

А.Н. КРАСНОВА

Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия
krasa@ibiw.yaroslavl.ru

ЭВОЛЮЦИЯ ПОДРОДА *ROHRBACHIA* (KRONF. EX RIEDL) А. KRASNOVA ГИДРОФИЛЬНОГО РОДА *ТУРНА* L.*

К л ю ч е в ы е с л о в а: эволюция, популяция, подрод *Rohrbachia*, секция, Ангариды, Монголия, *Turpha ephemeroidea*

Подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova включает три секции — *Turanicae* A. Krasnova, *Minimae* A. Krasnova и *Mongolica* A. Krasnova (Краснова, 2002, 2011), которые экогенетически тесно связаны с Древнесредиземноморской (Тетисовой) областью (Тахтаджян, 2007). Формирование арсальных популяций секций подрода *Rohrbachia* происходило в прибрежьях эпиконтинентальных морей-проливов, связанных с мировым океаном Тетис (Барабошкин и др., 2007). В третичном периоде их воды покрывали всю Центральную и Восточную Азию (Васильев, 1958; Криштофович, 1958; Сеницын, 1959; Барабошкин и др., 2007). На рубеже эоцена и олигоцена происходил спад вод этих морей. Освобождалась огромная и сложная, насыщенная водоразделами и горными хребтами территория суши (Комаров, 1947; Васильев, 1958; Криштофович, 1958; Сеницын, 1959; Короткий и др., 1996; Барабошкин и др., 2007; Наугольный, 2007). Поднявшиеся горные цепи закрыли доступ влажных тихоокеанских масс в Центральную Азию и Монголию, что привело к изоляции и иссушению этих территорий. В результате сложившегося наноландшафта в популяциях подрода происходили многочисленные «принудительные», или вынужденные, мутации (сальтации), которые быстро прекращались из-за отсутствия времени для стабилизации, поскольку для образования вида (и даже формы) необходимо было определенное время и многократные скрещивания (Филипченко, 2012). Эволюционные процессы протекали быстро, адаптации происходили мгновенно из-за драматических геологических и климатических смен на Северо-Востоке Азии (Берингии), Юге Ангариды, а также вследствие быстрого осушения Тетиса.

*Примечание редактора: по мнению редколлегии, статья содержит ряд дискуссионных положений, касающихся реконструкций процессов эволюции данной группы растений. Публикуется в порядке обсуждения.

© А.Н. КРАСНОВА, 2013

Низкорослые популяции преодолевали большие трудности эцезиса. Однако среда обитания (водная среда) строго «контролировала» механизмы процесса эволюции. Это отражалось, по-видимому, прежде всего на фенотипе и позволяло избавляться от «бесполезных» признаков, чтобы иметь преимущество в расселении и «борьбе» за места обитания, что было основным фактором, ограничивающим их дальнейшее распространение и эволюцию (Оно, 1973).

На рубеже миоцен—плиоцена в этих областях активно распадаются палеогеновые сообщества, в том числе и мигрировавшие популяции *Rohrbachia*. Впоследствии в плиоцене сформировались секции *Minimae*, *Turanicae* и *Mongolica*. В плейстоцене со смещением зональности северных областей к югу произошло перекрытие границ флористических провинций и видовых ареалов секций подрода *Rohrbachia* (Толмачев, 1944; Марков, 1953; Величко, 1973; Урусов, 2001; Крестов и др., 2009). Однако процессы спонтанной гибридизации и интрогрессии в секциях подрода, по-видимому, произошли не из-за сложных климатических условий и надвигающихся плейстоценовых похолоданий. Важнейшими, то есть наиболее суровыми, были позднплейстоценовые изменения климата (Climatic Change, 1980), обусловившие динамику численности и изоляцию современных ареалов секций подрода. В среднем голоцене с устойчивым антропогенным фактором и изоляцией изменчивость в центральноазиатских (среднеазиатских) малочисленных популяциях сохранившихся видов резко уменьшается. Снижается их репродуктивная способность. Ареал сужается, становится «точечным», реликтовым.

