

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ

УДК 582.948.

О.Д. Никифорова

O. Nikiforova

БОРЕАЛЬНЫЕ СЕКЦИИ РОДА MYOSOTIS L. И ИХ ГЕНЕЗИС

THE BOREAL SECTIONS OF THE GENUS MYOSOTIS L. AND THEIR GENESIS

Большинство ботаников род *Myosotis* L. понимают в объеме De Candolle (1846). Позднее M. Guerke (1897) род *Myosotis* включил в трибу *Lithospermeae* DC. и отличил данный род голыми блестящими плодами и скрученным в почкосложении венчиком. Следуя De Candolle, Guerke разделил род на пять секций, обособленных морфологически и географически.

Sect. 1. *Eumyosotis* DC. Эремы без придатка (карункулы). Венчик со сводиками в зеве, тычинки и столбик не выставляются из трубки венчика. Представлена большей частью бореальными видами Голарктического царства и видами Северной Африки.

Sect. 2. *Exarrhena* DC. Эремы без карункулы. Венчик со сводиками в зеве, тычинки и столбик сильно выставляются наружу. Представлена субтропическими видами Австралии и Новой Зеландии, Южной Африки и Южной Америки.

Sect. 3. *Gymmyosotis* DC. Эремы без карункулы. Венчик без сводиков в зеве, тычинки и столбик выставляются наружу. Представлена субтропическими видами Австралии и Новой Зеландии.

Sect. 4. *Strophlostoma* (Turcz.) DC. Эремы эллиптические, с мясистой карункулой. Венчик со сводиками в зеве. Тычинки и столбик не выставляются наружу. Представлена бореальными и субтропическими по происхождению видами Кавказа и Передней Азии.

Sect. 5. *Phylocephalum* Boiss. Эремы трехгранные, со слабо выраженной карункулой. Венчик со сводиками в зеве. Тычинки и столбик не выставляются наружу. Монотипная, представлена однолетним видом Северного Кавказа.

Секции 4 и 5 признаются за самостоятельные роды *Strophlostoma* Turcz. и *Trigonocaryum* Trautv. как имеющие особую морфологию эремов. Секции 2 и 3 также резко обособлены наличием сильно выставляющихся из трубки венчика тычинок и столбика, а секция *Gymmyosotis* – отсутствием сводиков в зеве. Обе секции свойственны Южному полушарию – Австралии, Новой Зеландии и

южным частям Африки и Америки и также заслуживают выделения в самостоятельные роды. В пользу самостоятельности родов можно привести морфологические отличия пыльцевых зерен секций De Candolle. Палинологические исследования, проведенные немецкими ботаниками (Grau, Leins, 1968) показывают, что пыльцевые зерна видов рода *Myosotis* s.l. Северного и Южного полушария имеют разные морфологические признаки. Так, у австралийских видов секции *Exarrhena* крупные округло-овальные или округло-эллипсоидальные 4–5-бороздно-оровые пыльцевые зерна размером 15–20 м. Бореальные евроазиатские и североамериканские виды секции *Eumyosotis* имеют мелкие, коконообразные, суженные в средней части 3-бороздно-оровые пыльцевые зерна размером 7–8 м. Существенные морфологические особенности цветка и пыльцевых зерен дают основания признать секции De Candolle за самостоятельные роды и объединить их в особую трибу *Myosotideae* Reichenb., как предлагал М.Г. Попов (1949). Состав трибы *Myosotideae* исследователями трактуется по-разному (Попов, 1953; Григорьев, 1964), но авторы, исследовавшие пыльцу (Аветисян, 1956), анатомию плода (Федосеева, 1935, 1963) едины в том, что данная триба является самостоятельным таксоном, который обособлен от других триб семейства *Boraginaceae* Juss. Мы представляем трибу *Myosotideae* в следующем объеме:

Tribus *Myosotideae* Reichenb. 1857, Icon. Fl. Germ. 18 : 70: 1. gen. *Myosotis* L.; 2. gen. *Strophostoma* Turcz.; 3. gen. *Trigonocaryum* Trautv.; 4. **gen. *Exarrhena* (DC.) O. Nikiforova stat. et comb. nov.** (Gen. *Myosotis* Sectio *Exarrhena* DC. 1846, Prodr., 10 : 111); 5. **gen. *Gymnomyosotis* (DC.) O. Nikiforova. stat. et comb. nov.** (Gen. *Myosotis* Sectio *Gymnomyosotis* DC. 1846, Prodr. 10 : 111).

Род *Myosotis* мною ограничен бореальной секцией *Eumyosotis* DC., которая включает растения с брахиморфным голубым венчиком, со сводиками в зеве, с пыльниками и столбиком, большей частью заключенными в трубке венчика, эремами без карункулы, коконообразными, суженными в экваториальной части пыльцевыми зернами, реже – эллипсоидальными (у однолетних европейских видов). Род *Myosotis* насчитывает около 100 видов, основной ареал которых находится в бореальной области Северного полушария, охватывает Европу, Северную и Переднюю Азию, северную часть Атлантического и Тихоокеанского побережий Северной Америки.

Всем известные бореальные виды *Myosotis* поражают морфологическим единообразием венчика и формой эремов, играющими в систематике *Boraginaceae* ведущую роль. Но за внешним сходством венчика и обликом растений скрываются существенные морфологические различия формы чашечки и её опушения, формы корневищ, морфологии эремов, а особенно формы площадки прикрепления эрема к гинобазису (ареолы). Все эти признаки являются диагностическими для внутривидовой систематики рода. Исследования Т. Vestergren (1938), затем немецкого ботаника J. Grau (1964) убедительно показали важность для систематики рода такого диагностического признака, как форма ареолы эремов. Сборная группа видов комплекса *M. alpestris* K.F. Schmidt была

разделена по этому признаку на две морфологически и генетически обособленные группы: на виды родства *M. alpestris*, имеющие эллиптические ареолы с боковыми кавеями¹ и виды родства *M. sylvatica* Hoffm., для которых характерны почковидные ареолы без боковых кавей. Кроме морфологического отличия ареол, Grau выявил, что обе группы имеют разное основное число хромосом. Виды родства *M. alpestris* имеют $n=12$, а *M. sylvatica* $n=9, 11$. Изучение рода *Myosotis* Сибири и Дальнего Востока (Никифорова, 1997, 1998) подтвердило важность данного морфологического признака для систематики рода.

Глубоко продуманную систему рода *Myosotis* предложил Попов (1953) во Флоре СССР. В дальнейшем авторы и составители региональных флор и монографических конспектов (Riedl, 1967; Grau, 1978; Доброчаева, 1976; Попова, 1976) придерживались его системы, не внося заметных коррективов в неё. В своей системе Попов использовал два важных систематических признака – форму и характер опушения чашечки цветка. В результате в роде им выделено два ряда – *Palustres* и *Sylvaticae* – с многолетними видами и два ряда – *Litorales* и *Arvenses*, – состоящие только из однолетних видов.

В данной статье обсуждение будет касаться систематики только многолетних видов, так как однолетние мною рассматриваются как производные многолетних, т.е. они являются позднейшими образованиями, большая часть их имеет особый ареал и происхождение, что не является предметом нашего обсуждения в данной статье.

Итак, после выхода Флоры СССР накопился огромный материал, касающийся видов рода *Myosotis*. Описано около 20 новых видов из Западной Европы, Передней Азии, Сибири и Дальнего Востока. Восстановлены виды, ранее считавшиеся синонимами *M. alpestris* и *M. sylvatica*. Изменение границ рода повлекло изменение ранговых соотношений в системе рода. Накопились новые данные, касающиеся морфологии эремов и пыльцевых зерен. Это дало возможность усовершенствовать систему рода, предложенную Поповым во Флоре СССР.

