*. 2. Европейская группа и тип ареалов (1) — *C. nigra*. 3. Североазиатская группа (5): южносибирский тип — *C. erawinensis*, *C. bigelowii* subsp. *ensifolia*, *C. orbicularis* subsp. *altaica*; восточносибирский тип — *C. austro-jacutensis*; восточносибирско-северодальневосточный тип — *C. bigelowii* subsp. *rigidoides*. 4. Ирано-туранская, или восточно-древнесредиземноморская группа (1): центральноазиатский тип — *C. orbicularis* subsp. *orbicularis*. 5. Восточноазиатская группа (13): восточноазиатский тип — *C. maximowiczii*, *C. thunbergii*; маньчжурский тип — *C. suifunensis*, *C. tegulata*; *C. spongiifolia*; маньчжуро-сахалино-японский тип — *C. forficula*; корейско-южнокуруло-японский тип — *C. shimidzensis*; маньчжуро-японский тип — *C. heterolepis*, *C. cinerascens*; сахалино-японский тип — *C. doenitzii*, *C. sadoensis*, *C. leiogona*; южнокуруло-японский тип — *C. incisa*. 6. Дальневосточная группа (4): дальневосточный тип — *C. tuminensis*, *C. middendorffii*; чукотско-охотско-камчатский тип — *C. soczavaeana*; охотско-камчатский тип — *C. kamtschatica*. 7. Североазиатско-восточноазиатская группа (3): восточносибирско-восточноазиатский тип — *C. appendiculata*, *C. schmidtii*, *C. minuta*. 8. Умеренно-евразийская группа (5): умеренно-евразийский тип — *C. acuta*, *C. cespitosa*; евросибирский тип — *C. juncella*, *C. elata* subsp. *omskiana*, *C. bigelowii* subsp. *arctisibirica*. 9. Восточно-североамерикано-умеренно-евразийская группа (1): восточно-североамерикано-североазиатский тип — *C. aquatilis* subsp. *aquatilis*. 10. Азиатско-североамериканская группа (6): амфиоцифический тип — *C. lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*, *C. ramenskii*, *C. hindsii*, *C. kelloggii*; сибирско-североамериканский тип: *C. lugens*, *C. eleusinoides*.

Наиболее многочисленной во флоре Азиатской России является восточноазиатская хорологическая группа, объединяющая 13 видов и подвидов. Такая же тенденция характерна для рода в целом (Егорова, 1999). Восточную Азию следует считать областью наибольшего видового разнообразия подрода *Kreczetoviczia*. После Восточноазиатской относительно крупными являются Азиатско-североамериканская (6), Умеренно-евразийская (5), Североазиатская (5) хорологические группы. Дальневосточная группа содержит 4 вида и подвида, Североазиатско-восточноазиатская — 3. По

одному виду и подвиду из подрода входят в Европейскую, Ирано-туранскую и Восточно-североамерикано-умеренно-евразийскую группы ареалов. На рассматриваемой территории эндемизм подрода *Kreczetoviczia* выражен на уровне видов и подвидов. Четыре эндемика отмечено в секции *Phacocystis* (*C. bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *C. orbicularis* subsp. *altaica*, *C. kamischatica* и *C. spongiifolia*), которая является одной из наиболее крупных и эволюционно продвинутых секций в подрode. Эндемичные виды представлены неэндемиками. Субэндемиками являются *C. soczavaeana*, *C. bigelowii* subsp. *rigidioides*, *C. bigelowii* subsp. *ensifolia*, *C. erawinensis*.

ГЛАВА 7. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ СЕКЦИЙ ПОДРОДА *KRECZETOVICZIA* РОДА *CAREX*

Анализ филогенетических связей секций подрода выполнен по методу SYNAP (Байков, 1996, 1997, 1999) с использованием компьютерной программы SYNAP (Baikov, Zverev, 2000). Ниже приведены элементарные эволюционные векторы, выделенные для построения модели филогении подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex* на уровне секций.

