

А. П. Карпова, О. В. Яковлева

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВ РОДА *STROGANOWIA* (CRUCIFERAE)

Статья представляет собой результат комплексного исследования рода *Stroganowia* трибы *Lepidieae* семейства *Cruciferae*, проведенного в связи с необходимостью критического пересмотра рода и спорным таксономическим положением некоторых его видов. В предыдущих исследованиях применены традиционный морфолого-географический метод, а также дополнительные — палинологический [1, 2] и морфолого-анатомический методы [3, 4]. Результаты ранее проведенных исследований показали, что только отдельные признаки строения перикарпия и семенной кожуры являются значимыми для систематики [3, 4]. Однако эти результаты не подтвердили существующего в предыдущих системах [5, 6] деления рода на секции. На наш взгляд, создание естественной системы рода *Stroganowia* невозможно на основании только морфологических или только анатомических признаков, для этого необходимо использовать комплекс признаков. Цель данной работы — обобщение имеющихся данных по роду *Stroganowia* для выявления групп родства и дальнейшего построения системы рода.

Материалы и методы исследования

Пересмотрена семенная кожура видов, у которых при изучении срезов в световой микроскоп не была обнаружена слизь в экзотесте [3]. Для исследований применен трансмиссионный электронный микроскоп (ТЭМ).

В табл. 1 «Морфологические признаки видов рода *Stroganowia*» представлены оригинальные данные, в некоторых случаях дополненные материалом из литературы.

Сведения о распространении и экологии видов *Stroganowia*, отраженные в табл. 2, взяты из работ [5–35].

При составлении карты учитывались точки сбора растений, приведенные на этикетках гербарных листов, хранящихся в LE и MW.

Результаты исследования и их обсуждение

Краткая характеристика видов рода *Stroganowia*. По классификации жизненных форм С. Raunkiaer [32, 33], виды рода *Stroganowia* относятся к гемикриптофитам, к категории многоглавых (каудексовых) травянистых растений. Все виды рода (см. табл. 1) предпочитают открытые, хорошо освещенные местообитания в аридных и семиаридных районах, произрастают в предгорьях, в нижнем, среднем и верхнем поясе гор на склонах и осыпях (см. табл. 2). В подавляющем большинстве они являются петрофитами и произрастают на каменистых и щебнистых, редко на песчаных почвах, а также на глинистых и соленосных породах с большой примесью гипса (см. табл. 2). Приспособлением для перенесения неблагоприятных условий служит каудекс, в той или иной степени развитый у всех видов *Stroganowia*.

Таблица 1. Морфологические признаки видов рода *Stroganovia*

Название вида	Высота растения, см	Характеристика розеточных листьев				Наличие ушек на стеблевых листьях	Форма чашелистиков	Цвет лепестков	Форма пыльников	Характеристика стручков				Скульптура поверхности семян			
		Форма листьев	Размеры розеточных листьев	Край листовой пластинки	Жилкование					Черешки, см	Форма стручков	Размеры стручков	Длина носика, мм		Карпифор, мм		
		длина, см	ширина, см	ц, з, п	дл	длина, см	ширина, мм	длина, мм	Форма стручков	длина, мм	ширина, мм	длина носика, мм	Карпифор, мм				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>S. affghana</i> (Boiss.) Pavlov	50–100	л, лн–л, лн	3–20	0,3–1 (1,5)	ц, з, п	дл	1,5–5,5	–	ок, оя	б	э	оя	4–5 (7)	3–4 (6)	0,15–0,5	–	мс
<i>S. angustifolia</i> Botch. et Vved.	30–80	то же	6–15	0,3–1	то же	»	0,3–5	–	ок	»	»	э	3–7	3–4,5	0,15–0,5	–	сс
<i>S. botschantsezevii</i> A. Karpova	35–100	пр, ов–л	11–30	1–5	»	»	3–13	–	пэ	р	–	оя, пр–ов, пр	5–7	3–4 (5)	сидячее рыльце	–	то же
<i>S. brachyota</i> Kar. et Kir.	20–40	я, оя, ов, лп	7–15	4–5,5	»	»	1–3,5 крылатые	+	ов	б	пр	оя	7–9	4–5	1–1,5	1–1,5	кс
<i>S. bupleuroides</i> (Rech. f.) Botch.	35–115	л, лн–л, лн	4–15	0,3–1	»	»	0,5–3	–	э	»	ш	ов, ш–ов	4–5,5	2,5–4	0,15–0,5	–	мс
<i>S. cardiophylla</i> Pavlov	60–80	ок–с	7–25	3–6	г	»	до 20	–	оэ	р	пр	оя, э	6–7	3–4	до 0,3 0,8–1	–	пл
<i>S. intermedia</i> Kar. et Kir.	25–50 (70)	шрл, пр–л, пр	8–20	1,5–5	ц, з, п	»	1,5–5 крылатые	+	пр	рз	»	оя	9–15	7–8	0,5–1	0,3	сс
<i>S. kazachistanica</i> A. Karpova	60	не известна	–	–	–	»	–	–	пэ	р	»	э	6–7,8	3–4	0,5–0,8	–	мс
<i>S. leventii</i> V. I. Dorof.	50–100	л, пр–ов	12–30	1,5–4	ц, г	»	10–19	–	э	б	э	шрэ	6–7	4–5	1	–	кс
<i>S. longifolia</i> (Boiss.) Botch. et Vved.	30–60	л, лн–л, лн	15–20	0,8–1	ц, з, п	»	2,5–5	–	оя	»	пр	оя, отр	7,5	5	1,5	–	–
<i>S. minor</i> Botch. et Vved.	20–60	пр, пр–л	7–12	1,5–2	то же	»	3	–	ок	»	»	шрэ	6	5	1	–	–
<i>S. paniculata</i> Regel et Schmalh.	35–100	шрл, ов–л	11–42	1–6	»	»	3–15	–	»	р	э	ок–э, ш	3,5–4,5	2,5–4,5	сидячее рыльце, до 0,15	–	мс
<i>S. persica</i> N. Busch	40–100	я, ов	до 25	6–6,5	ц	пн	11–12 (15)	–	оэ	б	–	оя–ш	3–5	3–4	до 0,5	–	то же

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>S. puberula</i> Kitam.	80–100	оя, пр	25–30	3–3,5	ц	пн	9–11	–	э	б	пр	пр	7–9	3–4	0,5	–	сс
<i>S. robusta</i> Pavlov	15–20	шр-ок-лп, ок-я	4–7,5	4–5,5	ц, з, п	дн	до 1,5 крылатые	+	пр	зл	ов	оя	10–12	7–8	3–5,5	1 (2)	кс
<i>S. rubtzovii</i> Botsch.	40–50	л, пр	20–25	2–3	ц	»	4–10	+	ов	б	»	я	6–7,5	5–7	0,2–0,8	0,3	сс
<i>S. sagittata</i> Kar. et Kir.	40–80	лп, шрл, пр-л	5–10	1–1,5	то же	пн	2,5–3	+	пр, пэ	»	пр	то же	4–6	1,5–4	0,5–1	–	пл
<i>S. sarsavchanica</i> Bulgakova	До 100	прл, почти лп	15–30	0,3–2	ц, з, п	дн	3–7	–	оя, п	р	э	оя, шроя	(4)5–6(7)	3–4	сидячее рыльце, до 0,15	–	–
<i>S. subalpina</i> (Kom.) Thell. ex Pavlov	60–100	ов, пр-оя	10–15 (42)	3–7	ц	пн	до 10	+	оэ	к	ов	оя, ок-э	4–6 (6,5)	3–4	0,5–1 (2)	–	сс
<i>S. tianschanica</i> Botsch. et Vved.	45–70	ов-пр, л	9–11	1,5–3	то же	»	2,5–3	+	э	»	пр	я, э	6,5	3	1	–	–
<i>S. tolmazovii</i> Junussov	50–65	шрл, шроя	30–45	4–8	г	»	7–12	–	пэ	»	»	ок, ш	5–7	4–7	до 0,5	0,5	сс
<i>S. trautvetteri</i> Botsch.	15–30	узлп, лп	2,5–6	0,7–2	ц	пн	до 1 крылатые	+				оя	5–9 (12)	4–5	1–1,5	до 0,5	кс

Примечание. б — белый; э — дуговерное; дн — городчатый; дн — дуговерное; з — зубчатый; зл — зеленоватый; зл — зеленоватый; к — кремовый; кс — крупносетчатая; л — ланцетные; лн — линейные; лп — лопатчатые; мс — мелкосетчатая; отр — обратнотреугольные; ов — овальная; ок — округлая; ок-с — округло-сердцевидная; оэ — округло-эллиптическая; оя — обратнойцевидная; п — пильчатый; пл — плитчатая; пн — перистонервное; пр — продолговатая; пэ — продолговато-эллиптическая; р — розовый; рз — розоватый; сс — средне-сетчатая; узлп — узколопаччатые; ц — цельный; ш — шаровидная; шрл — широколанцетные; шрл — широкообратноланцетные; шроя — широкообратнояйцевидные; шр-ок-лп — широко-округло-лопаччатые; шрэ — широкоэллиптические; э — эллиптические; я — яйцевидные; «-» — данные отсутствуют (столбцы 4–6, 12, 18); ушки отсутствуют (9 столбец); карпофор отсутствует (17 столбец).