С нашей точки зрения, основными диагностическими критериями для деления рода на секции являются признаки цветка (форма и опушение чашечки) и эрема (форма ареолы). Важно отметить, что морфология цветка находится в полной корреляции с морфологией эремов, и это касается всех триб *Boraginaceae*. Те отклонения, которые часто встречаются в предложенных системах *Boraginaceae*, где в состав одной трибы включаются роды, резко отличные между собой по признакам цветка и плода, не имеющих коррелятивной зависимости, нужно расценивать как указание на искусственный характер трибы или рода. Например, род *Trigonocaryum* во Флоре СССР включен в трибу Анхузовые. Е.М. Аветисян (1956) доказала, что по морфологии пыльцевых зерен он родственен *Myosotideae*. Анатомо-карпологические исследования (Федосеева, 1963) полностью подтверждают выводы, сделанные Аветисян.

Ниже мною предлагается секционное деление части рода *Myosotis*,

1 – Кавея (латинское *cavea* – углубление, выемка).

включающей только многолетние виды.

Genus *Myosotis* L. 1753, Sp. Pl. : 31; *Myosotis* Sect. *Eumyosotis* DC. Prodr. 1846, 10 : 105; *Myosotis* subgen. *Eumyosotis* DC. Попов, 1953, Фл. СССР, 19 : 363.

Typus: *M. scorpioides* L.

Sect.1. *Myosotis* – ser. *Palustres* M. Pop. ex H. Riedl, 1967, in Rech. f. Fl. Iran. 48 : 257; *Eumyosotis* ser. *Palustres* M. Pop. 1953, Фл. СССР, 19 : 363, descr. ross.

Typus: *M. scorpioides* L.

Мезофильные зеленые растения с длинным ползучим корневищем. Чашечка опушена короткими прямыми прижатыми волосками, с короткими, на $\frac{1}{3}$ и менее надрезанными широкотреугольными зубцами. Эремы килеватые, ареола треугольная, без кавей, n=11.

Sect. 2. *Sylvaticae* (M. Pop. ex H. Riedl) O. Nikiforova, comb. et stat. nov. – Ser. *Sylvaticae* M. Pop. ex Riedl, 1967, in Rech. f. Fl. Iran. 48 : 258 – Ser. *Sylvaticae* A. *Eusylvaticae* M. Pop. 1953, Фл. СССР, 19 : 373, descr. ross.

Typus: *M. sylvatica* Hoffm.

Мезофильные зеленые нежные лесные растения с длинным ползучим корневищем. Чашечка густо опушенная седоватыми многочисленными прямыми и длинными крючковидными волосками, почти до основания надрезана на ланцетно-линейные зубцы. Эремы узкоэллиптические, слабо килеватые, ареола почковидная, без кавей, n= 9.

Sect. 3. *Alpestris* (T.N. Pop.) O. Nikiforova comb. et stat. nov. – Ser. *Alpestris* T.N. Pop. 1976, Новости сист. высш. раст. 13 : 224. – Ser. *Sylvaticae*, B. *Alpestris* M. Pop. 1953, Фл. СССР, 19 : 376, descr. ross.

Typus : *M. alpestris* K.F. Schmidt.

Седовато-зеленые ксеро- и криофильные растения с коротким корневищем с многочисленными мочками. Чашечка густоопушенная седыми длинными оттопыренными прямыми и серповидными, отчасти слабо крючковатыми волосками, на $\frac{3}{4}$ надрезана на широколанцетные зубцы. Эремы широкоэллиптические, без кия, ареола эллиптическая, с боковыми кавеями, n=12.

Наиболее широко распространены виды секции *Alpestris*. Ареал секции почти полностью очерчивается границами рода (за исключением Атлантического побережья Северной Америки). В Евразии один вид секции проникает на юг, вглубь азиатского континента, где произрастает в горных условиях Пакистана. Секция насчитывает 28–29 видов, как широко распространенных, так и узко эндемичных, произрастающих в горах Европы, Северной и Передней Азии, Кавказа; 1 вид встречается в горах северной части Тихоокеанского побережья Северной Америки. В отличие от других видов рода, представители этой секции – ксеро- и криофильные растения, приспособленные к наиболее суровым экологическим условиям. Они произрастают в тундрах арктического побережья Северного Ледовитого океана, в субальпийском и альпийском поясах гор, степи и лесостепи. Наибольший полиморфизм характерен для горных видов Европы, Кавказа, Средней Азии и Сибири. Напротив, равнинные виды этой секции

обладают устойчивыми морфологическими признаками.

Секция *Sylvaticae* представлена 18 видами, её представители по своей экологии тесно связаны с лесными, чаще горными сообществами. Ареал секции охватывает Евроазиатский континент и северную часть Атлантического побережья Северной Америки. Границы секции значительно уже, чем секции *Alpestres*. Так, её южная граница проходит на широте Канарских островов, далее в восточном направлении граница сдвигается к северу и идет по северной части Турции и северо-западного Ирана, заходит на Кавказ вдоль северных отрогов Главного Кавказского хребта. В Восточной Европе и Азии граница резко сдвигается к северу и далее по горам Южной Сибири доходит на север до Станового нагорья, где восточным форпостом является 118° в.д. После разрыва в ареале в 2000 км на Сахалине появляется *M. sachalinensis* M. Pop. – вид секции *Sylvaticae*, слабо отличающийся от европейской *M. sylvatica*. В Западной Европе виды секции с длинной трубкой венчика, родственные *M. decumbens* Host., заходят за пределы полярного круга и широко распространены на Скандинавском п-ове, далее по северу – в Восточной Европе. В Сибири имеются лишь изолированные и единичные местонахождения длиннотрубчатой *M. pseudovariabilis* M. Pop. Из 18 видов секции 11 видов сосредоточены в западной части ареала – в средневропейской флоре. В Сибири и на Дальнем Востоке произрастают 5 видов, большинство их связано с горными системами.

Виды типовой секции рода *Myosotis* наиболее обособлены от остальных секций рода, они отличаются характером опушения и формой чашечки, а также формой эрема и ареолы. Это наиболее мезофильные и нежные растения. Они обитают в лесной зоне, экологически связаны только с избыточно увлажненными местообитаниями. Секция *Myosotis* представлена двумя многолетними видами: узким эндемиком Южной Европы – *M. rehsteineri* Wartm. и широко распространенным полиморфным *M. scorpioides* s.l. с неясно отграниченными морфологическими и кариологическими расами: *M. nemorosa* Bess., *M. praecox* Huleph., *M. lamotiana* (Br.-Bl. ex Chass.) Grau, *M. margaritae* Stepankova и др.

Наибольший полиморфизм *M. scorpioides* обнаруживает в Западной Европе, особенно в горной её части. Так, детальное исследование вида в Польше (Sychova, 1974, 1975), Чехословакии (Myzianty, 1976; Przywara, 1986–1987; Stepankova, 1993) выявило, что в горах и на равнинах произрастают расы, имеющие разную плоидность. В горах обитает кариологическая раса с $2n=22$, в равнинной части – полиплоидные расы с $2n=44, 66$. Анализ данных показывает, что диплоидные расы сохранились в той области Альп и Карпат, которые являются рефугиумами ледниковой эпохи. На территории Сибири *M. scorpioides* представлен морфологически стабильной диплоидной расой $2n=22$, на что указывают известные хромосомные числа из двух географически и полюсно разных точек ареала (плато Путорана и Восточный Саян). Секция имеет наиболее узкий ареал по сравнению с другими. Западная, северная и южная границы сходны с таковыми секции *Sylvaticae*, но имеется ряд особенностей.