1. Столбики с тремя рыльцами → столбики с двумя рыльцами. Данный вектор определяет происхождение подрода *Kreczetoviczia* путем редукции исходного трехрыльцевого предкового типа рода *Carex*. Двухрыльцевые столбики характерны для всех изученных представителей подрода *Kreczetoviczia*.

2. Общее соцветие из 15–30 колосков → из 3–9 колосков. Сокращение числа колосков представляет собой общую тенденцию в линии редукции генеративных и репродуктивных органов осок из разных подродов при их освоении умеренной и холодной зон северного полушария (Егорова, 1999). Общее соцветие из 15–30 колосков характерно для секции *Tuminenses* — наиболее примитивной по выбранному комплексу признаков.

3. Верхушки колосков расположены на разных уровнях → на одном уровне. Расположение верхушек колосков на одном уровне — достаточно редкое (видимо, вторичное) явление у изученных видов подрода. Этот признак характерен для видов секции *Praelongae*, за исключением *C. maximowiczii* и *C. suifunensis*.

4. Пестичные колоски расположены пучками по 2–6 → одиночные. Одиночное расположение пестичных колосков, очевидно, возникло в результате редукции их числа в пучке. Данный вектор-признак хорошо коррелирует с вектор-признаком 2. Расположение нижних колосков пучками по 2–6 характерно для секции *Tuminenses*, в остальных секциях колоски расположены в соцветии по одному.

5. Верхушечные колоски в числе (1)2–4 → верхушечный колосок всегда одиночный. Данный вектор описывает частный случай редукции соцветия в верхней части. Всегда единственный верхушечный колосок характерен для представителей секций *Forficulae* и *Praelongae*. У остальных изученных видов число верхушечных колосков может варьировать до 4, иногда (в секции *Tuminenses*) до 6.

6. Рыльца длинные, 4–7 мм дл. → короткие, менее 4 мм дл. Длинные рыльца, превышающие 4 мм, характерны для секций *Eglandulosae* и *Forficulae*. При адаптации к более холодным и засушливым условиям сформировались более короткие рыльца, менее 4 мм дл.

7. Носик мешочка двузубчатый, свыше 0.3 мм дл. → цельный, до 0.3 мм дл. Двузубчатый носик мешочка, превышающий 0.3 мм дл., характерен для секций *Eglandulosae* и *Forficulae*. Мешочки у представителей остальных секций имеют цельный носик до 0.3 мм дл. Данный вектор-признак строго коррелирован с вектор-признаком 6.

8. Зубцы носика 1.0–1.3 мм дл. → 0.2–0.7 мм дл. Сокращение длины зубцов носика представляет собой этап редукции двузубчатого носика. Зубцы носика 1.0–1.3 мм дл. характерны для секции *Eglandulosae*, более примитивной, чем секция *Forficulae*. Данный вектор-признак позволяет установить эволюционные отношения между двумя указанными секциями.

9. Мешочек без железистых волосков → покрыт желёзками. Мешочек, покрытый прозрачными или желтоватыми желёзками, характерен для представителей секции *Forficulae*. В остальных исследованных секциях мешочек без железистых волосков.

10. Пестичные колоски на длинных ножках, поникающие → на коротких ножках, не поникающие. Непоникающие пестичные колоски на коротких ножках, по-видимому, возникли на основе поникающих путем уменьшения длины ножки. Такие колоски характерны для представителей секций *Eglandulosae* и *Forficulae*, а также *Phacocystis* и *C. subspathacea* из секции *Temnemis*. У других представителей секции *Temnemis* проявляется полиморфизм по данному вектор-признаку.

11. Колосковые чешуи с коротким шипиком → без шипика. Данный вектор-признак определяет этап эволюции секции *Phacocystis*. Только для нее характерны колосковые чешуи без шипика. У представителей других секций колосковые чешуи заканчиваются на верхушке шипиком.

12. Кремнеземное тело всегда по 1 в клетке → сочетание 1–0 (переходное состояние). Данный вектор описывает случай редукции кремнеземного тела до промежуточного (переходного) состояния. Такое переходное состояние признака характерно для представителей секции *Praelongae* и *Eglandulosae*.