Таблица 2. Сводная таблица по морфологии, анатомии и географии видов *Stroganowia*

Название вида	№ группы	Центр произрастания	Географическое распространение видов	Распространение видов по флористическим провинциям и округам	Тип перикарпия	Наличие слизи и крахмала в экзотесте	Экология
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>S. kazachstanica</i>	1	I	Казахстан (Карагау)	Горно-Среднеазиатская провинция, Карагаусский округ	I	крахмал	—
<i>S. cardiophylla</i>	1	I	Казахстан (Карагау)	Горно-Среднеазиатская провинция, Карагаусский округ	I	слизи мало	в нижнем, изредка среднем поясе гор, на каменистых и степных склонах, нередко на известняках, по берегам горных рек
<i>S. saravschanica</i>	1	I	Узбекистан (Памиро-Алай)	Горно-Среднеазиатская провинция, Западно-Гиссарский округ	I	крахмал, слизь	нижний и средний пояс гор, каменистые склоны
<i>S. paniculata</i>	1	I	Казахстан (Карагау, Зап. Тянь-Шань), Узбекистан и Киргизия (Зап. Тянь-Шань), Таджикистан (Памиро-Алай), Афганистан (Кагаган)	Горно-Среднеазиатская провинция, Карагаусский, Западно-Тяньшанский, Ферганский, Киргизский, Моголтау-Кураминский, Кухистанский, Карагегин-Алайский, Гиссаро-Дарвазский, Припанджский; Западно-Гиссарский округа	I	крахмал (есть или нет) слизь	нижний и средний пояс гор, чернолесье, арчевники, крупногравные полусаванны; каменистые и щебнистые склоны, русла рек
<i>S. angustifolia</i>	1	I	Узбекистан (Памиро-Алай; хр. Нурагау)	Горно-Среднеазиатская провинция, Нурагауский округ	I	слизь	предгорья и нижний пояс гор, на каменистых склонах и известняках; русла рек
<i>S. bupleuroides</i>	1	III	Иран (Хорасан), Афганистан (Герат), Туркмения (Копетдаг)	Хорасан-Копетдагская провинция	I	то же	сухие степные и каменистые склоны пустынных гор, среди арчевников

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>S. leventii</i>	1	III	Сев.-вост. Турция	Центрально-Анатолийская провинция	I	слизь	на склонах с разреженной растительностью; русла рек
<i>S. affghana</i>	1	III	Иран (Хорасан), Афганистан (Герат)	Хорасан - Копетдагская провинция	I	то же	на каменных склонах пустынных гор
<i>S. puberula</i>	2	I	Афганистан (Нуристан, Минчжан)	Каракурмская переходная провинция, Паратамизский переходный округ	II	крахмал и слизь отсутствуют	нижний и средний пояс гор, на каменных и щебнистых субстратах
<i>S. subalpina</i>	2	I	Таджикистан (Памир-Алай, Зап. Памир)	Горно-Среднеазиатская провинция, Кухистанский, Карагетин-Алайский, Гиссаро-Дарвазский округа	II	крахмал, слизи мало	пояс черноресья, субальпийские разнотравные луга, на каменно-щебнистых склонах, осыпях, русла рек
<i>S. tianschanica</i>	2	II	Узбекистан и Киргизия (Зап. Тянь-Шань: Таласский Алагау)	Джунгаро-Тяньшане-Алайская провинция	II	слизи мало	альпийский пояс гор, на щебнистых склонах
<i>S. sagittata</i>	2	II	Казахстан (Тарбагатай, Джунгарский Алагау)	Туранская провинция, Джунгарская подпровинция	II	крахмал, слизи мало	луга, степные и песчаные склоны
<i>S. robusta</i>	3	I	Казахстан (Карагау)	Горно-Среднеазиатская провинция, Карагаусский округ	III	слизь	на щебнистых и каменных склонах пустынных гор; русла рек
<i>S. intermedia</i>	3	I-II	Казахстан (Болхаш-Ала-кольский район, Тарбагатай, Джунгарский Алагау, Зайлиский Алагау, Терской Алагау, Киргизский Алагау, Карагау, Зап. Тянь-Шань)	Туранская провинция (Джунгарская подпровинция) и Джунгаро-Тяньшане-Алайская провинция	I-III	крахмал, слизь	на каменных и сухих степных склонах, русла рек

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>S. trautvetteri</i>	3	II	Казахстан (Бетпакдалинский и Балхаш-Алакольский районы)	Туранская провинция, Северогуранская и Джунгарская подпровинция	III	крахмал, слизь	на гранитных субстратах и солонцах у подножий гор, в глинисто-солончаковых и щебнистых степях и пустынях, побережье оз. Балхаш
<i>S. brachyota</i>	3	II	Казахстан (Восточный Мелкосопочный, Балхаш-Алакольский район, Джунгарский Алагау), Китай (сев. Хиньян)	Туранская провинция, Джунгарская подпровинция	I	то же	на каменистых и степных склонах и у подножий пустынных гор
<i>S. rubizovii</i>	3	II	Казахстан (Тарбагатай, Джунгарский Алагау)	Туранская провинция, Джунгарская подпровинция	III	слизь	на щебнистых склонах предгорий
<i>S. tolmazovii</i>	моно-типная	I	Таджикистан (юго-зап. Памиро-Алай)	Горно-Среднеазиатская провинция, Припанджский округ	III	крахмал, слизь	предгорья и низкотгорья, крупнотравные полусаванны и пояс шибляка
<i>S. persica</i>	то же	III	Иран (Бахтиярия)	Курдистано-Загросская провинция	I	то же	по бесплодным местам, на грейчных рыхлых соленосных породах с большой примесью гипса

Примечание. Столбец 2 — номера основных и монотипных групп, выделенных в результате сравнительного анализа видов *Stroganovia* (см. табл. 3); столбец 3 — номера центров произрастания, приведенных в тексте; столбец 5 — типы перикарпия, описанные в статье «Особенности строения перикарпия видов рода *Stroganovia* (Cruciferae)» [4].

Семенная кожура. Ранее отмечалось, что у *S. kazachstanica*, *S. tianschanica*, *S. cardiophylla*, *S. sagittata*, *S. puberula* слизь в экзотесте отсутствует [3]. Однако исследование с помощью ТЭМ показало, что у большинства этих видов (кроме *S. puberula*) слизь имеется, но в небольших количествах, что невозможно было установить с помощью светового микроскопа.

У *S. puberula* слизь в экзотесте отсутствует, в клетках находится электронно-плотное вещество или они полностью сжаты (рис. 1, 1). Наружная клеточная стенка двух-трехслойная (рис. 1, 2). На поверхности семени этого вида через 4–5 клеток экзотесты встречаются бугорки. Бугорки образуются в результате нахождения под сильно сжатыми клетками экзотесты идиобластов (рис. 1, 3). Эти идиобласты имеют клеточную

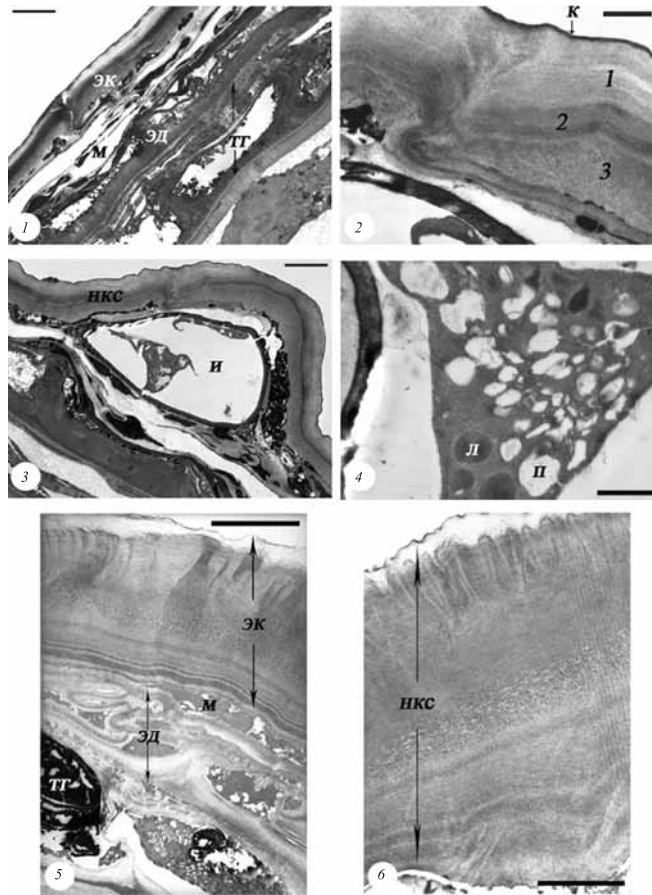


Рис. 1. Фрагменты строения семенной кожуры *Strogonowia puberula* (1–4) и *S. kazachstanica* (5, 6):

1 — фрагмент семенной кожуры; 2 — наружная клеточная стенка экзотесты (цифрами обозначены слои клеточной стенки); 3 — идиобласт в экзотесте; 4 — цитоплазма идиобласта; 5 — фрагмент семенной кожуры; 6 — наружная клеточная стенка экзотесты. и — идиобласт; к — кутикула; л — липидная капля; м — мезотеста; нкс — наружная клеточная стенка; п — пузырек со слизистым веществом; тг — тегмен; эд — эндотеста; эк — экзотеста. Масштабные линейки: 1, 3, 5 — 10 мкм; 2, 4 — 1 мкм; 6 — 5 мкм.

оболочку, по строению отличающуюся от оболочек остальных клеток. В них сохранились мелкие пластиды с каплями липидов и островки цитоплазмы с пузырьками, заполненными слизистым веществом (рис. 1, 4). Предназначение и состав содержимого идиобластов неизвестны.

У *S. kazachstanica* в клетках экзотесты слизь также отсутствует, но на поверхности наружных клеточных стенок наблюдается выход «слизеподобного вещества» в виде отдельных капель. Наружная клеточная стенка экзотесты у этого вида толстая (рис. 1, 5, 6). Область срединных пластинок антиклинальных стенок выглядит разбухшей, вероятно, вследствие содержания в них «слизеподобного вещества». Это вещество выходит на поверхность клеточных стенок в виде капель, не разрывая кутикулы.