Материал и методы исследования

Материалом изучения были гербарные коллекции *LE* (Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург) и *KW* (Институт

ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев), а также собственные сборы и результаты многолетних исследований систематики низкорослых видов подрода *Rohrbachia* гидрофильного рода *Typha* L. Метод исследования — классический сравнительно-морфологический. Рисунок пестичного цветка выполнен с помощью микроскопа Nikon, Eclipse 8 oi.

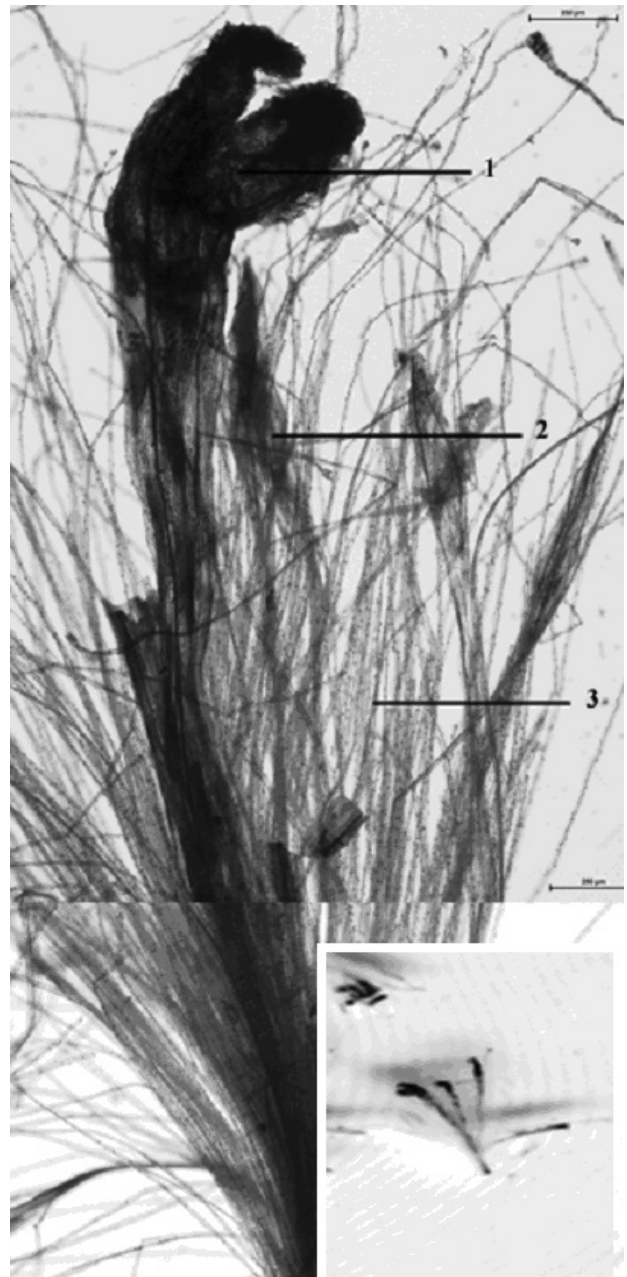
Эволюция низкорослых видов рода *Typha* происходила в соответствии с климатическими и экологическими условиями кайнозоя Евразии.

Результаты исследования и их обсуждение

Подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (= *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) Mavrodiev (Мавроди́ев, 2001) состоит из недостаточно изученных в систематическом и морфологическом отношении секций *Turanicae* A. Krasnova, *Minimae* A. Krasnova и *Mongolica* A. Krasnova (Краснова, 2002, 2011), объединяющих виды: *Typha kozlovii* A. Krasnova, *T. minima* Funck (= *Rohrbachia minima* (Funk) Mavrodiev (Мавроди́ев, 2001)), *T. pallida* Pobed., *T. martinii* Jord., *T. varsobica* A. Krasnova, *T. ephemeroidea* A. Krasnova.