13. Кремнеземное тело 0–1 → всегда отсутствует. Отсутствие кремнеземного тела характерно для секции *Forficulae*.

14. Кремнеземное тело всегда по 1 в клетке → варьирует от 1 до 3. Данный вектор признак определяет эволюционные отношения между секциями *Temnemis* и *Phacocystis*, у которых идет увеличение числа кремнеземных тел от секции *Temnemis* и образование тел-спутников к секции *Phacocystis*.

Согласно полученной модели (рис. 4), общий предок всех изученных секций характеризовался единственным новым признаком по вектору 1 (двухрыльцевые столбики). Переход на следующий уровень включил возникновение двух уникальных синопоморфий — новых признаков по векторам 2 (сокращение числа общих колосков до 3–9) и 4 (переход от пестичных колосков, расположенных пучками, к одиночным колоскам). Эти два скоррелированных перехода определяют филогенетическое единство остальных секций подрода.

Вторая дивергенция определила расхождение двух групп: более крупной (в составе секций *Temnemis*, *Phacocystis* и *Praelongae*) и более мелкой (пара секций *Eglandulosae* и *Forficulae*). Дивергенция между ними затронула следующие эволюционные линии: при формировании более крупной группы — сокращение длины рылец до 4 и менее мм, а также формирование цельного носика. Формирование более мелкой группы (пара секций *Eglandulosae* и *Forficulae*) шло по пути укорочения длины пестичных колосков и редукции кремнеземного тела. Данная пара секций достаточно контрастная: секция *Eglandulosae* заметно примитивнее, совпадает по признакам с точкой дивергенции, поэтому может рассматриваться как прямая предковая группа для секции *Forficulae*. Формирование секции *Forficulae* происходило в направлении редукции числа верхушечных колосков до одного, а также возникновением уникальных новых черт строения (коротких зубцов носика мешочка и железистого опушения мешочка) и полной редукции кремнеземного тела.

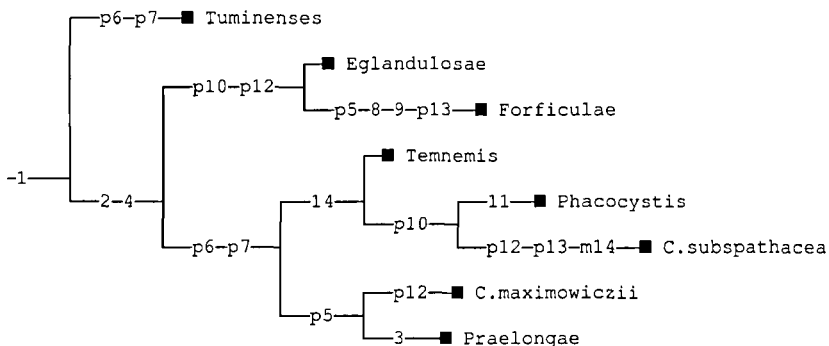


Рис. 4. Модель филогении подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex* во флоре Азиатской России

Дифференциация наиболее эволюционно продвинутых секций шла в двух эволюционных направлениях: от наиболее примитивной секции *Temnemis* (исключая *C. subspathacea*) по линии сокращения длины ножек пестичных колосков и увеличения числа кремнеземных тел от одного до трех — к секции *Phacocystis*. Внутри группы секция *Phacocystis* и *C. subspathacea* из секции *Temnemis* дифференциация шла по пути редукции кремнеземного тела к *C. subspathacea* и по пути увеличения числа кремнеземных тел — к секции *Phacocystis*. По линии выравнивания верхушек колосков в соцветии, редукции числа верхушечных колосков до одного и редукции кремнеземного тела к переходному состоянию (когда сочетается одновременное присутствие кремнеземного тела в одной клетке и его отсутствие в другой) — к секции *Praelongae*, включая *C. maximowiczii*.