Экзотеста *S. tianschanica* характеризуется неодинаковым содержанием слизи в клетках: слизь либо заполняет почти весь объем клетки, либо обнаруживается в виде тонкого слоя у наружной клеточной стенки (рис. 2, 1, 2). Наличие слизи устанавли-

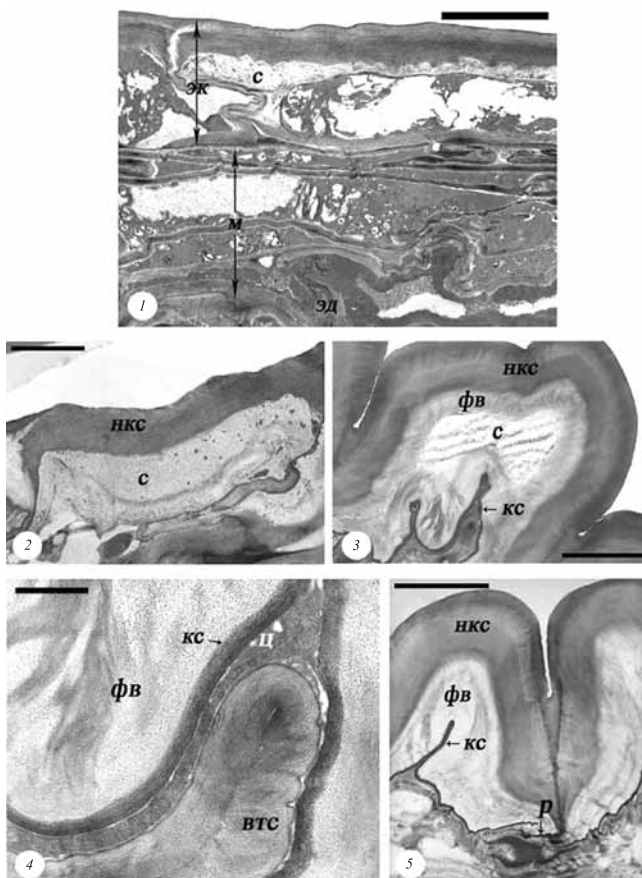


Рис. 2. Фрагменты строения семенной кожуры *Stroganowia tianschanica* (1, 2) и *S. kardiophylla* (3–5):

1 — фрагмент семенной кожуры; 2 — клетка экзотесты; 3 — фрагмент клетки экзотесты; 4 — дополнительная клеточная стенка, окружающая цитоплазму; 5 — фрагменты двух клеток экзотесты. *вмс* — внутренняя тангентальная стенка, *кс* — дополнительная клеточная стенка, *р* — радиальная стенка, *с* — слизь, *фв* — фибриллярное вещество, *ц* — цитоплазма. Остальные обозначения как в табл. 1. Масштабные линейки: 1, 3, 5 — 10 мкм; 2 — 5 мкм; 4 — 1 мкм.

вается только с помощью ТЭМ. У *S. sagittata* слизь сосредоточена в виде тонкого слоя у наружных клеточных стенок.

Экзотеста *S. cardiophylla* представлена слизеобразующими клетками, отличающимися по строению от слизесодержащих клеток остальных видов *Stroganowia*. Клетки крупные и определенным образом сложены: боковые части приподняты, а центральная — вогнута. Слизь фибриллярная, находится в центре приподнятых частей клетки и отделена от наружной и дополнительной клеточных стенок толстым слоем фибриллярного вещества, похожим на клеточную оболочку (рис. 2, 3). Слизь немного или она отсутствует (при этом фибриллярное вещество имеется) (рис. 2, 3–5). Цитоплазма, как и у большинства видов *Stroganowia*, окружена дополнительной стенкой (рис. 2, 4); в приподнятых боковых частях клеток находятся складки дополнительных стенок, которые создают видимость «столбиков» (рис. 2, 5). Наружные клеточные стенки утолщены, они двухслойные: наружный слой более плотный, внутренний — более рыхлый. Верхние части антиклинальных (радиальных) стенок утолщены, а самые нижние у внутренних тангентальных — значительно более тонкие (см. рис. 2, 5).

Нами выявлена разная степень выраженности слизистого слоя у вышеперечисленных видов. Сходная степень выраженности слизистого слоя в экзотесте отмечается и у мутантов *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., дефектных по генам, участвующих в синтезе и секреции слизи [36, 37]. Мутации, по-видимому, происходили и у представителей рода *Stroganowia*. Уменьшение количества слизи в семенной кожуре или ее полное исчезновение могло быть вызвано, например, влиянием перепада среднесуточных температур в горах, где эти виды произрастают.

Слизеобразующие клетки видов *Stroganowia* по-разному реагируют на попадание влаги на семена. У одних видов при увлажнении наружные клеточные стенки разрываются, и слизь выходит за пределы клеток (*S. robusta* Pavlov, *S. affghana*, *S. angustifolia*, *S. leventii*, *S. paniculata*, *S. bupleuroides*, *S. tolmaczovii*); у других видов они не разрываются, а при попадании влаги клетки экзотесты увеличиваются в размерах (*S. brachyota*, *S. saravschanica* Bulgakova, *S. intermedia*, *S. rubtzovii*, *S. trautvetteri*, *S. cardiophylla*, *S. subalpina*, *S. persica*, *S. minor*, *S. sagittata*, *S. tianschanica*, *S. kazachstanica*, *S. puberula*). Оба случая представляют собой разные приспособления для накопления влаги. Виды с разрывающимися наружными стенками слизеобразующих клеток (кроме *S. paniculata*) имеют короткий период вегетации и раннее плодоношение (май-июнь) и произрастают в «аридных низкогорьях» и «аридных и субаридных среднегорьях» (термины приведены по Р.В. Камелину [38]). В весенний период в районах произрастания этих видов выпадает основное количество осадков, что создает возможность для накопления влаги в опавших семенах (в результате выхода слизи за пределы клеток создается водоудерживающая оболочка вокруг семени) [39, 40]. Виды с неразрывающимися наружными стенками слизеобразующих клеток произрастают в «субаридных» и «гумидных» горах [38] и имеют более поздние сроки плодоношения (июль-август, реже октябрь); только у *S. sagittata* плодоношение происходит в мае-июне. В этом случае поддержание водного режима внутри семени происходит за счет изменения объема накапливаемой в слизи влаги и является приспособлением для поддержания покоя или дозревания семян («обратимое набухание» слизи по О.В. Яковлевой и Т.И. Кравцовой [41]). У видов этой группы (кроме *S. cardiophylla* и *S. rubtzovii*), наряду со слизью, отмечается значительное содержание крахмальных зерен в клетках экзотесты. Вероятно, способность крахмала превращаться в сахар при низких температурах способствует перенесению суровых зим, характерных для мест их произрастания.

Группы родства видов *Stroganowia*. Сопоставлены признаки внешней морфологии видов *Stroganowia* (см. табл. 1), анатомические признаки строения перикарпия [4] и семенной кожуры [3]. Из всего многообразия признаков выделены основные (табл. 3), позволившие разделить виды на 5 групп, 2 из которых монотипные (*S. tolmaczovii*, *S. persica*).

Первая группа (1-я группа) включает в себя 11 видов: *S. affghana*, *S. angustifolia*, *S. bupleuroides*, *S. cardyophylla*, *S. kazachstanica*, *S. leventii*, *S. longifolia* (Boiss.) Botsch. et Vved., *S. minor*, *S. paniculata*, *S. saravschanica*. В эту группу вошли виды с I типом строения перикарпия. По набору морфологических признаков в нее включены *S. longifolia* и *S. minor*, несмотря на то, что данные по строению их перикарпия отсутствуют. *S. cardyophylla* и *S. kazachstanica*, также включенные в первую группу, отличаются от видов этой группы и всех видов *Stroganowia* по строению экзотесты. Виды первой группы (см. табл. 3) характеризуются: 1) относительно узкими розеточными листьями (от ланцетных до линейных) (у *S. cardyophylla* они сердцевидные) с дугонервным жилкованием и цельным или нередко пальчатым (у *S. leventii* и *S. cardyophylla* — городчатым) краем и одиночными острыми зубцами у верхушки, 2) отсутствием ушек в основании стеблевых листьев, 3) белым или розовым цветом лепестков венчика, 4) мелкими (0,5–0,8 мм дл.) эллиптическими пыльниками (продолговатыми у *S. longifolia* и *S. minor*), 5) мелкими стручочками (3–7 мм дл. и 2,5–5 мм шир.) без носиков (рыльце сидячее) или с короткими (0,15–0,5 мм дл.) носиками (длина носика у *S. leventii*, *S. longifolia*, *S. minor* достигает 1–1,5 мм), 6) наличием хорошо выраженного основного механического слоя в створке, который в районе центральной жилки дополнен рядом механических клеток, 7) наличием у центрального проводящего пучка склеренхимных колпачков над флоэмой и под ксилемой (у некоторых видов механические клетки имеются и с одной из латеральных сторон пучка), 8) мелкосетчатой или среднесетчатой скульптурой поверхности семян (крупносетчатой у *S. leventii* и плитчатой у *S. cardyophylla*), 9) округлой или округло-овальной формой клеток экзотесты и наличием в них слизи; слабой выраженностью эндотесты (утолщения радиальных стенок плохо видны в световой микроскоп, за исключением *S. leventii*). У *S. cardyophylla* и *S. kazachstanica* клетки экзотесты вытянуты в тангентальном направлении и характеризуются небольшим содержанием слизи, что подробно рассмотрено выше.

Во вторую группу (2-я группа) вошло 4 вида: *S. puberula*, *S. sagittata*, *S. subalpina*, *S. tianschanica*, имеющие II тип строения перикарпия [4]. Виды этой группы (см. табл. 3) характеризуются: 1) перистонервным типом жилкования розеточных листьев и цельным краем их листовой пластинки, 2) наличием ушек в основании стеблевых листьев (у *S. puberula* ушки отсутствуют), 3) белым (*S. sagittata*) или кремовым цветом лепестков венчика, 4) продолговатыми пыльниками (у *S. subalpina* они округлые), 5) мелкими стручочками (4–6 мм дл. и 3–4 мм шир.) с более или менее выраженным носиком 0,5–1 мм дл. (у *S. puberula* стручочки более крупные — 7–9 мм дл.), 6) сильно развитым механическим слоем в перикарпии, кольцевым (в основном многорядным) расположением механических клеток вокруг центрального проводящего пучка, 7) среднесетчатой или плитчатой поверхностью семян, 8) вытянутыми в тангентальном направлении клетками экзотесты с разным содержанием слизи в экзотесте (количество слизи в разных клетках экзотесты у одного и того же вида варьируется) и хорошо выраженной эндотестой с различимыми в световой микроскоп утолщениями радиальных стенок.