На севере виды секции *Myosotis* заходят за пределы полярного круга в

Европе и Западной Сибири, где распространены более широко, чем виды секции *Sylvaticae*. Южная граница секции проходит севернее, чем секции *Sylvaticae*. Так, в Африке и в Передней Азии многолетние виды секции *Myosotis* отсутствуют, а в Европе границей являются отроги Северного Главного Кавказского хребта, где они встречаются очень редко. Виды секции произрастают в северо-восточной части Северной Америки, по всей Европе, Сибири. Восточным форпостом распространения в Сибири является р. Лена на широте г. Якутска, здесь граница резко обрывается и далее, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, многолетние виды секции полностью отсутствуют. Уместно задать вопрос, почему вид, обладающий широкой адаптивной способностью к водному и температурному режиму лесных сообществ, на востоке встретил непреодолимую преграду на пути своего распространения? Ведь условия для существования лесных сообществ Дальнего Востока сходны с таковыми Западной Европы, где *M. scorpioides* образует множество морфологических рас.

Как указывалось выше, секция *Myosotis* по систематическим признакам стоит особняком в роде *Myosotis*, но обнаруживает удивительное родство с видами субтропического восточно-азиатско-гималайского рода *Trigonotis* Stev. Характер опушения чашечки и листьев и наличие длинных тонких апигогенных корневищ морфологически сближают эти роды.

Анализ ареала рода *Trigonotis* показал, что этот субтропический род включает около 60 видов, его ареал является типичным для представителей флоры Гинкго, характер распространения которых подробно рассматривается в работах Попова (1927а, 1949). Ареал рода охватывает южную часть Дальнего Востока, где западной границей являются прибрежные луга низовий р. Аргунь Читинской области. Распространение одного вида, *T. myosotideae* (Maxim.) Maxim., простирается на север до широты г. Якутска. На востоке ареал *Trigonotis* охватывает Японию, где отмечено 6 видов, затем идет по всей территории Китая, (обходя пустыни Монголии и Китая) и далее в Гималаи до границы Северного тропика. Из 60 видов рода 50 видов сосредоточено в юго-западном Китае и Гималаях. Важно отметить, что виды рода в южных широтах произрастают в горных условиях на высоте 3000–4000 м над у.м., там находится их экологический оптимум водного и температурного режима. Род *Trigonotis* включает мезофильные зеленые, негусто опушенные травы, произрастающие во влажных лесах или на влажных лугах. Это растения с брахиморфным незабудковым венчиком, со сводиками в зеве, но, в отличие от *Myosotideae*, венчик не скручен в почкосложении. Эремы как и у рода *Myosotis*, с тонким нежным перикарпом, гладкие, блестящие, но форма их иная – тетраэдрически-треугольная. Исследованиями автора статьи с помощью сканирующего электронного микроскопа установлено, что у рода *Myosotis* на поверхности эремов нет никаких выростов и образований, поверхность перикарпа однородная и гладкая. На внешней поверхности эремов у видов *Trigonotis* обнаружены шиловидные видоспецифичные выросты верхнего эпидермиса перикарпа. Форма эремов тетраэдрически-треугольная, с острой верхушкой, с узкокрылатыми боками, сходящимися на брюш-

ной стороне в виде острого кия. К гинобазису прикрепляется с помощью маленькой ножки, хотя в юго-западном Китае имеются виды, по форме эремов и их прикреплению к гинобазису близкие к *Myosotideae*.

С другой стороны бореальный род *Myosotis* имеет явное и близкое родство с субтропическими родами Южного полушария *Gymnomyosotis* и *Exarrhena*, в которых проявляются генетические связи с южноафриканской флорой Вельвичии. Виды очерченной нами трибы *Myosotideae* распространены на юге Австралийского континента, в Новой Зеландии, на крайнем юге Южной Африки и Южной Америки. Изолированные местонахождения родов этой трибы имеются в северной части Африки. Триба *Myosotideae*, в частности ее род *Myosotis*, широко распространена на просторах Евразийского континента. Особенности ареала несомненно указывают на древний возраст трибы *Myosotideae*. Существование довольно близких родов на столь отдаленных континентах предполагает наличие родственных отношений в очень далеком прошлом. В семействе *Boraginaceae*, пожалуй, это одна из немногих триб, указывающая на столь древний ее возраст. Можно предположить, что роды трибы возникли в период, когда Африка, Австралия и Южная Америка представляли единый континент.

Все растения Южного полушария трибы *Myosotideae* несут черты ксероморфности из-за густого седоватого опушения листьев, стеблей и чашечки. Опушение чашечки состоит из б.м. грубых жестких прямых и крючковатых волосков. Корневище длинное, б.м. утолщенное, стебли многочисленные, грубые, у основания полуодревесневающие. Кроме этого, цветки видов длиннотрубчатые (трубка венчика значительно превышает длину чашечки).

У бореальных видов, за исключением родства *M. decumbens* секции *Sylvaticae*, трубка обычно короче или равна длине чашечки. Это большей частью нежные, мезофильные или ксеромезофильные растения, опушенные мягкими прямыми или крючковатыми волосками.

Род *Trigonotis*, по-видимому, был широко распространён по всей области умеренно-субтропической тургайской флоры, в том числе и палеогеновой Арктики. Доказательством тому служит присутствие признаков тригонотисовых у многочисленных молодых по возрасту и вторичных по происхождению брахивенчиковых родов семейства *Boraginaceae*, которые в настоящее время большей частью обычны в бореальной области Северного полушария, а также в Древнем Средиземье Старого и Нового Света. По аналогии с распространением современной, ныне процветающей секции *Alpestres* рода *Myosotis*, можно допустить, что род *Trigonotis* был обильно представлен в третичных лесах. В настоящее время на огромном Евразийском континенте Бореального царства виды секции *Alpestres*, представляющие агрегат близких видов, обильны в тундрах, равнинах, степях, горах, занимая разные высотные и экологические ниши. Их цветение можно наблюдать практически в одни сроки и на западе, и на востоке. Примерно такая же картина, наверное, наблюдалась в третичный период, когда апогея в своем распространении достигал род *Trigonotis*, представитель тургайской флоры, сохранившийся в наше время лишь в широколиственных лесах Дальнего Востока,

Японии и Китая.

Труднее объяснить связь бореального рода *Myosotis* с южносубтропическим родом *Exarrhena*, произрастающим ныне в Австралии, Новой Зеландии, Южной Африке и Южной Америке. Характер распространения данного рода в Южном полушарии указывает на очень древний возраст трибы *Myosotideae* в семействе *Boraginaceae*. Наличие особых, но генетически тесно связанных родов трибы на континентах, которые с поздней юры и раннего мела (160–140 млн. лет) начали отделяться от некогда единого материка Гондваны, остается необъяснимым до сих пор. По данным Л.П. Зоненшайн и А.М. Городницкого (1977), с поздней юры становятся самостоятельными Южно-Американский, Африканский и Австрало-Антарктический континенты, на которых произрастают обсуждаемые выше родственные группы видов.

Анализ сравнительно немногочисленного гербарного материала по брахивенчиковым *Boraginaceae* из Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии, имеющегося в Гербариях нашей страны, показывает, что наиболее древним типом соцветия брахивенчиковой линии эволюции является рыхлое олистенное соцветие. Такой тип соцветия отмечен для большинства видов рода *Trigonotis*, а также для *Gymnomyosotis spatulata* (Forst.) O.Nikiforova, **comb. nov.** (= *Myosotis spatulata* Forster, 1786, Fl. Ins. Austral. Prodr. : 62.) из Новой Зеландии и *Exarrhena albiflora* (Banks et Soland.) O. Nikiforova, **comb. nov.** (= *Myosotis albiflora* Banks et Soland. in Hook. f., Fl. Antarct., 1847, 2 : 329.) из Южной Америки. Кроме того, для упомянутых видов характерен тригонотисовый тип опушения чашечки и листьев. Это указывает на то, что, возможно, предковыми типами обеих триб *Trigonotideae* и *Myosotideae* явились одни и те же исходные тропические лигностные группы.