В пределах подрода можно наметить несколько линий развития, объединяющих от одной до нескольких секций. Наши результаты дополнительно подтверждают возможные отдаленные филогенетические связи секции *Tuminenses*, *Temnemis* и *Phacocystis*. Согласно полученной модели филогении, *C. subspathacea* занимает обособленное положение от остальных видов секции *Temnemis*. По совокупности морфологических признаков *C. subspathacea* является самым продвинутым представителем секции, характеризующимся малоцветковыми колосками, чешуями без ости (лишь иногда с коротким шипиком на верхушке) и полной редукцией кремнеземного тела. Секция *Phacocystis* филогенетически связана с секцией *Temnemis*, является самой крупной секцией подрода и самой эволюционно продвинутой (Егорова, 1999; Кожевников, 2001). Анализ полученной модели филогении подрода *Kreczetoviczia* подтверждает необходимость выделения секции *Eglandulosae* из состава секции *Forficulae*.

Секция *Praelongae* наряду с такими эволюционно продвинутыми признаками, как наличие в соцветии только одного тычиночного колоска, сближенность колосков в верхней части стебля и расположение их у многих видов б. м. на одном уровне, наличие короткого носика у мешочка, характеризуется рядом примитивных черт. Эта секция достаточно гетеробатмична (Егорова, 1999). Согласно полученной модели филогении, значительную обособленность от секции *Praelongae* обнаруживает *C. maximowiczii*, для которого характерно расположение верхушек колосков на разных уровнях и наличие кроющих чешуй с остроконечием до 2.5 мм дл., что, видимо, свидетельствует о значительной примитивности вида по сравнению с остальными видами секции.

Основываясь на данных, полученных в результате анализа диагностических признаков, исследования ультраскульптуры поверхности плодов с помощью СЭМ, географиче-

ского распределения видов, филогенетического моделирования с помощью SYNAP, можно заключить, что подрод *Kreczetoviczia* рода *Carex* на территории Азиатской России включает три основные линии развития (от секции *Tuminenses*): 1) к секциям *Eglandulosae* и *Forficulae*; 2) к секции *Praelongae*; 3) к секциям *Temnemis* и *Phacocystis*.

ВЫВОДЫ

1. Подрод *Kreczetoviczia* рода *Carex* во флоре Азиатской России представлен 41 видом и подвидами, относящимися к шести секциям: *Tuminenses*, *Eglandulosae*, *Forficulae*, *Praelongae*, *Temnemis* и *Phacocystis*. Наиболее крупная секция *Phacocystis* представлена 27 видами и подвидами, которые объединяются в семь подсекций. На основании совокупности отличительных морфологических признаков, *C. doenitzii* выделен из секции *Forficulae* в новую монотипную секцию *Eglandulosae*.

2. Подтверждена таксономическая значимость следующих морфологических признаков в систематике подрода *Kreczetoviczia*: на уровне подрода — количество рылец, форма мешочка и плода, наличие или отсутствие развитого влагалища у кроющего листа; на уровне секции — количество пестичных колосков в пазухе кроющего листа, число колосков в соцветии; на уровне подсекции — число тычиночных колосков в соцветии, взаимное расположение колосков, форма и размеры колосков, количество цветков в пестичных колосках, плотность расположения мешочков в колосках, жизненная форма.

3. Выявлена высокая изменчивость половой специализации терминального колоска для многих видов из подрода *Kreczetoviczia*. Отклонение от типичного распределения пола верхнего колоска обычно сопряжено с аномалиями в строении простого колоска, цветка и плода.

4. Признаки ультраскульптуры поверхности плодов у видов подрода *Kreczetoviczia* рода *Carex* могут быть использованы для корректировки системы подрода и для дополнительного подтверждения самостоятельности видов.

5. Установлена дивергенция по наличию и числу кремнеземных тел: 1) формирование в клетках центрального кремнеземного тела и дальнейшее усложнение и увеличение количества кремнеземных тел, формирование тел-спутников; 2) упрощение структуры, в результате которой сформировались остальные два типа ультраскульптуры.

6. Анализ изменчивости морфологических признаков исследованных видов подтвердил близкое родство видов в группах *Tuminenses* — *Temnemis* — *Phacocystis*.