Третья группа (3-я группа) включает в себя 5 видов (*S. brachyota*, *S. intermedia*, *S. robusta*, *S. rubtzovii*, *S. trautvetteri*). У *S. rubtzovii* и *S. trautvetteri* основной механический

Таблица 3. Основные группы родственных видов *Stroganowia*, выделенные по морфологическим и анатомическим признакам

Признаки	1-я группа	2-я группа	3-я группа
высота растения	высокие (80–100 см) (до 60 см у <i>S. longifolia</i> , <i>S. minor</i>)	высокие (80–100 см) (до 70 см у <i>S. fianshanica</i>)	низкорослые (30–50 см)
характеристика розеточных листьев (форма и край листовой пластинки, жилкование)	от широколанцетных до линейных (продолговатые у <i>S. minor</i> ; округло-сердцевидные у <i>S. cardiophylla</i>) цельнокрайные, нередко с пильчатым краем и одиночными зубцами у верхушки (у <i>S. leventi</i> — цельнокрайные или городчатые; только городчатые у <i>S. cardiophylla</i>) дугонервное	от обратояйцевидных до ланцетных цельнокрайные	различной формы (яйцевидные, округло-лопчатые, широколанцетные и др.), но более или менее широкие (ланцетные, продолговатые у <i>S. rubtzovii</i>) цельнокрайные (у <i>S. brachyota</i> , <i>S. intermedia</i> , <i>S. robusta</i> иногда с пильчатым краем или одиночными зубцами у верхушки) дугонервное (<i>S. brachyota</i> , <i>S. intermedia</i> , <i>S. robusta</i> , <i>S. rubtzovii</i>), перистонервное (<i>S. trautvetteri</i>)
характеристика черешков розеточных листьев	некрылатые короткие (0,5–5 см), длинные (5–15 см)	некрылатые короткие (2,5–3 см), длинные (9–11 см)	крылатые, короткие (до 1,5 см и до 3,5–5 см); (у <i>S. rubtzovii</i> некрылатые, длинные)
стеблевые листья (наличие ушек)	отсутствуют	имеются (отсутствуют у <i>S. ruberula</i>)	имеются
цвет лепестков	белый, розовый	кремовый (белый у <i>S. sagittata</i>)	белый (розоватый у <i>S. intermedia</i> и зеленоватый у <i>S. robusta</i>)

характеристика стручков (размеры, длина носика, наличие карпофора, наличие отверстия в переторчке)	мелкие (3–7 мм дл. и 2,5–5 мм шир.)	мелкие (4–6 мм дл. и 3–4 мм шир.) (7–9 мм дл. у <i>S. ribetula</i>)	крупные (9–15 мм дл. и 4–8 мм шир.) (6–7 мм дл. у <i>S. rubizovii</i>)
	носик отсутствует или короткий (0,15–0,5 мм) (1–1,5 мм у <i>S. leventii</i> , <i>S. longifolia</i> , <i>S. minor</i>)	средние 0,5–1 мм (очень короткий у <i>S. ribetula</i>)	средние 0,8–1,5 мм; (длинные, 3–5,5 мм у <i>S. robusta</i>)
строение перикарпия	карпофор отсутствует	карпофор отсутствует	карпофор имеется
	отверстие отсутствует	отверстие отсутствует	отверстие имеется (за исключением <i>S. rubizovii</i>)
строение перикарпия	механический слой выражен; клетки вытянуты в радиальном направлении; центральный пучок не полностью окружен механическими клетками	механический слой выражен; клетки в основном вытянуты в радиальном направлении; центральный пучок полностью окружен механическими клетками;	механический слой отсутствует или выражен слабо (за исключением <i>S. intermedia</i>); механические клетки в основном имеются у центрального пучка
	мелкосетчатая, среднесетчатая (крупносетчатая у <i>S. leventii</i> , плитчатая у <i>S. cardiophylla</i>)	среднесетчатая, плитчатая	среднесетчатая, крупносетчатая
характеристика семенной кожуры (форма клеток экзотесты, наличие слизи, выраженность эндотесты)	округлые или округло-овальные	клетки вытянуты в тангентальном направлении	клетки вытянуты в радиальном направлении
	слизь имеется (у <i>S. cardiophylla</i> , <i>S. kazakhstanica</i> слизи мало)	слизь отсутствует (<i>S. ribetula</i>) или ее мало	слизь имеется
	слабо выражена, утолщения радиальных стенок плохо видны в СМ (за исключением <i>S. leventii</i>)	выражена, утолщения радиальных стенок различимы в СМ	хорошо выражена, утолщения радиальных стенок хорошо видны в СМ (за исключением <i>S. rubizovii</i>)

Пр и м е ч а н и е. *S. tolimsczevii* и *S. persica* составляют монотипные группы, которые не отражены в таблице; 1-я группа: *S. affghana*, *S. angustifolia*, *S. bupleuroides*, *S. leventii*, *S. longifolia*, *S. minor*, *S. paniculata*, *S. saravshanica*; 2-я группа: *S. ribetula*, *S. sagittata*, *S. subalpina*, *S. tianschanica*; 3-я группа: *S. brachyota*, *S. intermedia*, *S. robusta*, *S. rubizovii*, *S. trautvetteri*. СМ — световой микроскоп.

слой в створке отсутствует (III тип перикарпия), у *S. brachyota*, *S. intermedia* и *S. robusta* он слабо выражен. Виды этой группы (см. табл. 3) в основном низкорослые растения, имеющие 1) широкие цельнокрайные розеточные листья различной формы с дуго-нервным жилкованием (у *S. trautvetteri* перистонервное) с короткими (до 1,5 см или до 3,5–5 см) крылатыми черешками (за исключением *S. rubtzovii*), 2) ушки в основании стеблевых листьев, 3) белые лепестки венчика (у *S. robusta* они зеленоватые), 4) крупные (0,9–1,2 мм дл., 0,5–0,6 мм шир.) продолговатые пыльники, 5) крупные стручочки (9–15 мм дл. и 4–8 мм шир.) с более или менее выраженным карпофором (0,3–1,5 мм) и носиком (0,8–5,5 мм) (у *S. rubtzovii* стручочки более мелкие), 6) отверстие в пергаментном слое перегородки плода, 7) механический слой в створке отсутствует или слабо выражен (за исключением *S. intermedia*), а механические клетки в основном имеются в районе центрального проводящего пучка, 8) поверхность семян крупносетчатая или среднесетчатая, 9) экзотеста представлена слизеобразующими клетками, вытянутыми в радиальном направлении; эндотеста выражена, утолщения радиальных стенок хорошо видны в световой микроскоп (за исключением *S. rubtzovii*). Представители этой группы характеризуются рядом признаков, отсутствующих у представителей других групп: наличием крылатых черешков у розеточных листьев, утолщенными плодоножками, наличием карпофора и отверстия в пергаментном слое перегородки, отсутствием механического слоя в перикарпии. Среди видов этой группы по ряду признаков выделяется *S. rubtzovii*: узкими листьями, не крылатыми черешками, более мелкими стручочками с цельными перегородками и плохо выраженной эндотестой в семенной коже. Тем не менее *S. rubtzovii* следует рассматривать в пределах этой группы, так как у этого вида имеется карпофор и отсутствует механический слой в перикарпии.

Монотипные группы образуют *S. tolmaczovii* и *S. persica*. *S. tolmaczovii* имеет многие признаки, характерные для видов третьей группы: выраженность карпофора, наличие отверстия в пергаментном слое перегородки, отсутствие механического слоя в перикарпии [4], наличие слизи в экзотесте и вытянутость ее клеток в радиальном направлении, выраженность эндотесты с различимыми в световом микроскопе утолщениями ее радиальных стенок [3]. Тем не менее у этого вида отмечен целый ряд существенных отличительных признаков, не позволяющих рассматривать его в составе третьей группы: очень крупные (30–45 см дл. и 6–8 см шир.) розеточные листья с городчатым краем и перистонервным жилкованием, стеблевые листья без ушек, лепестки венчика кремового цвета и крупные (до 5–7 мм в диам.) стручочки округлой или почти шаровидной формы (см. табл. 1). По некоторым морфологическим признакам (широкообратноланцетные или широкообратнояцевидные розеточные листья на длинных некрылатых черешках, перистонервный тип жилкования листьев и кремовый цвет лепестков венчика) *S. tolmaczovii* сходен и с видами второй группы, однако сильно отличается от них по анатомическому строению плодов и семян.

S. persica выделяется среди всех видов *Stroganowia* крупными перистонервными розеточными листьями яйцевидной или овальной формы на длинных черешках и сильно выраженными утолщениями радиальных оболочек в эндотесте.

Наши данные о делении видов на группы частично согласуются с молекулярными данными К. Mummenhoff et al. [31]. По результатам ДНК-анализа, исследованные ими виды *Stroganowia* распределились по трем группам. В первую группу вошли *S. brachyota*, *S. intermedia*, а также *Stubendorffia orientalis* Schrenk, *St. gracilis* Busch, *St. lipsky* Busch; во вторую — *S. affghana*, *S. sagittata*, *S. angustifolia*, *S. paniculata*, *S. litwinowii*; в третью —

S. cardiophylla, *St. aptera* Lipsky, *Winklera patrinoides* Rgl., *W. silaifolia* Korsh. По принятому нами делению, *S. brachyota* и *S. intermedia* также относятся к одной группе (третья группа). *S. affghana*, *S. angustifolia* и *S. paniculata* по нашим данным входят в одну группу (первая группа). К. Mummenhoff et al. [31] выносит *S. cardiophylla* в третью группу, что совпадает с полученными нами данными, о специализации этого вида. Считаем, что *S. sagittata* ошибочно попала в одну группу с *S. affghana*, *S. angustifolia* и *S. paniculata*. Согласно имеющимся у нас данным, объединять *S. sagittata* с вышеперечисленными видами не следует, так как этот вид относится к другому родству (отнесен нами к видам второй группы) и имеет принципиально иное строение перикарпия, семенной кожуры и географически удален от них. Объединение *S. litwinowii* Lipsky с видами рода *Stroganowia* [18] не согласуется с анатомическими данными [3, 4]. Что касается рассмотрения родов *Stroganowia*, *Stubendorffia* и *Winklera* в составе рода *Lepidium*, то, по нашему мнению, это является ошибочным. По совокупности признаков (морфология плодов, строение семенной кожуры и тип зародыша) к центральному роду *Lepidium* трибы *Lepidieae* наиболее близко стоит род *Stroganowia*. Роды *Heldreichia*, *Stubendorffia* и *Winklera* по вышеперечисленным признакам обособлены от рода *Lepidium* [42, 43].