По мнению Попова (1983), семейство *Boraginaceae* является продуктом гибридизации тропических лигностных семейств *Cordiaceae* (близкородственного *Boraginaceae*) и *Solanaceae*, явные признаки которых наблюдаются в роде *Trichodesma* семейства *Boraginaceae*. В результате гибридизации образовалось то многообразие типов цветка, которое существует в семействе, в том числе и брахивенчиковые *Myosotideae*, к которым относятся исследуемые нами роды.

В монографии о роде *Eremostachys* Bunge Попов (1940) допускал одновременное возникновение в палеогене двух травянистых родов губоцветных: одного в северном полушарии, мезофильного, относящегося к флоре Гинкго (*Lamium-Phlomidopsis*), другого – в Южном полушарии, во флоре Вельвичии, ксерофильного (*Leonotis*). Явлением того же порядка следует считать также одновременное параллельное появление в трибе *Trigonotideae* рода *Trigonotis* в северном полушарии и в трибе *Myosotideae* – родов *Exarrhena* и *Gymnomyosotis* в Южном полушарии.

В настоящее время роды *Exarrhena* и *Gymnomyosotis* имеют явно реликтовый ареал, находки видов этих родов немногочисленны, особенно в Южной Америке и Южной Африке. На мой взгляд, данные роды формировались как ксеромезофильные элементы полуоткрытых растительных группировок саванного

типа умеренной субтропической зоны Южного полушария, поэтому в основе своей несут ксероморфные признаки: сизовато-сероватое опушение растений, грубоватые стебли, наличие грубоватых прямых и крючковатых волосков на чашечке. Жаркий и сухой климат большей части Африканского и Австралийского континентов способствовал сохранению и развитию пустынных типов флоры Вельвичии и полному вымиранию или переходу в реликтовое состояние тех элементов, которые требовательны к влажным или избыточно влажным условиям произрастания. К таким элементам из *Boraginaceae* относятся два реликтовых брахивенчиковых рода с отличной от *Myosotideae* морфологической структурой плода: *Myosotidium*, произрастающий на сырых и влажных местообитаниях на о-вах Чатем, и род *Selkirkia* на о-вах Хуан-Фернандес.

Следующая группа, которая имеет североафриканский и средиземноморский тип ареала, находится в близком родстве с субтропическим родом Южного полушария *Exarrhena*. По габитусу, опушению и, главное, по широкоотреугольной форме ареолы эрема к роду *Exarrhena* близка *Myosotis azorica* H. Watson, произрастающая на Азорских островах. Это невысокие (20–25 см) сильно кустистые растения с длинным шнуровидным корневищем и многочисленными верхушечными соцветиями, при основании которых имеется лист, что не характерно для бореальных видов рода *Myosotis*. Чёрно-фиолетовая окраска цветков также отличает *M. azorica* от бореальных сородичей, при этом в опушении чашечки преобладают крючковатые волоски, столь характерные для видов *Exarrhena* Австралии и Новой Зеландии. Известные факты родственных отношений флористических элементов Канарских и Азорских островов к флоре Южной Африки привлекали “внимание ботаников-географов давно (Энглер, Christ). Названные авторы привели массу примеров того, что в Европейской флоре, а также во флоре Северной Африки, Западной Азии, т.е. в пределах Средиземноморской области имеется много растений с явно африканскими, часто капскими корнями. Для всех средиземноморских циклов характерно наличие родственных групп в Южном полушарии, особенно в Капской области Африканского континента, затем в их ареале появляется более или менее широкий разрыв, соответствующий Тропической Африке, и снова они встречаются лишь в северной части Африканского континента или даже прямо в Европе или Передней Азии.” (Попов, 1958, стр. 209).

Действительно, после огромного разрыва в ареале многолетние виды трибы *Myosotideae*, принадлежащие роду *Myosotis*, появляются в Северной Африке и прилегающих к ней с северо-запада островах. Особого анализа заслуживает группа видов рода *Myosotis* со средиземноморским типом ареала, которые, с одной стороны, по ряду признаков тяготеют к субтропическому роду *Exarrhena* Южного полушария, с другой – несут признаки бореального рода *Myosotis*. К ним относятся *M. olympica* Boiss., *M. cyanea* Boiss. et Heldr., *M. lithospermifolia* (Willd.) Hornem., произрастающие в Передней Азии, Италии и Балканах.

Их таксономический ранг оценивается систематиками по разному. Например, *M. cyanea* до сих пор не признают самостоятельным видом и выделяют в качестве подвида *M. sylvatica* Hofm. (J. Grau, H. Merxmuller, 1972),

а *M. olympica* помещают в группу видов близкого родства *M. alpestris* (Хохряков, 1993). Это вызвано тем, что, с одной стороны, ксероморфный облик и наличие в опушении чашечки прямых или полукрючковатых волосков, а также многостебельность роднит вышеупомянутые виды с видами секции *Alpestris*, с другой стороны, длинное корневище, присутствие в опушении многочисленных мягких крючковатых волосков (*M. cyanea*) или грубых, б.м. редких (*M. litospermifolia*) сближает их с видами секции *Sylvaticae*. Отсюда появляются трудности в определении видов. Все они имеют сходную морфологию эремов, они килеватые, узкоэллиптические; ареолы широко- или почковидно-эллиптические, расположенные на брюшной стороне, с длинными, опоясывающими боковыми кавеями. Важно отметить характер прикрепления эремов к гинобазису у родственных видов данной группы. У большинства видов рода *Myosotis* эремы прикрепляются к гинобазису основанием, ареола находится у основания эрема. У обсуждаемых видов ареола расположена на брюшной стороне эрема, что указывает на их самостоятельность и обособленность как от лесных видов секции *Sylvaticae*, так и от мезокриофильных видов секции *Alpestris*. К той же группе родства мы относим удивительную и уникальную находку А.П. Хохрякова (1993) из Аджарии. Описанный им вид *M. radix-palaris* A. Khokhr. имеет морфологию и биологию, отличную от видов секции *Alpestris*, к которому отнесен этот вид. Действительно, по форме ареолы эремов, в частности, по наличию боковых кавей он сходен с видами секции *Alpestris*, но форма эремов килеватая, как у видов секции *Sylvaticae*. Хохряков обратил внимание на промежуточность морфологических признаков вида и отметил, что аджаро-лазистанский эндемик *M. radix-palaris* отличается как от видов родства *M. alpestris*, так и от *M. sylvatica*. Ксероморфный облик, наличие длинного стержневого корневища, длинных крючковатых волосков в опушении чашечки сближает его с видами, имеющими средиземноморский тип ареала.

M. radix-palaris, как и другие виды средиземноморского цикла, является выраженным мезоксерофитом, произрастает на щебнистых и скальных обнажениях, но вблизи лесной полосы. Его можно отнести к эфемероидам, так как растение начинает цвести уже в конце зимы (конец февраля), полного цветения достигает в конце марта – начале апреля, к середине лета цветоносные стебли полностью засыхают. Биологические особенности вида доказывают его реликтовую природу.

В своих исследованиях и построениях я опиралась на идеи, выдвинутые Поповым (1927а, 1927б), но до сих пор большинством исследователей не принятые. Основополагающими являются следующие:

1. На Земле существуют две противоположные тенденции существования природных условий: с одной стороны, мезофильная, высшим выражением которой в растительности является смешанный лес так называемого третичного типа, с другой – ксерофильная, которой в её максимуме соответствует пустыня с открытыми ассоциациями ксерофитов и эфемеров.