7. Хорологический анализ позволил установить, что видовое разнообразие подрода *Kreczetoviczia* во флоре Азиатской России сосредоточено в Сахалинской океанической и Маньчжурской континентальной провинциях (по 20 видов и подвидов, по 48.8 %). Также подрод богато представлен в Байкальской гемибореальной и Камчатской океанической — по 17 видов и подвидов (по 41.5 %).

8. Ареалы видов подрода *Kreczetoviczia* на территории Азиатской России разделены на 22 типа, объединенных в 10 хорологических групп. Наиболее многочисленной во флоре Азиатской России является восточноазиатская хорологическая группа, объединяющая 13 видов и подвидов.

9. В результате анализа диагностических признаков, исследования ультраскульптуры поверхности плодов с помощью СЭМ, географического распределения видов, филогенетического моделирования с помощью SYNAP, можно заключить, что подрод *Kreczetoviczia* рода *Carex* на территории Азиатской России включает три основные линии развития (от секции *Tuminenses*): 1) к секциям *Eglandulosae* и *Forficulae*; 2) к секции *Praelongae*; 3) к секциям *Temnemis* и *Phacocystis*.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Маклакова И.Н. О проблемах систематики и идентификации осок подрода *Kreczetoviczia* T.V. Egorova // Проблемы изучения растительного покрова Сибири / Материалы III Международ. науч. конф., посвящ. 120-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. Томск, 2005. С. 28.
2. Маклакова И.Н. Перспективы изучения систематики осок (род *Carex*) из подрода *kreczetoviczia* T.V. Egorova с помощью сканирующего электронного микроскопа // Перспективы развития и проблемы современной ботаники / Материалы I(III) Всероссийской молодеж. науч.-практ. конф. ботаников в Новосибирске. Новосибирск, 2007. С. 271–273.
3. Шеховцова И.Н. К систематике видов родства *Carex cespitosa* (*Cyperaceae*) // Образование, наука, инновации — вклад молодых исследователей / Материалы III (XXXV) Междунар. науч.-практ. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Кемерово, 2008а. С. 68–69.
4. Шеховцова И.Н. Идентификация гибридов *C. middendorffii* × *C. appendiculata* // Чтения памяти А.П. Хохрякова (1933-1998) / Материалы Всероссийской конф. Магадан, 2008б. С. 86–88.
5. Шеховцова И.Н. Морфология плодов некоторых представителей sect. *Phacocystis* подрода *Kreczetoviczia* T.V. Egorova, род *Carex* L.) во флоре Сибири // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений / Материалы конф., посвящ. памяти Р. Е. Левиной. Ульяновск, 2008в. С. 22–26.
6. Шеховцова И.Н. Морфологическая идентификация южносибирского вида *Carex erawensis* Kotojkj (*Carex*, *Cyperaceae*) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии / Материалы VII Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2008г. С. 393–397.
7. Шеховцова И.Н. Морфологические особенности плодов осок из секции *Praelongae* да *Carex* / Под ред. Н.П. Савиных и Ю.А. Боброва. Современные подходы к описанию структуры растения. Киров, 2008д. С. 307–312.
8. Шеховцова И.Н., Байков К.С. К систематике видов *Carex maximowiczii* и *C. suifunensis* (sect. *raelongae*, *Carex* L.) во флоре Российского Дальнего Востока // Чтения памяти А.П. Хохрякова 933-1986) / Материалы Всероссийской конф. Магадан, 2008а. С. 88–90.
9. Шеховцова И.Н., Байков К.С. Морфологическая изменчивость половой дифференциации колосков в соцветии видов рода *Carex* (подрод *Kreczetoviczia*, *Cyperaceae*) и аномальные варианты строения цветка // Вестник Томского гос. ун-та. 2008б. № 316. С. 196–200. (сценз.)
10. Shekhovtsova I.N. About problems of systematization and identification species *Carex* bgenus *Kreczetoviczia* T.V. Egorova (*Cyperaceae*) // Актуальні проблеми ботаніки та екології Материалы междунар. конф. молодых ученых. Киев, 2008. С. 129–130.

Подписано в печать 06.05.09. Формат 60×84¹/₁₆.
Объем 1,0 п. л. Тираж 100 экз. Заказ № 7.

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