Оценка эволюционной значимости признаков. При анализе морфологических и анатомических характеристик видов *Stroganowia* (см. табл. 1, 3) был выделен ряд наиболее важных признаков, которые, на наш взгляд, могут быть использованы для построения их эволюционных рядов. Для видов *Stroganowia* «Кодекс признаков примитивности и специализации» выглядит следующим образом:

- 1) плоды с карпофором — плоды без карпофора;
- 2) перегородки со сквозным отверстием — перегородки цельные;
- 3) основной механический слой в перикарпии отсутствует — основной механический слой в перикарпии слабо выражен (прерывистый с большими промежутками между цепочками, размеры механических клеток небольшие и/или их оболочки слабо утолщены) — основной механический слой в перикарпии хорошо выражен (непрерывный или прерывистый с небольшими промежутками, оболочки клеток утолщены);
- 4) клетки экзотесты со слизью и крахмалом — клетки экзотесты только со слизью — клетки экзотесты без слизи; клетки экзотесты со слизью и крахмалом — клетки экзотесты только с крахмалом.

При изучении разных групп крестоцветных А. А. Алявдина [44] отмечала корреляцию между раскрытием плодов и «ослизнением» семян. Она сделала вывод, что в нераскрывающихся плодах семена «не ослизняются», а в раскрывающихся — наблюдается «ослизнение» семян. По данным А. А. Алявиной [44], нераскрывающиеся плоды характеризуются хорошо выраженным механическим слоем, а раскрывающиеся — механического слоя практически не имеют. У видов *Stroganowia* все плоды раскрывающиеся, однако, и у них эта закономерность наблюдается. У видов *Stroganowia* с хорошо развитым механическим слоем слизь в клетках экзотесты отсутствует, а у видов с неразвитым механическим слоем, как правило, имеется. Отсутствие механического слоя в перикарпии и наличие слизи (с крахмалом) в экзотесте по «Кодексу специализации», приведенному выше, являются примитивными признаками. Соответственно, хорошо развитый механический слой и отсутствие слизи в экзотесте служат показателем молодости видов или их специализации. Кроме того, А. А. Алявдина [44] отмечала, что сочетание более развитого и примитивного признаков у одного вида указывает на молодость этого вида. Это же явление отмечено нами и у видов *Stroganowia*.

Ниже приводятся эволюционные ряды, отражающие корреляции признаков у видов *Stroganowia*.

Механический слой в перикарпии отсутствует или слабо развит — слизи в экзотесте много (с крахмалом: *S. tolmaczovii*, *S. trautvetteri*, *S. persica*, *S. intermedia*, *S. brachyota*, *S. saravschanica*; без крахмала: *S. rubtzovii*, *S. robusta*, *S. leventii*).

Механический слой в перикарпии слабо развит — слизи в экзотесте мало, крахмал отсутствует (*S. cardiophylla*).

Механический слой в перикарпии развит — слизь в экзотесте имеется (с крахмалом: *S. paniculata*; без крахмала: *S. bupleuroides*, *S. angustifolia*, *S. affghana*).

Механический слой в перикарпии развит — слизь в экзотесте отсутствует или ее мало (клетки с крахмалом: *S. kazachstanica*, *S. subalpina*, *S. tianschanica*; без крахмала: *S. sagittata*, *S. puberula*).

Вышеперечисленные корреляции анатомических признаков хорошо согласуются с эволюционными рядами морфологических признаков, отраженных в «Кодексе специализации». Следует отметить, что признаки, отражающие специализацию видов *Stroganowia*, в основном сосредоточены в репродуктивной сфере. Среди выделенных рядом авторов [44–55] анцестральных признаков у высших растений для рода *Stroganowia* характерны следующие: не специализированная жизненная форма — многолетнее травянистое растение, образование прикорневой розетки листьев, опушение из простых волосков, наличие уменьшенных листьев в соцветиях, раскрывающиеся плоды, многослойная семенная кожура, выраженный эндосперм.

Выделенные нами группы видов, отраженные в разделе «Группы родства видов *Stroganowia*», являются разновозрастными. К такому выводу мы пришли в результате сравнения признаков, присущих каждой из групп с эволюционными рядами морфологических и анатомических признаков, приведенных в этом разделе.

Наиболее древние признаки характерны для видов третьей группы (*S. robusta*, *S. brachyota*, *S. rubtzovii*, *S. trautvetteri*, *S. intermedia*): плоды с карпофором (характерен только для представителей этой группы) и слабовыраженным (или отсутствующим) основным механическим слоем в перикарпии, перегородки плодов с более или менее выраженным отверстием, в экзотесте содержится много слизи, наряду со слизью в клетках экзотесты содержится крахмал (не у всех видов). Виды этой группы произрастают в западной части Туранской провинции и Джунгаро-Тяньшане-Алайской провинции и частично заходят в Каратаусский округ Горно-Среднеазиатской провинции. *S. tolmaczovii*, представитель монотипной группы, по ряду анцестральных признаков (плоды с карпофором и сквозным отверстием в перегородке, перикарпий без основного механического слоя, семена с большим количеством слизи и крахмала в экзотесте) близок к видам третьей группы, что, вероятно, также указывает на его древность.

Более молодыми по сравнению с видами третьей группы являются виды первой и второй групп. Они характеризуются отсутствием карпофора и отсутствием отверстия в перегородке. У видов первой группы (*S. affghana*, *S. bupleuroides*, *S. kazachstanica*, *S. cardiophylla*, *S. angustifolia*, *S. saravschanica*, *S. paniculata*) механический слой более или менее выражен и в экзотесте преобладает слизь. У видов второй группы (*S. puberula*, *S. subalpina*, *S. tianschanica*, *S. sagittata*) основной механический слой хорошо выражен, а в экзотесте слизь отсутствует или имеется в небольших количествах.

Виды первой группы, по-видимому, неоднородны по своему происхождению и их условно можно разделить на две подгруппы. Виды первой подгруппы произра-

стают в Хорасан-Копетдагской (*S. affghana*, *S. bupleuroides*) и Центрально-Анатолийской (*S. leventii*) провинциях. Виды второй подгруппы (*S. kazachstanica*, *S. cardiophylla*, *S. angustifolia*, *S. saravschanica*, *S. paniculata*) произрастают в Горно-Среднеазиатской провинции (Нуратауский, Каратаусский, Западно-Тяньшанский, Ферганский, Киргизский, Моголтау-Кураминский, Кухистанский, Каратегин-Алайский, Гиссаро-Дарвазский, Припанджский, Западно-Гиссарский округа) (см. табл. 2). Несмотря на дизъюнкции ареалов видов первой группы, они характеризуются сходными признаками. Наиболее молодым видом этой подгруппы, на наш взгляд, является *S. angustifolia*, характеризующийся нераскрывающимися плодами. Среди видов второй подгруппы по распространению (хребет Каратау) и специализированному строению семенной кожуры выделяются *S. kazachstanica* и *S. cardiophylla*, что будет рассмотрено в разделе «Распространение».

Виды второй группы произрастают в Туранской и Джунгаро-Тяньшане-Алайской провинциях (как и представители третьей группы), а также в Горно-Среднеазиатской провинции (Кухистанский, Каратегин-Алайский, Гиссаро-Дарвазский округа и переходный Парапамизский округ) (см. табл. 2).

С видами первой группы по ряду морфологических (прогрессивных) признаков сближается представитель монотипной группы *S. persica* (отсутствие карпофора и отверстия в перегородке плодов). Только строение семенной кожуры (в экзотесте много слизи и имеется крахмал) дает возможность предположить о древности этого вида.

Род *Stroganowia*, скорее всего, появился в неогене, так как одна часть его видов связана с шибликами (*S. paniculata*, *S. subalpina*, *S. tolmaczovii*, *S. minor*, *S. cardiophylla*), другая — с полусаваннами (особенно крупнотравными) (*S. bupleuroides*, *S. sagittata*, *S. brachyota*, *S. intermedia*, *S. trautvetteri*). Эти группировки, по мнению Р.В. Камелина, являются производными неогенового комплекса прашибляка [38, 50, 51, 56–58].

Распространение. Род *Stroganowia*, в принятом нами объеме (особенно после исключения из него американского представителя *S. tiehmii* Rollins [4]), является эндемичным для Ирано-Туранской флористической области по районированию А.Л. Тахтаджяна [48] (рис. 3; см. табл. 2). По районированию Камелина [50, 60] эта область представляет часть Древнесредиземноморского подцарства и разделяется между Сахаро-Гобийской пустынной и Переднеазиатской горной областями. Виды *Stroganowia* распространены исключительно в Древнесредиземноморском подцарстве, главным образом в Переднеазиатской области, лишь некоторые виды заходят по останцовым низкогорьям в прилегающие районы Туранской провинции Сахаро-Гобийской области. Род преимущественно горный и его виды сосредоточены в Иранской группе горных провинций Переднеазиатской области (Горно-Среднеазиатская, Курдистано-Загросская, Хорасан-Копетдагская, Центрально-Анатолийская).