Подрод характеризуется преимущественно низкорослыми и миниатюрными растениями (*species degeneris et deminuato proventus*), высота которых 5(15)—60(70) см, с укороченными неползучими и тонкими, деревянистыми корневищами, а в подсекции *Gracillissimae* корневища изогнуты и приподняты над почвой — панданусовидные. Это было неопределимым преимуществом в закреплении популяций на литоральных и отмелях эпиконтинентальных морей (Хохряков, 1975; Краснова, 2002, 2011, 2013).

Низкорослые популяции *Rohrbachia* появились, по-видимому, в результате конвергенции с низкорослыми мангровыми панданусовыми популяциями (*Pandanus minor*) в верхнемеловом периоде, в азиатских тропиках, в прибрежьях многочисленных тихоокеанских островов (Хохряков, 1975). Расселение происходило в северо-восточном «тихоокеанском» или японо-китайско-маньчжурско-североамериканском направлении. В этот период в Юго-Восточной Азии и на Дальнем Востоке были распространены листопадные формы растительности, образовавшиеся в результате влияния муссонного климата на протяжении палеоген-неогенового периода, который отличался значительными сезонными и суточными темпе-



Пестичный цветок *Typha ephemeroidea* A. Krasnova (типовой экземпляр) — *Mongolia occidentalis*. Gobi.13/25 июнь 1879. Pl. a N.M. Przewalski collectae (LE). 1 — карподии; 2 — прицветнички; 3 — волоски гинофора (микроскоп NiKON, Eclipse 8 oi; на врезке — пестичный цветок *Typha ephemeroidea*, сканер, разрешение 300 dpi)

Pestillate flower of *Typha ephemeroidea* (typus) — *Mongolia occidentalis*. Gobi.13/25 June 1879. Pl. a N.M. Przewalski collectae (LE). 1 — carpodia; 2 — bractlets; 3 — gynophore hairs (pilus) (microscope NiKON, Eclipse 8 oi; on the insert pestillate flower *Typha ephemeroidea* A. Krasnova, scanned 300 dpi)

ратурными перепадами в периоды вегетации (жара достигала летом +40° С, зимой морозы >40° С) (Ильин, 1963; Дорофеев, 1964; Величко, 1973). Резкими были изменения уровня вод от муссонных ветров, поднимавших сильные волны, опустошавшие отмели. Эти экологические условия отличались от «тихоокеанских» (японо-китайских), где круглый год литорали были окутаны влажным океаническим воздухом. За короткий отрезок времени популяции адаптировались к прямо противоположным абиотическим факторам (водоснабжению, дыханию, освещенности) (Шенников, 1944; Бобров, 1965). Эцезис низкорослых популяций происходил в экстремальных условиях, а биологическим барьером были климат и наноландшафт. Оба фактора воздействовали на популяции «принудительно». По-видимому, преодолевая трудности адаптации и акклиматизации, растения гибли быстрее, чем изменялись. У трансформированных популяций произошла резкая редукция многих морфологических признаков, которая привела к сокращению волосков гинофора (околоцветника). Например, у видов рода *Typha* их ≤ 20, а у видов *Rohrbachia* — ≥ 10; у некоторых (полупустынных и пустынных) видов околоцветника нет. Уменьшение волосков гинофора влияло на «летучесть» орешка (плодика), следовательно, — и на расселение популяций. Заметим, что волоски гинофора в фазе созревания пестичного початка жесткие, увеличиваются в объеме, то есть становятся летучими и высыпаются. Их подхватывает ветер и переносит на большие расстояния. Популяции подрода, из-за сокращения количества волосков гинофора, распространялись медленнее.