2. Этим крайним экологическим антиподам соответствуют различные по

генезису флоры, из которых одна, начиная с мела, развивалась в мезофильных (лугово-лесных), другая – в крайне ксерофитных (пустынных) условиях жизни. Обе генетически, по всей вероятности, должны быть выведены в своих первичных основах, из растительности тропического пояса.

По реликтовым маркерам, удивительным образом сохранившихся с древнейших времен мезофильную флору Попов предлагает называть флорой Гинкго, вторую – флорой Вельвичии. Две флоры – флора Гинкго и флора Вельвичии – существовали как самостоятельные обособленные комплексы с древнейших времен и места произрастания современных родов *Ginkgo* и *Welwitschia* указывают на области развития соответствующих флор. Флора Гинкго как реликтовая в настоящее время сохранилась в Китае (отчасти в Северной Америке), но в палеогене она имела наибольшее развитие в циркумполярной суши Северного полушария, откуда она была оттеснена наступившим охлаждением у полюса к югу – в Китай, Японию, Северную Америку, в Малую Азию, на Балканский п-ов. Для неё характерно то, что её обмен таксонами с Америкой идет через восточный край Евразии (например, сибирско-американский род *Mertensia* из *Boraginaceae*). Флора Гинкго по своей природе была умеренно-субтропической лесной флорой, которую Попов отчасти отождествлял с арктотретичной флорой Энглера и третичной Тургайской флорой А.Н. Криштофовича (1955). Флора Вельвичии имеет в настоящее время свой центр или главную область развития в Южной Африке, отчасти к северу от экватора в стране Сомали, на острове Сокотре, в Эритрее. Это по преимуществу африканская флора. Её обмен таксонами с Америкой идет через западный край Евразии или через западный край Африки.

3. Флоры Гинкго и Вельвичии более или менее резко разделялись третичным Средиземным морем (Тетисом), одна развевывалась к югу от него, другая – преимущественно к северу.

4. Эти две флоры присутствуют на всех материках, во всех частях Света. Основной причиной взаимообмена флор явились начавшиеся в конце третичного периода глобальные по масштабу орографические процессы, изменившие облик Земли, повлекшие за собой глобальные изменения климатических и, соответственно, экологических условий жизни для растений. Этот же период характеризуется значительной редукцией Тетиса, смыканием южных континентов с северными. Новые экологические условия породили не менее громадные по масштабу формообразовательные гибридационные процессы, которые возникли в местах контакта мезофильной флоры Гинкго и ксерофильной флоры Вельвичии, это привело к образованию новых таксонов: родов, секций и даже семейств.

5. Главной ареной, где развевывались гибридационные процессы, была область Древнего Средиземья. Процесс исчезновения Тетиса привел к тому, что восточная часть Древнего Средиземья, освободившаяся из под вод Тетиса, превратилась в обширную ксерофильную область. Сюда смещались с севера элементы флоры Гинкго, а с юга заселяли ксерофильные представители южно-африканской флоры или ее потомки. В результате этого гигантского по масштабу

и быстротечного по геологическим оценкам времени, процесса гибридизации который Попов сравнивает лишь с образованием покрытосеменных в мелу, сформировалась новая флора, в составе которой большая часть элементов и таксонов несет генетические и морфологические признаки как мезофильной флоры Гинкго, так и ксерофильной флоры Вельвичии.

Как шел этот процесс и как в результате гибридизации происходило образование новых таксонов, Попов блестяще показал при анализе древнесредиземноморского рода *Cicer* L. (Попов, 1929), позднее – рода *Eremostachys* (Попов, 1940). Проведя тонкий морфологический, ареалогический и флорогенетический анализ рода *Cicer*, Попов доказывает его гибридогенную природу. С одной стороны, род имеет ближайшее родство с гинкговским родом *Vicia* L., вместе с которым его включают в трибу *Viceae*, с другой, род *Cicer* тесно связан со средиземноморским родом *Ononis*, в свою очередь находящимся в тесном родстве с южноафриканской ксерофильной трибой *Genisteae*.

Анализ работ, сопоставление моих собственных исследований показывает, что до сих пор нет более доказательного, точного, логически продуманного объяснения происхождения среднеазиатской флоры, её родов, в том числе и семейства *Boraginaceae* (Попов, 1983). Именно на основе анализа морфологических признаков триб и родов Попов доказывает полифилетическое и гибридное происхождение основных триб *Boraginaceae*. Используя свой флорогенетический метод, ученый наметил только основные направления эволюции семейства *Boraginaceae*, показал методы исследования для выяснения истинной картины происхождения родов семейства.

Изучение мною систематики бореального рода *Myosotis*, а также родов, включаемых в трибу *Myosotideae*, подтвердило правоту идей Попова о гибридном происхождении большинства современных родов семейства *Boraginaceae*, в том числе евразийского рода *Myosotis*, история происхождения которого представлена автором читателю.

Бореальный род *Myosotis* обнаруживает явные родственные связи с субтропическим по происхождению гинкговским родом *Trigonotis*, на что указывают морфологические признаки типовой секции *Myosotis*. С другой стороны, он имеет прямые родственные связи с субтропическим родом *Exarrhena* Южного полушария. Анализ морфологических признаков показывает, что тригонотисовыми признаками в роде *Myosotis* являются мезофильность растений, опушение из коротких прижатых волосков, длинные тонкие корневища, длинночерешковые прикорневые листья, малостебельность и форма пыльцевых зёрен (коконообразная, постепенно суженная в средней части). Напротив, такие признаки, как ксероморфность растений, тип соцветия, сидячие стеблевые листья, наличие в опушении крючковатых, серповидных и оттопыренных прямых седых волосков, форма эрема и характер его прикрепления к гинобазису – характерные признаки видов рода *Exarrhena*. Распределение основных морфологических признаков в родах *Trigonotis* и *Exarrhena* и по секциям в роде *Myosotis* показано в таблице. Проявление в роде *Myosotis* признаков двух генетически и географически удалённых

Таблица

Сравнительные морфологические признаки родов *Trigonotis* и *Exarrhena* и бореальных секций рода *Myosotis*

Морфологические признаки	Внешний облик	Опушение чашечки	Форма корневидца	Форма эремов и ареолы
Род <i>Trigonotis</i>	Мезофильные нежные растения	Волоски короткие, прямые, прижатые, редкие	Длинное ползучее эпиогенное	Эремы треугольно-тетраэдрические
Sect. <i>Myosotis</i>	Мезофильные нежные растения	Волоски короткие, прямые, прижатые, редкие	Длинное ползучее эпиогенное	Эремы эллиптические килеватые на верхушке. Ареола треугольная
Sect. <i>Sylvaticae</i>	Мезофильные нежные растения	Волоски длинные, седые, крючковые или оттопыренные	Длинное ползучее эпиогенное	Эремы узкоэллиптические, килеватые, с треугольно заостренной верхушкой. Ареола почковидная
Sect. <i>Alpestris</i>	Ксероморфные растения	Волоски длинные седые, серповидные, прямые, слабokrючковые, оттопыренные	Короткое короткостержневые	Эремы эллиптические не килеватые. Ареола эллиптическая, с боковыми каеями
Род <i>Exarrhena</i>	Ксероморфные седоватые растения	Волоски длинные седые, сильно крючковые, грубые оттопыренные	Короткое короткостержневые	Эремы эллиптические, не килеватые. Ареолы равной формы

родов можно объяснить, лишь предположив гибридное происхождение рода, который возник в результате гибридизации палеогеновых родов *Trigonotis* и предкового рода, близкородственного *Exarrhena*.