Большинство видов сконцентрировано в Западном Тянь-Шане и Памиро-Алае, которые входят в Горно-Среднеазиатскую провинцию Переднеазиатской области и образуют, по нашему мнению, первый центр (I) распространения видов *Stroganowia* (центральная часть ареала рода). Р.В. Камелин [50] выделяет в пределах этой провинции четырнадцать округов, в десяти из которых встречаются виды рода *Stroganowia*: *S. cardiophylla*, *S. intermedia*, *S. kazachstanica* и *S. robusta* — Каратаусский округ; *S. paniculata* — Каратаусский, Западно-Тяньшанский, Ферганский, Киргизский, Моголтау-Кураминский, Кухистанский, Каратегин-Алайский, Гиссаро-Дарвазский, Припанджский, Западно-Гиссарский; *S. angustifolia* — Нуратауский; *S. subalpina* — Кухистанский,

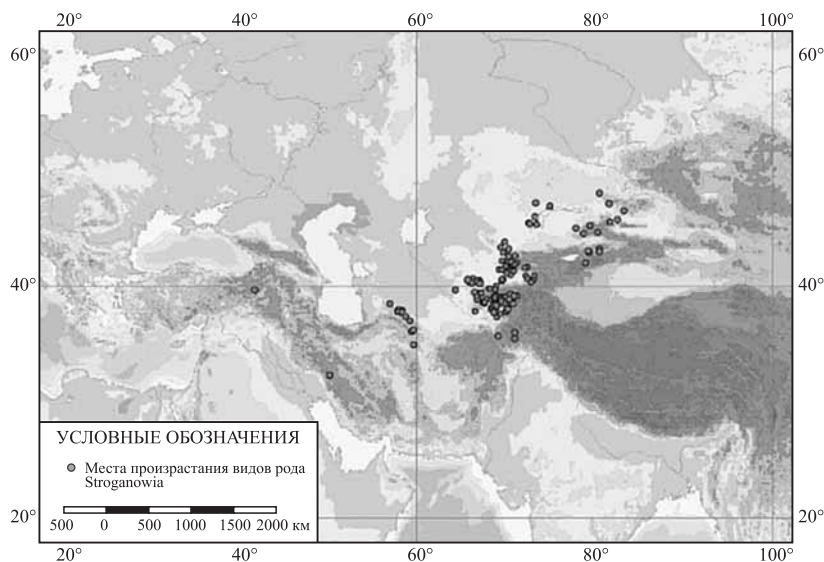


Рис. 3. Ареал рода *Stroganowia* на территории Ирано-Туранской флористической области (карта)

Каратегин-Алайский, Гиссаро-Дарвазский; *S. saravschanica* и *S. minor* — Западно-Гиссарский; *S. tolmaczovii* — Припянджский; *S. puberula* — Каракорумская переходная провинция и Парапамизский переходный округ.

Второй центр (II) произрастания видов *Stroganowia* (*S. sagittata*, *S. brachyota*, *S. intermedia*, *S. rubtzovii*, *S. tianschanica*, *S. trautvetteri*) выделяется в восточной части ареала рода и в основном охватывает районы низкогорий и плато близ озер Балхаш и Алаколь, Джунгарский Алатау и Тарбагатай (см. табл. 2). Эти территории находятся на границе Джунгаро-Тяньшане-Алайской провинции Переднеазиатской области и прилегающей к ней западной части Туранской провинции (Джунгарская подпровинция) Сахаро-Гобийской области.

В третьем центре (III) сосредоточены виды, произрастающие в западной части ареала рода (западная часть Переднеазиатской области). Виды распределены по следующим провинциям: Центрально-Анатолийская — *S. leventii*; Хорасан-Копетдагская — *S. affghana* и *S. bupleuroides*; Курдистано-Загросская — *S. longifolia* и *S. persica*.

На основании проведенного исследования (обобщения морфологического строения видов, анатомии их плодов и семян, а также сопоставления этих данных с экологией, географией и палеогеографией Средней Азии) мы пришли к выводу, что род *Stroganowia* является древним автохтонным переднеазиатским родом. Узкий эндемизм его видов, на наш взгляд, связан с дифференциацией третичной флоры при изменении (похолодание) климата в четвертичном периоде [50, 51, 57, 61–67]. Локальному распространению видов *Stroganowia* способствует также и тип диссеминации — барохория. Н. В. Павлов [43], наблюдая за произрастанием видов *Stroganowia* в природе, отмечает, что они крайне рассеяны, их местонахождения очень удалены друг от друга. Однако в местонахождении растения сосредоточено большое количество экземпляров, и по разновозрастности последних легко понять их происхождение в качестве самосева из семян начальной исходной особи. Очевидно, крупные, сравнительно тяжелые семе-

на плохо разносятся механическими агентами, и растения способны только к весьма медленному территориальному ограниченному расселению. В данном случае барохория помогает растениям сохраниться в узколокальных местах, где этот вид способен выжить (в некоторых случаях в связи с наличием слизепроизводящих клеток в экзотесте возможна эпизоохория или антропохория). По сообщению Р. В. Камелина, виды *Stroganowia*, имеющие раскидистые соцветия, могут распространяться на большие расстояния путем отламывания сухих частей соцветия и перенесения их ветром.

Исходя из приуроченности видов *Stroganowia* к горным структурам (см. рис. 3), предполагаем, что виды рода в прошлом были широко представлены в предгорьях Переднеазиатской области. Континентализация климата и ксерофильная перестройка третичной флоры привели к частичному вымиранию видов *Stroganowia* и/или к их миграции в горные районы. Перестройка флоры и возобновление процессов орогенеза, вероятно, создали условия для возникновения дизъюнкций в западных частях ареала рода *Stroganowia* (современные ареалы *S. leventii* (Турция), *S. persica* и *S. longifolia* (Иран), *S. bupleuroides* и *S. affghana* (Иран, Афганистан)). Эндемик хребта Нуратау, *S. angustifolia*, скорее всего, имеет родственные связи с *S. bupleuroides* и *S. affghana*, о чем свидетельствует большое сходство между этими видами по морфологии и анатомии (плодов и семян).

Виды, распространенные в основном в Джунгарской подпровинции Туранской провинции по периферии горных цепей Тянь-Шаня и хребтов Джунгарского Алатау и Тарбагатай (*S. sagittata*, *S. brachyota*, *S. intermedia*, *S. rubtzovii*), вероятно, рано обособились от остальных видов *Stroganowia* и сохранили в строении перикарпия и семенной кожуры ряд анцестральных признаков. В перикарпии этих видов слабо развит или отсутствует основной механический слой и в экзотесте имеется много слизи и крахмала. На наш взгляд, более молодым видом является *S. sagittata*, характеризующийся продвинутыми признаками: хорошо развитый механический слой в перикарпии и небольшое количество слизи (без крахмала) в экзотесте. Большинство этих видов относятся ко второму центру произрастания.

Признаки древней специализации отмечены у *S. tolmaczovii*, эндемика Юго-Западного Памиро-Алая (Припямдзский округ, см. табл. 2). Этот вид характеризуется наличием карпофора и перфораций в перегородках плодов, хорошо вскрывающимися стручочками без механического слоя в створках, наличием большого количества слизи и крахмала в семенной кожуре.

Относительно эндемиков хребта Каратау (*S. robusta*, *S. kazachstanica*, *S. cardiophylla*), можно предположить, что они долгое время были изолированы от других видов, о чем свидетельствует ряд отличительных черт в строении их семенной кожуры и перикарпия. В пользу обособленного и длительного произрастания этих видов в Каратау может говорить иной состав слизи, выявленный при ее окрашивании толуидиновым синим. У этих видов слизь (*S. robusta*), «слизеподобное вещество» (*S. kazachstanica*) и фибриллярное вещество (*S. cardiophylla*) окрашиваются в розовый цвет, а не в синий и сине-фиолетовый, как у остальных видов *Stroganowia*. Однако, несмотря на общность видов по составу слизи, все они в разной степени обособлены друг от друга, о чем свидетельствует их строение. *S. kazachstanica* и *S. cardiophylla* проявляют сходство по набору внешних признаков и строению перикарпия, но отличаются по строению экзотесты семенной кожуры (см. выше). *S. robusta* по совокупности морфологических и анатомических признаков резко отличается от *S. kazachstanica* и *S. cardiophylla* и проявляет сходство с видами, большей частью произрастающими в Туранской провинции (по

произведенному нами делению рода на группы в разделе «Группы родства видов *Stroganowia*» *S. robusta* входит в третью группу). Мы предполагаем разное происхождение каратаусских видов, о чем будет сказано в разделе «Центры видообразования рода *Stroganowia* и возможные пути миграции его видов». Наши данные совпадают с мнением Р. В. Камелина [38] о древности каратаусских видов: появление *S. cardiophylla* он датирует плиоценом, а *S. robusta* — плейстоценом. Наиболее специализированное строение клеток экзотесты *S. cardiophylla* среди всех изученных видов *Stroganowia* (раздел «Семенная кожура»), может служить дополнительным показателем древности этого вида.

О более обширном в прошлом ареале рода *Stroganowia* может свидетельствовать прибалхашский вид *S. trautwetteri*, произрастающий в Бетпак-Далинском и Балхаш-Алакольском районах Казахстана. Этот вид в прошлом мог иметь общего предка с отдельными представителями Туранской провинции, а также с каратаусским видом *S. robusta* Горно-Среднеазиатской провинции. Такое заключение сделано на основании анализа присущих этим видам признаков: выраженный карпофор, сквозное отверстие в пергаментном слое перегородки, крылатые черешки и ушки на стеблевых листьях, отсутствие или слабая выраженность основного механического слоя в перикарпии, наличие большого количества слизи (часто с крахмалом) в экзотесте. Однако по типу жилкования и цвету окрашивания клеточных стенок в перикарпии и слизи в семенной кожуре толуидиновым синим *S. trautwetteri* ближе стоит к видам Джунгарской подпровинции. По мнению Р. В. Камелина, в прошлом территория Каратау была связана с Бетпак-Далой [38], а озера Балхаш и Алаколь образовывали единый бассейн [68]. Таким образом, не было препятствий для широкого распространения этого вида как в восточном, так и в западном направлениях относительно его современного распространения. Однако, по нашему мнению, *S. trautwetteri* был более широко представлен на востоке Туранской провинции и связан с видами Джунгарской подпровинции.