В палеогене оформившиеся популяции секций оказались в континентальном типе климата, который как экологический фактор был более жестким, чем океанический, прежде всего по показателям термического режима и влажности. В сущности, это целый комплекс экологических факторов, более жестких, чем связанных с океаническим климатом. В этот период некоторые низкорослые популяции, закрепившиеся в сообществах наноэфмеретума, где благоприятным фактором явилось отсутствие конкуренции, не испытывали недостатка света, а панданусовидные корни цепко удерживали за собой полосу отмелей. В этих экстремальных (стрессовых) условиях выработался морфотип подсекции *Gracillissimae* — сузилась листовая пластинка стеблевых листьев, завернулись

книзу её края, отчетливо обозначилась центральная жилка. Интенсивная освещенность и низкие плюсовые температуры, господствовавшие в прибрежной зоне значительную часть вегетационного периода, способствовали уменьшению в росте и размерах вегетативных и генеративных органов. В пестичных цветках удлинился столбик, а рыльце высоко поднимается над гинофором.

В олигоцене краевые популяции секций *Turanicae* и *Minimae*, мигрировавшие в западном направлении, со спадом вод Тетиса, оказались в жестких климатических условиях аридной области, которая протянулась от Испании и Северной Африки через Западную и Центральную Азию до Восточного Китая и Северного Индокитая (Васильев, 1958; Дорофеев, 1964; Величко, 1973). Здесь происходило формирование степной и пустынной флоры и растительности Центральной (Средней) Азии. Этому событию было посвящено много работ русских и советских ученых в середине прошлого столетия (Краснов, 1888; Попов, 1927, 1963; Попов, Чугаева, 1946; Прозоровский, 1947; Криштофович, 1958; Ильин, 1963; Бобров, 1965; Лавренко, 1965; Камелин, 1965, 1987, 1998; Пешкова, 1968, 2001; Влияние ..., 2001 и другие). К сожалению, гидрофильная флора не была отражена в этих публикациях. Однако внимание автора привлекли работы М.Г. Попова (1927, 1963), М.М. Ильина (1963), Е.Г. Боброва (1965) об автохтонном развитии флор этой территории, поскольку автохтонно развивалась и связанная с ними гидрофильная флора.

На рубеже олигоцен—миоцена популяции секций *Minimae* и *Turanicae* снова оказались в новых локусах прибрежных гидрофильных сообществ Туранского и Сарматского морей (Дорофеев, 1964). Трансформированные популяции в результате многочисленных мутаций (Филипченко, 2012) безвозвратно и стремительно избавлялись от «бесполезных органов»: длинных корневищ, широких влагалищ стеблевых листьев, волосков гинофора. Спиралевидно закручивается длинный столбик, а рыльце принимает вертикальное положение (Шенников, 1944; Бобров, 1965). В современной гидрофильной флоре им могут соответствовать виды *T. minima*, *T. martinii*, *T. kozlovii* и *T. varsobica*.

Низкорослые популяции, сохранившиеся в Центральной (Средней) Азии, в результате осушения эпиконтинентальных морей, также развивались «сопряженно» с приблизившейся степной флорой Восточной Сибири и Даурии (Комаров,

1947; Юрцев, 1974). По мнению В.Л. Комарова (1947), в этот период наиболее молодой была флора Монголии, образовавшаяся на месте высохшего эпиконтинентального Ханхайского моря, то есть монгольская флора находилась между даурской и маньчжурской, господствовавшими в бассейне пресноводного Ханхая. В молодой маньчжурской флоре древними элементами были североамериканский (берингийский) и южный (Комаров, 1947). К берингийскому элементу, по-видимому, можно отнести саванноидные популяции секции *Engleria* (Leonova) Tzvel. *Typha laxmannii* var. *bungei* A. Krasnova & Durnikin и *T. laxmannii* var. *turczaninovi* A. Krasnova & Durnikin, у которых укороченные корневища. Эти популяции холодных североамериканских саванн, по-видимому, успели «пройти» по «берингийскому мосту». Однако большая часть берингийских популяций погибла в позднем плейстоцене во время оледенений и мерзлотных явлений (Величко, 1973). К южному элементу, очевидно, можно отнести японо-китайские популяции, расселившиеся в прибрежьях южных водоёмов Ангариды.