Необходимо выяснить, где, как и когда происходила гибридизация двух родов. Наши классики – ботаники А. Энглер, Х. Христ, позднее Попов, придерживались мнения, что центр многообразия, видового полиморфизма совпадает с местом происхождения рода и его основных групп. Приведенные выше данные показывают удивительно единообразный вариант распространения трех многолетних секций бореального рода *Myosotis*. Центр наибольшего видового многообразия всех секций рода, в том числе и большинства однолетних, находится в Западной Европе. Именно здесь произрастают многочисленные, порой морфологически слабо обособленные расы *M. scorpioides* секции *Myosotis*, *M. sylvatica* секции *Sylvaticae*, *M. alpestris* секции *Alpestris*. С одной стороны, на юге Западной Европы произрастают реликтовые виды основных секций, например, из секции *Alpestris* – *M. alpina* Lapeug в высокогорьях Пиреней, *M. gallica* Vestergren, *M. corsicana* (Fiori) Grau в горах Италии и Франции; из секции *Sylvaticae* – *M. teresiana* Sennen, *M. variabilis* M. Angelis в Южной и Средней Европе, из секции *Myosotis* – *M. rehsteineri* в Южной Европе. С другой стороны, еще большее число фактов, по моему мнению, показывает, что гибридизация происходила на севере Западной Европы, возможно в Скандинавской её части. Так, у видов родства *M. decumbens* Host (секция *Sylvaticae*) проявляется длиннотруб-

чатость венчика (трубка венчика значительно длиннее чашечки) – характерный признак рода *Exarrhena* Южного полушария. Данный признак проявляется у *M. decumbens* s.str., обычной в Скандинавии и восточнее по северу Европы. В Сибири (низовья Енисея) имеется несколько изолированных местонахождений особой расы, описанной Поповым под названием *M. pseudovariabilis* М. Поп. Ареалы длиннотрубчатых видов выходят за пределы полярного круга. Если предположить южно-европейское происхождение основных секций рода *Myosotis*, то нельзя объяснить проникновение на север длиннотрубчатых видов, трудно допустить противоестественные миграции основных групп с юга на север, когда доказана миграция флор с севера на юг.

Вторым аргументом в пользу предполагаемого места гибридизации в северной части Европы является наличие в Приатлантической части Северной Америки морфологических рас секций *Myosotis* и *Sylvaticae*, которые тесно связаны с северо-европейскими видами. Например, в Приатлантической части Северной Америки и Исландии распространены двулетняя *M. laxa* Lehm. и многолетняя *M. scorpioides*, они отличаются от средневропейских выставляющимся из чашечки столбиком. Этот признак наиболее часто отмечается для северо-европейских рас. На атлантическом побережье Северной Америки нет видов секции *Alpestres*. Они проникли на Американский континент в сравнительно недавнее время через Берингию. Наличие на Северо-Американском континенте со стороны Атлантического океана рас, морфологически слабо обособленных от европейских, указывает, что проникновение видов секции *Myosotis* и *Sylvaticae* со стороны Атлантического побережья произошло в то время, когда Северная Европа находилась в тесной связи с Североамериканским континентом. Согласно палеогеографическим данным (Ушаков, Ясаманов, 1984) Европа и Гренландия были соединены сухопутным мостом вплоть до позднего олигоцена.

Еще одним аргументом в поддержку предлагаемой точки зрения является факт произрастания в Западной Европе, в том числе и на ее севере, однолетних видов, родственных *M. discolor* Pers. Виды родства *M. discolor* имеют морфологические признаки австрало-новозеландских видов рода *Exarrhena*: длиннотрубчатость, опушение чашечки грубыми крючковатыми волосками, морфологический “*discolor*”-тип пыльцевых зерен (Grau, Leins, 1968) – они крупные, эллипсоидальные, морфологически сходные с пыльцевыми зернами рода *Exarrhena*. Кажется загадкой наличие данного типа пыльцевых зерен у однолетнего европейского вида. Согласно концепции Попова, которой мы придерживаемся, в результате гибридизации многолетних травянистых жизненных форм в веере расщепления обязательно образуются однолетние виды. При этом, однолетние потомки (а это показано на примере многих родов из разных семейств) несут наиболее примитивные признаки своих родительских предков. С этой концепцией полностью согласуются наши выводы. Группа видов родства *M. discolor* несет порой гипертрофированные признаки австрало-новозеландских видов: длинные и грубые крючковатые волоски, длинная трубка венчика. Однолетний широко распространенный *M. caespitosa* секции *Myosotis* несет более выраженные

признаки своего родительского предка *Trigonotis*, чем его многолетний родственник *M. scorpioides*. Например, *M. caespitosa* сильно кустится от самого основания и почти стелется по земле, как виды рода *Trigonotis*. Форма эремов с ясно выраженной треугольно заостренной верхушкой сходна с треугольной формой эремов рода *Trigonotis*. Редукция по соме при образовании однолетности обязательно приведет к уменьшению размеров цветка. Данная закономерность проявляется у всех однолетних видов рода *Myosotis* из разных секций.

Еще одним аргументом в пользу североευропейского формообразовательного центра является зональная граница двух разных по происхождению флор, примерно проходившая в третичной Западной Европе по 60° с.ш. По данным Криштофовича (1955) большая часть Северной Азии была представлена единой гренландской флорой тургайского типа. Европейская часть флористически была неоднородной территорией. На Скандии и несколько южнее, до 60° с.ш., процветала аркто-третичная, субтропическая по составу флора. Южнее этой широты флористический состав резко отличался от более северной тургайской флоры наличием тропических элементов.

Южная ботанико-географическая область была названа Криштофовичем Полтавской. Растительность Полтавской области развивалась автохтонно на основе более ранней тропической растительности Гелинденской провинции.

Морфологические особенности средиземноморской группы видов дают основание предположить, что данная группа формировалась в условиях относительно засушливого климата, который особенно резко проявлялся в эоцене в южной части Западной Европы.

Палинологические данные из умеренных широт Западной Европы указывают на существенные изменения состава растительности от эоцена к олигоцену (Зубаков, Борзенкова, 1983). Если в верхнем эоцене в районе Парижа среднегодовая температура составляла около 20°C, а пыльца тропических и субтропических видов – около 90%, то в начале олигоцена её содержание уменьшается до 60%, появляются элементы флоры умеренных широт и даже встречаются элементы аркто-третичной флоры, такие как *Tsuga*, *Picea* и *Pinaceae*. На континенте Евразия происходили глубокие флористические изменения. Резкое похолодание климата явилось результатом глобальных масштабных изменений формы материков, поднятием величайших горных вершин. В олигоцене похолодание климата распространялось от полюса и поэтому заметно проявилось только в северных и средних широтах Евразии, особенно в западной её части. Эти климатические изменения совпали по времени с оживлением орогенных процессов и крупными палеогеографическими переменами (Синицын, 1965).

Столь резкое похолодание способствовало смешению и движению аркто-третичной флоры к югу и вторжению её элементов в тропическую Полтавскую флору. По всей вероятности именно в этот период под давлением климатических условий происходило смещение тургайской флоры к югу, в том числе и рода *Trigonotis*, элементом которой он являлся. Вероятно, при этом происходила гибридизация видов рода *Trigonotis* с представителями родового комплекса,

имеющими теснейшее родство с родом *Exarrhena*. Генетически оба рода являются потомками одной ветви эволюции. В результате гибридизации на севере Западной Европы образовался веер расщепления, который привел к образованию таксономических групп секционного ранга, в частности, трех северных секций *Myosotis*, *Sylvaticae* и *Alpestres*. Позднее, с похолоданием климата, которое продолжалось в течение всего третичного периода, возникли новые прогрессивные группы видов рода *Myosotis*, несущие генетические признаки экологически разных родов. Естественный отбор оставлял из них наиболее приспособленные к ухудшающимся условиям виды и расы, которые занимали новые экологические ниши.