Наиболее широким распространением среди видов *Stroganowia* отличается *S. paniculata*, встречающийся практически во всех округах Горно-Среднеазиатской провинции (см. табл. 2). Вероятно, *S. paniculata* своим происхождением связан с Каратау, о чем свидетельствует его встречаемость в каратаусском округе и сходство строения перикарпия с каратаусскими видами — *S. kazachstanica* и *S. cardiophylla*. Полагаем, что *S. paniculata* произошел от общего предка с *S. kazachstanica* и *S. cardiophylla*, поднялся в горы и продвинулся в глубь континента, сохранив анцестральные признаки в семенной кожуре (слизь и крахмал в экзотесте). Отмечаемый полиморфизм у этого вида может быть связан с освоением новых территорий в целом и при продвижении в горы в частности. Р. В. Камелин [38] считает *S. paniculata* викарным видом *S. cardiophylla*.

S. puberula, *S. subalpina* и *S. tianschanica*, скорее всего, долго существовали в горах и произошли в результате мутаций видов, имевших слизь и крахмал в экзотесте. Исчезновению слизи, по нашему мнению, способствовало приспособление к произрастанию в верхних поясах гор (раздел «Семенная кожура»). У этих видов отмечается ряд прогрессивных признаков: сильное развитие механического слоя в перикарпии, отсутствие или незначительное содержание слизи в экзотесте и укрупнение семядолей (у *S. subalpina* и *S. puberula* они дважды поперек сложенные). По мнению В. Е. Аветисян [47], укрупнение семядолей направлено на повышение прорастающей способности семян и свидетельствует о высоком уровне организации вида.

Центры видообразования рода *Stroganowia* и возможные пути миграции его видов. Согласно проведенному анализу мы пришли к выводу, что род *Stroganowia* имеет

два центра видообразования. Первый центр видообразования охватывает в основном центральную часть ареала и соответствует I центру произрастания. Виды III центра произрастания (*S. longifolia*, *S. persica*, *S. affghana*, *S. leventii*, *S. bupleuroides*), распространенные в западной части ареала, вероятно, относятся к первому центру видообразования, однако, отделились от него в результате перестройки древнесредиземноморской флоры в ледниковый период и в процессе орогенеза. Второй центр видообразования находится в восточной части ареала и соответствует II центру произрастания видов.

Виды первого центра видообразования (*S. angustifolia*, *S. minor*, *S. paniculata*, *S. sarschanica*, *S. cardiophylla*, *S. kazachstanica*,) формировались в основном в предгорьях Западного Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Далее распространение видов шло в горы. Второй центр видообразования (*S. subalpina*, *S. tianschanica*, *S. sagittata*, *S. intermedia*, *S. trautvetteri*, *S. brachyota*, *S. rubtzovii*, *S. robusta*, *S. puberula*) возник в Балхаш-Алакольском районе, о чем может свидетельствовать нахождение большинства видов этого центра в Джунгарском Алатау и Тарбагатае. Распространение видов из второго центра видообразования шло по периферии Тянь-Шаня на запад (Заилийский Алатау, Терской Алатау, Киргизский Алатау, Каратау), углубляясь в горы.

Виды обоих центров видообразования различаются по ряду морфологических и анатомических признаков. Виды первого центра видообразования характеризуются в основном дугонервным жилкованием листьев (у *S. persica* оно перистонервное), отсутствием ушек в основании стеблевых листьев, отсутствием карпофора, сидячим рыльцем или небольшими носиками (до 0,5 мм) у плодов (у *S. longifolia*, *S. leventii*, *S. minor* носики — 1–1,5 мм), цельным пергаментным слоем в перегородках плодов, выраженным основным механическим слоем в перикарпии и наличием слизи в экзотесте (иногда с крахмалом) (см. табл. 1 и 3). Виды второго центра видообразования имеют в основном перистонервное жилкование листьев (у *S. intermedia*, *S. brachyota*, *S. rubtzovii* оно дугонервное), ушки в основании стеблевых листьев (отсутствуют у *S. puberula*), длинные носики у плодов (от 0,5 мм). Виды разных групп (см. табл. 3), входящие во второй центр видообразования характеризуются рядом отличительных черт. У видов второй группы сильно выражен механический слой в перикарпии и мало слизи в экзотесте. Виды третьей группы имеют карпофор, отверстие в пергаментном слое перегородки, слабо выраженный механический слой в перикарпии и большое количество слизи в экзотесте.

Среди видов второго центра видообразования выделяется древний специализированный каратауский вид *S. robusta* (по габитусу, крупным плодам с длинными шиловидными носиками и своеобразному строению перикарпия [4]). Несмотря на то, что *S. robusta* произрастает в Каратау и отнесен нами к I центру произрастания, по происхождению он, скорее всего, связан с видами второго центра видообразования. Вероятно, этот вид в прошлом произрастал в северных районах Казахстана и мог проникнуть в Каратау из Бетпак-Далы по равнине, соединявшей, по мнению Р. В. Камелина [38], эти районы в прошлом. В Бетпак-Дале произрастает *S. trautvetteri*, по многим признакам сходный с *S. robusta*. Р. В. Камелин [38] считает *S. robusta* хорошо обособленным типом казахстанско-приалтайского родства *Stroganowia*.

Относительно *S. tolmaczovii* мы затрудняемся отнести его к какому-либо центру видообразования и можем только сказать, что это древний вид, характеризующийся рядом анцестральных признаков (раздел «Оценка эволюционной значимости признаков»). Возможно, этот вид связан с видами рода *Stubendorffia*, подтверждение чего требует дополнительных исследований.

Выводы

Проведенный сравнительный морфолого-анатомический анализ рода *Stroganowia* показал, что его виды хорошо отделены друг от друга. В результате перенесения американского представителя (*S. tiehmii*) в род *Lepidium* [4], род *Stroganowia* можно считать эндемичным для Ирано-Туранской флористической области. Узкий эндемизм большинства видов *Stroganowia*, вероятно, связан с автохтонным развитием рода в Передней Азии на основе третичной древнесредиземноморской флоры.

Род *Stroganowia* полифилетичен и формировался в двух центрах: в предгорьях Западного Тянь-Шаня и Памиро-Алая, а также в Балхаш-Алакольском районе. Миграция видов из этих центров шла в горные районы: из первого центра в южном направлении, из второго центра в западном направлении (по периферии Тянь-Шаня).

Выделено три основных центра произрастания видов *Stroganowia*, находящиеся в западной (Курдо-Загросская Хорасан-Копетдагская, Центрально-Анатолийская провинции), центральной (Горно-Среднеазиатская провинция) и восточной (Джунгаро-Тяньшане-Алайская и западная часть Туранской провинции) частях ареала рода. Западная и центральная части ареала, видимо, составляли единый центр видообразования (первый центр видообразования). Восточная часть ареала соответствует второму центру видообразования, из которого часть видов заходит в I центр произрастания. Виды каждого центра видообразования более или менее обособлены морфологически и анатомически.

Виды, являющиеся эндемиками хребта Каратау (*S. robusta*, *S. cardiophylla*, *S. kazachstanica*) древние и специализированные, неоднородны по происхождению, о чем свидетельствует их строение. *S. cardiophylla* и *S. kazachstanica* сходны между собой (по морфологии, строению перикарпия) и относятся к первому центру видообразования. Эти виды возникли и формировались в Каратау, изолированно от других видов *Stroganowia*. *S. robusta* по ряду морфологических и анатомических признаков проявляет большое сходство с видами второго центра видообразования и сильно отличается от *S. cardiophylla* и *S. kazachstanica*. Мы относим *S. robusta* к видам второго центра видообразования и считаем, что этот вид мигрировал в Каратау из Бетпак-Далы.

Согласно построенному для рода *Stroganowia* кодексу примитивных и более развитых признаков, для предковых форм была характерна слабая выраженность (или отсутствие) механического слоя перикарпия, а в семенной коже — большое количество слизи и крахмала в экзотесте.

У представителей рода *Stroganowia* выработался ряд приспособлений к перенесению неблагоприятных условий произрастания [69], которые отмечаются в листьях (утолщения наружных клеточных стенок эпидермы, наличие слизистого вещества в вакуолях клеток мезофила, склеренхимные обкладки у проводящих пучков), в перикарпии (утолщения наружных клеточных стенок экзокарпия, наличие слизеподобного вещества в межклетниках и наличие склеренхимной обкладки вокруг пучков) и семенной коже (слизепроизводящие клетки в экзотесте).

Деление видов *Stroganowia*, предпринятое нами, на основании морфологических и анатомических признаков, в общих чертах совпадает с делением на группы, полученным по молекулярным данным из работы [31].

Авторы выражают благодарность Р. В. Камелину за ценные консультации при обсуждении результатов, С. В. Викулину и Е. В. Болтенкову за советы при проведении исследований, Т. А. Станкевич и А. Н. Ивановой за помощь при оформлении работы.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 10-04-00277).