В раннем плейстоцене в пустынно-степных районах Монголии низкорослые популяции снова оказались в сложных экологических условиях. Вследствие освещенности и резкого перепада температур у популяций выработались защитные механизмы, которые осуществляли клеточные пигменты, полностью заполнившие клеточное пространство, что также сыграло определенную роль в закреплении низкорослых популяций в зоне уреза вод. Однако изолированная от влажных воздушных тихоокеанских масс поднявшимися горами Гобийская равнина, образовавшаяся вследствие усыхания Ханхайского моря, быстро иссушалась и превращалась в полупустыню (Прозоровский, 1947; Васильев, 1958; Сеницын, 1959). Оставшиеся на берегах высохшего моря *in situ* популяции «стремительно» (мгновенно) (Филипченко, 2012) адаптировались к новой среде пустынь и полупустынь. Условия существования характеризовались невыносимо жарким летом, сильнейшими морозами и ветрами зимой. В этих поразительных климатических контрастах происходили мощные процессы флорогенеза, в результате которых возник *T. ephemeroidea*. Последовавшие за ними плейстоценовые холодные тренды заметно сократили ареалы *T. minima*, *T. martinii*, *T. varsobica*, *T. Kozlovii* и *T. pallida*. К среднему голоцену сохранились цен-

тральноазиатские (среднеазиатские) популяции *T. pallida*; ирано-туранские и древнесредиземноморские *T. varsobica*, *T. kozlovii*, *T. minima* и *T. martinii*. Однако дальнейшая эволюция низкорослых и миниатюрных популяций *Rohrbachia* связана с угасанием их жизнеспособности из-за сокращения экологических местообитаний и процесса воспроизводства (Победимова, 1949).

Ниже приводим описание *T. ephemeroidea* из Западной Монголии (Гоби).

***Typha ephemeroidea* A. Krasnova, sp. nova.** — *Planta perennis, deminuato, caulis 3(5) cm altus. Rhizoma abbreviatis non reptans. Folia caulina 1.5(2.5) cm cum vaginas apertis, latis exauriculatus. Spadix staminum et pistillate 0.3—0.5 cm remotae. Spadix pistillatus globosa 0.5—0.8(1.0) cm longa, 1.0—1.5 cm latae. Flores pistilligeri 0.6 cm longi. Stigma angusto-linearia, saepius sterilli. Carpodia aggregatus (fasciculatis), 2—4, elongato (angustato oblongi)-clavatae cum operculus convexum. Pilis gynophori multicellularia, apice clavellatae. Tota planta endo raphidum-rubidum. Floret et fructiferat III—IV.*

Holotypus: *Mongolia occidentalis*. Gobi. 13/25 июнь 1879. Pl. a N.M. Przewalski collectae (LE!).

Affinitas. Differt a *T. minima* Funck folia caulina 1.5(2.5) cm cum vaginas apertis, latis exauriculatus. Spadix pistillatus globosa 0.5—0.8(1.0) cm longa, 1.0—1.5 cm latae. Carpodia aggregatus (fasciculatis), 2—4. Tota planta endo raphidum-rubidum.

Растение многолетнее, 3(5) см высотой. Корневище укороченное, не ползучее. Стеблевые листья на 1,5(2,5) см короче цветоноса с раскрытыми до основания влагалищами без ушек. Промежуток между початками 0,3—0,5 см. Пестичный початок шаровидный, 0,5—0,8(1,0) см длиной, 1,0—1,5 см шириной. Пестичный цветок 0,5—0,7 см высотой, с длинным карпофором и длинным столбиком, чаще стерильной завязью. Рыльце узколинейное. Карподии продолговато-узкобулавовидные с бесцветной многоклеточной выпуклой крышечкой, в пучках по 2—4 шт. Волоски гинофора слегка расширенные вверху. Везде в растении карминнокрасные рафиды. Цветет и плодоносит в марте—июне (рисунок).