Виды рода *Trigonotis*, мало приспособленного к изменяющимся суровым условиям, вместе с новыми гибридогенными расами начинали смещаться к югу вместе с лесной субтропической растительностью, при этом некоторые вымирали, но часть их, особенно гибридогенные виды семейства *Boraginaceae*, адаптировались к новым условиям и остались в составе новой пребореальной (или теплоумеренной) флоры. В их числе и те, одним из родителей которых является *Trigonotis* (например, роды *Omphalodes*, *Brunnera*, *Strophostoma*, близкий к *Myosotis*, секции *Cynoglottis* рода *Anchusa* и др.), т.е. те виды или секции родов, которые имеют брахиморфный тип венчика и большей частью являются средиземноморскими образованиями, о чем подробно писал Попов (1958, 1983).

На севере освободившуюся экологическую нишу палеогенового рода *Trigonotis* заняли виды секции *Myosotis*, например, *M. scorpioides* и близкие ему расы. Данный вид и его ближайшие родственники произрастают в бореальных лесах, притом только на увлажненных местообитаниях (вдоль рек, озер и т.п.). Его однолетний предок *M. caespitosa* более требователен к влаге, поэтому обитает преимущественно на болотах и болотистых лугах.

Виды секции *Sylvaticae* также являются лесными элементами, они сформировались на севере, позднее отступили к югу вместе с теплоумеренными лесными комплексами. Поэтому наибольшее многообразие их наблюдается в горном лесном поясе Западной Европы. Кроме того, в лесах Главного Кавказского хребта произрастает нежнейшая, явно реликтовая *M. rivularis*. Виды данной секции занимали лесные ниши северной Евразии, где они частью произрастают и в настоящее время: *M. decumbens* – в Скандинавии, на Кольском п-ове, севере Европейской части России, *M. pseudovariabilis* – в горах Путорана.

Виды секции *Alpestres* имеют наиболее жизнеустойчивые признаки: выраженную ксерокриофильность растений, образование многочисленных вегетативных побегов, тесно прилегающих к цветоносным побегам и защищающих их в холодное время. Характерные для секции *Alpestres* полукрючковидные и серповидные волоски на чашечке по форме несколько напоминают таковые у видов секции *Sylvaticae*. Все это позволило данной группе видов занять разные экологические ниши, в том числе и криофильные, столь характерные для всей холодной зоны, включая Арктику и высокогорья. Некоторые виды секции *Alpestres* (*M. popovii* Dobrocz. из Восточной Европы, *M. imitata* Serg. из Сибири)

приурочены к лесной зоне и по своей экологии являются не лесными, а лесопушечными видами.

Трансформации осуществлялись не только в западной, но и в восточной части распространения рода *Myosotis*. Доказательством тому является *Trigonotis myosotidea* (Maxim.) Maxim., ареал которого имеет наиболее северный характер по сравнению с другими видами рода *Trigonotis*. Он распространен в континентальной части Восточной Сибири: Вилуйском и Алданском районах Якутии, заходит на север до широты г. Якутска, далее на юг по Амуру до берегов Тихого океана и в Восточном Китае вдоль побережья на юг до 35° с.ш. Характер опушения и треугольно-тетраэдрическая форма эремов указывает на принадлежность этого вида роду *Trigonotis*. Но он несет также признаки, доказывающие его родство с *Myosotis*. *T. myosotidea* имеет неолиственное многоцветковое соцветие, у него отсутствуют длинночерешковые листья и вегетативные побеги, все стеблевые листья, даже нижние, сидячие, такие же как у видов рода *Myosotis*. По моему мнению, *T. myosotidea* сформировался в восточной части ареала в результате гибридизации макротермных видов типовой секции рода *Myosotis* и одного из представителей рода *Trigonotis*. По всей вероятности, гибридизационные процессы явились препятствием для проникновения на восток видов секции *Myosotis*, так как их экологическую нишу занял *T. myosotidea*.

Точка зрения А. Грея о смещении на юг циркумполярной арктической флоры, которую поддержал в своих поздних работах Криштофович и целиком разделял Попов (1949), находит палеоботаническое подтверждение (Дорофеев, 1965). По мнению Попова, при миграциях флор, направленных от Арктики к берегам Тетиса, существовало три миграционных волны: 1. макротермная (субтропическая аркто-третичная волна); 2. промежуточная, мезотермная (называемая пребореальной, неморальной или теплоумеренной); 3. микротермная (бореальная). Макротермной волной к югу оттеснились наиболее теплолюбивые аркто-третичные роды и виды, в том числе и первые отселектированные гибридогенные расы.

Макротермные аркто-третичные виды, как правило, имеют дизъюнкции ареала между Западной Европой и Восточной Азией. Они сохранились местами в Южной Европе и на о-вах Древнего Средиземья (Попов, 1949). К макротермным видам мною отнесены длиннотрубчатые виды родства *M. decumbens* из Юго-Западной и Юго-Восточной Европы. Например, у *M. variabilis* тычинки и столбик выставляются наружу, как у видов рода *Exarrhena*. В Восточной Азии родственных данной группе видов пока не обнаружено. Однако, можно предполагать их существование в Восточном Китае или Корее. К макротермным видам относится южноевропейская *M. rehsteineri* Wartm. из секции *Myosotis*. Это очень маленькое нежное растение с крупным ярко-голубым венчиком. В Восточном Китае прирастает родственный этому европейскому виду реликтовый *M. bothriospermoides* Kitag.

В реликтовых лесах Древнего Средиземья род *Trigonotis* не сохранился. Зато на этой территории получил развитие род *Strophostoma*, насчитывающий

в настоящее время 6 видов. Род представлен нежнейшими мезофильными травами тригонотисового облика, но с эллиптическими и гладкими эремами как у рода *Myosotis*; в отличие от последнего, они имеют мясистый придаток (карункулу), свойственный видам трибы *Anchuseae*. Карункула представляет образование, возникшее из тригонотисовой ножки эрема благодаря ее расширению и утолщению стенок. Карункулу имеет еще один род, включенный нами в трибу *Myosotideae* – *Trigonocaryum*. Он представлен единственным видом *T. involucratum* (Stev.) Kuhn. Это однолетник, густо опушенный длинными характерными анхузowymi волосками. Эремы эллиптические, как у рода *Myosotis*, но на брюшной поверхности с килем, поэтому в сечении трехгранные, напоминающие плод *Trigonotis*, у основания с выступающей из ямки небольшой округлой белой карункулой. В отличие от видов *Strophostoma*, род *Trigonocaryum* представлен ксероморфным видом, который произрастает на осыпях и каменистых склонах в субальпийском и альпийском поясах гор. По всей вероятности, оба рода возникли в веере расщепления при гибридизации первичных макротермных *Myosotis* и первичных *Anchuseae*. При этом сформировались как мезофильные, так и ксерофильные таксоны.

Для возникших мезотермных пребореальных видов характерна меньшая теплолюбивость, их ареалы менее разобщены в континентальной Евразии, т.е. находятся как в восточном, так и в западном потоках флоры Евразии. Наглядным примером служат ареалы видов родства *M. sylvatica*. Типичная *M. sylvatica* распространена в лесах Средней Европы, Карпатах и на Украине. На Кавказе вид отсутствует, но здесь отмечена *M. rivularis*, которая отличается от европейской *M. sylvatica* темной окраской венчика, широкими стеблевыми листьями и многочисленными цветonosными побегами, образующие дерновинку. В Поволжье, Южной и Центральной Европе *M. sylvatica* отсутствует. На Урале и по всей Южной Сибири в лесном горном поясе произрастает *M. krylovii* Serg. (Никифорова, 1997), у нее, в отличие от европейской *M. sylvatica*, имеются олиственные вегетативные побеги. В субальпийском поясе гор Южной Сибири произрастает *M. sajanensis* O. Nikiforova, характерные признаки ее – более толстое корневище и отсутствие олиственных вегетативных побегов. Затем после разрыва в ареале в 2000 км на Сахалине встречается морфологически слабо дифференцированная от европейской *M. sachalinensis*. Микротермные виды имеют значительно меньшие разрывы в ареале. Из рода *Myosotis* к ним можно отнести группу равнинных видов секции *Alpestres*: *M. stenophylla* из Западной Европы, *M. popovii* из центральной и южной части Восточной Европы, *M. imitata*, обычные на Урале и по всей лесостепной части Сибири.