Литература

1. Карпова А. П., Григорьева В. В. Палиноморфология рода *Stroganowia* и некоторых представителей родов *Lepidium* и *Stubendorffia* (Cruciferae) // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 9. С. 1332–1340.
2. Карпова А. П., Григорьева В. В. Естественный полиморфизм палиноморфологических признаков у *Stroganowia leventii* V. I. Dorof. (Cruciferae) // Сборник научных трудов XII Всероссийской палинологической конференции 29 сентября — 4 октября 2008 г., СПб., 2008. С. 77–81.
3. Карпова А. П., Яковлева О. В. Строение семенной кожуры у видов *Stroganowia* и некоторых представителей рода *Lepidium* (Cruciferae) // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 12. С. 1791–1801.
4. Карпова А. П., Яковлева О. В. Особенности строения перикарпия видов рода *Stroganowia* (Cruciferae) // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 2. С. 222–230.
5. Бочаницев В. П. Род *Stroganowia* Kar. et Kir (Cruciferae) // Новости систематики высших растений. Л., 1984. Т. 21. С. 72–81.
6. Павлов Н. В. Род 663. Строгоновия — *Stroganowia* Kar. et Kir. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 8. С. 524–541.
7. Бочаницев В. П., Введенский А. И. Новые виды растений // Бот. матер. герб. бот. ин-та Узбек. фил. АН СССР. Ташкент, 1941. Вып. 3. С. 3–20.
8. Бочаницев В. П., Введенский А. И. Новые крестоцветные из Средней Азии // Бот. матер. герб. ин-та ботан. и зоол. АН УзССР. Ташкент, 1948. Вып. 7. С. 3–12.
9. Бочаницев В. П., Введенский А. И. Сем. LIX Cruciferae — Крестоцветные // Флора Узбекистана. Ташкент, 1955. Т. 3. С. 65–221.
10. Булгакова Л. Л. Новый вид рода *Stroganowia* из Памиро-Алая. // Бот. матер. герб. ин-та ботан. АН УзССР. Ташкент, 1982. Вып. 20. С. 8–10.
11. Буш Н. А. О новом виде рода *Stroganovia* Kar. et Kir. из Персии // Журн. Русск. бот. общ. М.; Л., 1926. Т. 11, № 1–2. С. 225–227.
12. Буш Н. А. Сем. Cruciferae // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 8. С. 14–606.
13. Васильева А. Н. Сем. LI Cruciferae Juss. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1961. Т. 4. С. 171–338.
14. Васильченко И. Т. Сем. XL Cruciferae — Крестоцветные // Флора Туркмении. Ашхабад, 1948. Т. 3. С. 169–271.
15. Виноградова Р. М. Род *Stroganovia* Kar. et Kir. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1974. Т. 4. С. 199–202.
16. Дорофеев В. И. Новые таксоны *Stroganowia leventii* V. I. Dorof. (Cruciferae) // Новости систематики высших растений. М.; СПб., 2006. Т. 38. С. 127–130.
17. Дорофеев В. И., Коротяев Б. А., Гольтекин Л. Новый вид рода *Stroganowia* Kar. et Kir. (Cruciferae) из Северо-Восточной Турции и связанные с ним долгоносикообразные жуки (Coleoptera, Curculionoidea) // Бюл. МОИП. Вып. 2. Отд. Биол. 2004. Т. 109. С. 72–75.
18. Карпова А. П. Новый вид *Stroganowia* Kar. et Kir. (Cruciferae) из Казахстана // Новости систематики высших растений. СПб., 2006. Т. 38. С. 131–133.
19. Никитин В. В. Сем. 55. Крестоцветные — Brassicaceae Burnett. (Cruciferae Juss.) // Определитель растений Туркменистана. Л., 1988. С. 244–281.
20. Никитина Е. В. Род 57. *Stroganovia* Kar. et Kir. // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1955. Т. 6. С. 271–273.

21. Павлов Н. В. Краткий обзор рода *Stroganovia* Kar. et Kir. // Бот. журн. 1933. Т. 18, № 5. С. 362–369.
22. Федченко Б. А. Растительность Туркестана // Иллюстрированное пособие для определения растений, дикорастущих в Туркестанском крае и Киргизских степях. Петроград, 1915. 824 с.
23. Федченко О. А., Федченко Б. А. Перечень растений дикорастущих в русском Туркестане // Изв. Турк. Отдел. РГО. Юрьев, 1909: приложение к т. 6, ч. 2. 300 с.
24. Юнусов С. Ю. Новый вид рода *Stroganovia* Kar. et Kir. из Южного Таджикистана // Докл. АН Таджикской ССР. Душанбе, 1975. Т. 18, № 2. С. 62–64.
25. Юнусов С. Ю. Род 434 (72). Строгановия — *Stroganovia* Kar. et Kir. // Флора Таджикской ССР. Крестоцветные-бобовые. Л., 1978. Т. 5. С. 245–248.
26. Юнусов С. Ю. Сем. 33. Крестоцветные — Cruciferae // Определитель растений ущелья реки Варзоб. Вып. 2. Душанбе, 1989. С. 30–63.
27. Hedge J. Tribus Lepidieae // K. H. Rechinger. Flora Iranica. N 57. Graz, 1968. P. 63–122.
28. Ke-chien K. Trib. 3 Lepidieae DC // Flora Reipublicae popularis sinicae. Angiospermae dicotyledoneae Cruciferae / ed. by C. Tai-yien. China, 1987. Т. 33. P. 44–109.
29. Kitamura S. Cruciferae // Flora of Afghanistan. Kyoto, 1955. Vol. 2. P. 137–166.
30. Kitamura S. Cruciferae // Acta Phytotaxonomica et Geobotanica. Kyoto, 1958. Vol. 18, N 5. P. 139–140.
31. Mummehoff K., Polster A., Mühlhausen A., Theißen G. *Lepidium* as a model system for studying the evolution of fruit development in Brassicaceae // J. Exper. Bot. 2009. Vol. 60, N 5. P. 1503–1513.
32. Raunkiaer C. De danske blomsterplanters naturhistorie. Copenhagen, 1895–1899. Vol. 1. 529 p.
33. Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford; Clarendon, 1934. 632 p.
34. Rechinger K. H. fil. Plantae novae iranicae. I. // Repertorium Europaeum et Mediterraneum. 1940. Nr. 48. P. 35–37.
35. Zhen-xi A. Cruciferae // Flora Xinjiangensis, Berberidaceae-Cruciferae. N 2 / ed. by Zhen-xi. Xinjiang, 1955. Vol. 2. P. 38–229.
36. Isolation and characterization of mutants defective in Seed coat mucilage secretory cell development in *Arabidopsis* / Western T. L., Burn J., Tan W. L., Skinner D. J., McCaffrey L. M., Moffatt B. A., Haughn G. W. // Plant Physiol. 2001. Vol. 127. P. 998–1011.
37. MUCILAGE-MODIFIED4 encodes a putative pectin biosynthetic enzyme developmentally regulated by APETALA2, TRANSPARENT TESTA GLABRA1, and GLABRA2 in the *Arabidopsis* seed coat / Western T. L., Young D. S., Dean G. H., Tan W. L., Samuels A. L., Haughn G. W. // Plant Physiol. 2004. Vol. 134. P. 296–306.
38. Камелин Р. В. Флора Сырдарьинского Каратау. Л., 1990. 145 с.
39. Александров В. Г. Анатомия растений. М., 1954. 499 с.
40. Grubert M. Studies on the distribution of myxospermy among seeds and fruits of angiospermae and its ecological importance // Acta Boil. Venez. 1974. Vol. 8, N 3–4. P. 315–551.
41. Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (Urticaceae) // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 7. С. 33–41.
42. Карпова А. П., Яковлева О. В. Сравнительная характеристика семян некоторых родов трибы Lepidieae (Cruciferae) // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 4. С. 441–448.
43. Карпова А. П., Яковлева О. В. Строение семенной кожуры представителей рода *Stubendorffia* (Cruciferae) // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 5. С. 37–42.
44. Алявдина А. А. Значение анатомии плодов и семян для систематики крестоцветных // Журн. русск. бот. о-ва. 1931. Т. 6, № 1. С. 65–100.
45. Аветисян В. Е. Некоторые особенности расселения крестоцветных (Brassicaceae) в связи с их эволюцией // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 6. С. 825–829.
46. Аветисян В. Е. Система семейства Brassicaceae // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 10. С. 1297–1305.

47. *Аветисян В. Е.* Крестоцветные (сем. Brassicaceae Burnett) Кавказа: дис. ... докт. биол. наук в форме научного доклада. Ереван, 1991. 46 с.
48. *Дорофеев В. И.* Крестоцветные (Cruciferae V. Juss.) Европейской России и Северного Кавказа: дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2004. 636 с.
49. *Дорофеев В. И.* Плоды крестоцветных: разнообразие, строение, классификация, происхождение // *Turczaninowia*. Барнаул, 2004. Т. 7. Вып. 3. С. 43–87.
50. *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 354 с.
51. *Камелин Р. В.* Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 239 с.
52. *Меликян А. П.* О некоторых общих тенденциях в эволюции и специализации плодов // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев, 1981. С. 117–125.
53. *Меликян А. П.* Сравнительное исследование плодов и семян представителей семейства Phytolaccaceae R. Br. // Морфология центросеменных как источник эволюционной информации. М., 1990. С. 151–180.
54. *Тахтаджян А. Л.* Грани эволюции. Статьи по теории эволюции 1943–2006 гг. СПб., 2007. 425 с.
55. *Цвелев Н. Н.* Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений: сб. избр. трудов. М.; СПб., 2005. 407 с.
56. *Камелин Р. В.* Кухиستانский округ горной Средней Азии. Ботанико-географический анализ. Комаровские чтения XXXI. Л., 1979. 117 с.
57. *Камелин Р. В.* Восточно-Древнесредиземноморские мезоксерофильные и ксерофильные листопадные леса, редколесья и кустарники (шибляк) // Листопадные ксерофильные леса, редколесья и кустарники. Вып. 17. СПб., 1995. С. 26–45.
58. *Камелин Р. В.* Крестоцветные: краткий обзор системы. Барнаул, 2002. 51 с.
59. *Тахтаджян А. Л.* Флористические области земли. Л., 1978. 247 с.
60. *Камелин Р. В.* Ореокриофитные элементы флоры горной Средней Азии // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 6. С. 730–757.
61. *Быков Б. А.* Очерки истории растительного мира Казахстана и Средней Азии. Алма-Ата, 1979. 107 с.
62. *Вульф Е. В.* Историческая география растений М.; Л., 1944. С. 545.
63. *Лазыков Г. А.* Семейство Caryophyllaceae Juss. во флоре Киргизии: дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1994. 161 с.
64. *Попов М. Г.* Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. САГУ. 1927. № 15. С. 239–292.
65. *Попов М. Г.* Основные периоды формообразования и иммиграций во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры // Проблема реликтов во флоре СССР: тезисы совещания. М.; Л., 1938. С. 10–26.
66. *Попов М. Г.* Основы флорогенетики. М., 1963. 135 с.
67. *Толмачев А. И.* Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов Северного полушария // Бот. журн. 1948. Т. 33, № 2. С. 161–180.
68. *Камелин Р. В.* Древнексерофильное семейство Chenopodiaceae во флоре Турана и Центральной Азии // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 4. С. 441–464.
69. *Карпова А. П., Яковлева О. В.* Характеристика и признаки адаптации видов рода *Stroganowia* Karf. et Kir. (Cruciferae) // Карпология и репродуктивная биология высших растений. Тр. всерос. науч. конф. с междунар. участ., посвящ. памяти проф. А. П. Меликяна. М., 2011. С. 115–118.

Статья поступила в редакцию 10 октября 2011 г.