Растет по берегам пересыхающих рек в Западной Монголии (Гоби).

Родство. Отличается от *T. minima* Funck стеблевыми листьями с широкими влагалищами без ушек; шаровидным пестичным початком длиной

0,5—0,8(1,0) см; наличием карподиев в пучках по 2—4 шт. и обилием карминно-красных рафидов во всех органах.

Исследованные материалы: коллекции из Китая, Кореи, Монголии, Маньчжурии, Японии. Гербарные экземпляры: А. Баранов — № 6080; D. Bunge — China. 1831 Pekin; V.L. Komarov — № ?; Е.М. Лавренко, А.А. Юнатов — № 18959; Е.М. Лавренко, В.И. Грубов — № 465; Д. Литвинов — № 2246; Максимович — № ?; В.А. Никитин — № ?; Н.М. Пржевальский — *Mongolia occidentalis*. Gobi, 13/25 июнь, 1879 г. (Экземпляр был определен М. Кронфельдом как *T. minima* Funk); Н.М. Пржевальский — *China occidentalis* Regio Tangut (prov. Kansu). 5/17 мая 1880 г. (Экземпляр был определен М. Кронфельдом как *T. minima* Funk f. *regellii*); Г.Н. Потанин — № 155; А.А. Юнатов — № 194; W.J. Roborowski — № ?; Chang yui-liang — № 541; и др. Коллекция Н.С. Турчанинова Института ботаники имени Н.Г. Холодного Национальной академии наук Украины (Киев, КИ).

К сожалению, на гербарном экземпляре — *Mongolia occidentalis*. Gobi.13/25 июнь 1879. Pl. a N.M. Przewalski сохранилась только наземная часть растений, то есть стеблевые листья с влагалищами, пестичный початок и пестичные цветки. Несколько цветков были взяты для исследования в лаборатории. Низкорослые рогозы с укороченными корневищами были уже отмечены у *T. laxmannii* var. *bungei* и *T. laxmannii* var. *turczaninowii* (Краснова, 2011).

Typha ephemeroidea отнесен нами к новой секции.

Typha L. sect. *Mongolica* A. Krasnova, sect. nova. Planta perennis, degeneris et deminuato. Caulis 2—5 cm altus. Rhizoma abbreviatis non reptans. Folia caulina cum vaginas latis, ampli aperti fissa exauriculatus. Spica feminei globosa vel brevis cylindrica. Carpodii (flores abortivi) oblongi claviformis fasciculatis — 2—4, cum operculis convexum. Pilli gynophori apice clavellatae. Tota planta endo raphidum-rubidum.

Тип секции: *Typha ephemeroidea* A. Krasnova.

Выводы

Возникновение подрода *Rohrbachia* произошло, по-видимому, в верхнемеловом периоде, Индо-Малайзийской провинции, в результате конвергенции с мангровыми, низкорослыми панданусовыми популяциями (*Pandanus minor*). В палеогене сформировалась секция *Minimae*, в неогене — центральноазиатская секция *Turanicae*. В позднем плейстоцене монголо-гобийские популяции, в связи

с изоляцией и осушением Ханхайского моря, испытали резкую редукцию из-за быстро происходящих геологических и климатических смен, сформировали секцию *Mongolica*. В результате изучения гербарных материалов *T. minima* Funck Института ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины (КИ), Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН (LE) описан новый вид — *T. ephemeroidea* A. Krasnova.