Как точно отметил П.И. Дорофеев (1965), миграционные потоки Попова – только схема, введенная им для уяснения сути очень сложного процесса. Смещение зон и флор к югу нельзя представлять как просто перемещение целых и неизменных по составу флор. Комплексы не всегда строго следовали один за другим, часто смешивались и гибридизировали, но все они возникли севернее их современного распространения и проделали свою часть пути к югу, из них суб-

тропический комплекс прошел наименьший отрезок пути.

Таким образом, бореальный род *Myosotis* и его секции образовались в результате гибридизации двух палеогеновых родов *Trigonotis* и предковой группы *Exarrhena*, родственной видам Южного полушария. Становление рода шло на территории северной части Западной Европы в эоцен-олигоцене. Гибридизационные процессы, проходившие в это время на данной территории, были не столь значительны по масштабам по сравнению с Древним Средиземьем, но именно благодаря им шло развитие новых растительных комплексов и новых таксонов растений, которые природа селектировала изменяющимися климатическими условиями. Они составили основу новой, более поздней по времени происхождения бореальной флоры.

ЛИТЕРАТУРА

Аветисян Е.М. Морфология микроспор Бурачниковых // Тр. бот. ин-та АН АрмССР, 1956. – Т. 10. – С. 7–65.

Григорьев В.Р. Метод анализа морфологического строя и его данные к построению системы Бурачниковых (*Boraginaceae*) // Автореф. дис. канд. биол. наук. Орджоникидзе, 1964. – 18 с.

Доброчаева Д.Н. Новые таксоны Бурачниковых Восточной Европы // Новости систематики высших и низших растений, 1976. – Киев, 1977. – С. 114–115.

Дорофеев П.И. О некоторых проблемах истории флоры // Бот. журн., 1965. – Т. 50, № 11. – С. 1509–1522.

Зонешайн Л.П., Гордницкий А.М. Кайнозойские и мезозойские реконструкции континентов и океанов. Ранне- и среднепалеозойские реконструкции // Геотектоника, 1977. № 2. – С. 3–23.

Зубаков В.А., Борзенкова И.И. Палеоклиматы позднего кайнозоя. – Гидрометеиздат, 1983. – 214 с.

Криштофович А.Н. Развитие ботанико-географических областей Северного полушария с начала третичного периода // Вопросы геологии Азии, 1955. – Т. 2. Изд. АН СССР. – С. 824–844.

Никифорова О.Д. *Myosotis* L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. – Т. 11. – С. 119–131.

Никифорова О.Д. Новый вид рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) с Дальнего Востока // Бот. журн., 1998. – Т. 83, № 10. – С. 118–120.

Попов М.Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюлл. Среднеаз. ун-та. 1927а. – Вып. 15. – С. 239–290.

Попов М.Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе // Тр. прикл. бот. ген. сел. – Л., 1927б. – Т. 17. – С. 221–290.

Попов М.Г. Род *Cicer* и его виды. К проблеме происхождения средиземноморской флоры. Опыт морфологической и географической монографии // Тр. прикл. бот. ген. сел. – Л., 1928–1929. – Т. 21, № 1. – С. 3–240.

Попов М.Г. Опыт монографии рода *Eremostachys* Bunge // Нов. мем. Моск. о-ва исп. прир. – М., 1940. – Т. 19. – 166 с.

Попов М.Г. Очерк растительности и флоры Карпат // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. – М., 1949. – 303 с.

Попов М.Г. Семейство *Boraginaceae* // Флора СССР. – М.-Л., 1953. – Т. 19. – С. 97–691.

Попов М.Г. Избранные сочинения // Изд-во АН Туркменской ССР. Ашхабад, 1958. – 488 с.

Попов М.Г. Филогения, Флорогенетика, Флорография, Систематика // Избранные труды. – Киев: Наукова Думка, 1983. – Ч. 2. – 477 с.

Попова Т.Н. Кавказские представители рода *Myosotis* L. // Новости сист. высш. раст. – Л., 1976. – Т. 13. – С. 219–228.

Синицын В.М. Древние климаты Евразии // Изд-во Ленингр. ун-та, 1965. – Ч. 1. – 166 с.

Федосеева А.И. К анатомо-карпологической характеристике сем. *Boraginaceae* // Тр. Воронежск. гос. ун-та, 1935. – Т. 7. – С. 43–68.

Федосеева А.И. Некоторые вопросы систематики Бурачниковых (*Boraginaceae*) в свете данных микрокарпологии // Изв. Воронежск. отд. Всесоюз. Ботан. об-ва, 1963. – С. 86–92.

Хохряков А.П. О некоторых видах Незабудок (*Myosotis* L., *Boraginaceae*) Флоры Кавказа // Новости сист. высш. раст. – С-П., 1993. – Т. 29. – С. 110–116.

Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. Дрейф материков и климаты Земли. – М., Мысль, 1984. – 203 с.

De Candolle *Boraginaceae* // Prodrromus Systematis naturalis Regni vegetabilis. – Parisiis, 1846. – Vol. 10. – P. 105–117.

Grau J. *Myosotis* L. // Davis P.H. Flora of Turkey. – Edinburg, 1978. – Vol. 6. – P. 264–280.

Grau J., Leins P. Pollenkorntypen und Sektions-gliederung der Gattung *Myosotis* // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1968. Bd. 81. Hf. 3–4. – S. 107–115.

Grau J., Merxmuller H. *Myosotis* L. // Flora Europaea. – Cambridge, 1972. – Vol. 3. – P. 111–117.

Guerke M. *Myosotis* L. // A. Engler, K. Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien. 1897. – Teil. 4. – S. 119.

Mizianty M. Chromosome Numbers of *Myosotis palustris* (L.) Nathh. in Poland // Fragm. florist. et geobot., 1976, an. 22. PS. 3. – P. 323–330.

Przywara L. Biosystematic studies on the series *Palustres* M. Pop. of the genus *Myosotis* L. from Poland // Fragm. florist. et geobot., 1986–1987, an 31–32, PS. 1–2. – P. 77–116.

Riedle H. *Myosotis* L. // K.H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, 1967, № 48. – S. 213–261.

Stepankova J. Ploidy variation in the Group of *Myosotis palustris* and *M. laxa* in the Czech Republic and Slovakia // Folia Geobot. Phytotax. Pracha, 1993. – Vol. 28, № 1. – P. 113–128.

Sychova M. *Myosotis praecox* Hulphers w Polsce // Fragm. florist. et geobot., 1974, an 20. PS. 1. – P. 35–40.

Sychova M. Zmiennosc *Myosotis palustris* (L.) Nathh. s.l. Polsce // Fragm. florist. et geobot., 1975. an. 21. PS. 4. – P. 437–457.

SUMMARY

Genesis of the genus *Myosotis* L. and its boreal sections *Myosotis*, *Sylvaticae* (M. Pop. ex Riedle) O. Nikiforova and *Alpestres* (T.N. Pop.) O. Nikiforova is discussed. In the author's opinion, the genus *Myosotis* and its boreal sections were formed in the northern part of Western Europe in the Eocene-Oligocene as a result of hybridization of two Paleogene genera – *Trigonotis* Stev. and the ancestor group of the genus *Exarrhena* (DC.) O.N. Nikiforova widespread in the southern hemisphere.