Автор выражает благодарность сотрудникам Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН за помощь в получении файлов с микроскопа В.А. Гусакову, за выполнение электронной версии в программе Adobe Photoshop CS3 — Н.В. Врублевской и О.А. Черновол-Метелевой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барбошкин Е.Ю., Найдин Д.П., Беньямовский В.Н., Герман А.Б., Ахметьев М.А. Пролиты Северного полушария в мелу и палеогене. — М.: Изд-во геолог. ф-та МГУ. — 2007. — 182 с.
- Бобров Е.Г. О происхождении флоры пустынь Старого Света в связи с обзором рода *Nitraria* L. // Ботан. журн. — 1965. — 50, № 8. — С. 1053—1067.
- Васильев В.Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Мат-лы по ист. фл. и растител. СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР. — 1958. — 3. — С. 361—457.
- Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. — М.: Наука, 1973. — 232 с.
- Влияние изменения климата на экосистемы. — М.: Русск. ун-т, 2001. — 184 с.
- Дорофеев П.И. Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л., 1964. — 45 с.
- Ильин М.М. Полиплоидия, видообразование и миграция // Мат-лы по ист. фл. и растител. СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 4. — С. 181—238.
- Изменение климата / Под ред. Дж. Гриббина. Коллектив авторов. Перевод с английского. — Ленинград: Гидрометеоздат, 1980. — 360 с.
- Камелин Р.В. О родовом эндемизме флоры Средней Азии // Ботан. журн. — 1965. — 50, № 12. — С. 1702—1710.
- Камелин Р.В. Флороценоотипы растительности Монгольской Народной Республики // Ботан. журн. — 1987. — 72, № 12. — С. 1580—1594.
- Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). — Барнаул: Изд-во Алтайск. ун-та, 1998. — 240 с.
- Комаров В.Л. Введение к флорам Китая и Монголии // Избр. соч. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1947. — 2. — 377 с.
- Короткий А.М., Гребенщикова Т.А., Пушкарь В.С. и др. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен-плейстоцене). — Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1996. — 58 с.

- Краснова А.Н. Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня // Зап. Русск. Географ. Общ. — СПб, 1888. — 19. — С. 333—342.
- Краснова А.Н. Гидрофильный род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах бывшего СССР). — Ярославль: ООО «Принтхаус-Ярославль», 2011. — 186 с.
- Краснова А.Н. К систематике *Typha* L. подсекции *Rohrbachia* Kronf. ex Riedl. (*Typhaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2002. — 59, № 6. — С. 702—707.
- Краснова А.Н. Экологическая эволюция секций с бактериями гидрофильного рода рогоз в Евразии // Вестн. Дальневост. отдела РАН. — 2013. — № 2. — С. 47—54.
- Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Омелько А.М., Якубов В.В., Накамура Ю., Сато К. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов Северо-Восточной Азии // Комаровские чтения — Владивосток: Дальнаука, 2009. — Вып. 56. — С. 5—63.
- Криштофович А.Н. Происхождение флоры Ангарской суши // Мат-лы по истор. фл. и растител. СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1958. — 3. — С. 3—41.
- Лавренко Е.М. О некоторых основных задачах изучения географии и истории растительного покрова суб-аридных и аридных районов СССР и сопредельных стран // Ботан. журн. — 1965. — 50, № 9. — С. 1260—1267.
- Маеродиев Е.В. *Rohrbachia* — новый род семейства *Typhaceae* // Ботан. журн. — 2001. — 89, № 9. — С. 120—124.
- Марков К.К. Новейший геологический период — антропоген // Природа. — Изд-во АН СССР, 1953. — № 3. — С. 48—62.
- Наугольных С.В. Пермская флора Урала // Тр. Геол. ин-та. — Вып. 524. — М.: ГЕОС, 2007. — 322 с.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. — М.: «Мир», 1973. — 227 с.
- Пешкова Г.А. Особенности флоры и растительности крайнего юго-востока Даурии (Нерчинско-Заводской район) // Ботан. журн. — 1968. — 53, № 7. — С. 990—992.
- Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры Южной Сибири. — Новосибирск: Наука, 2001. — 192 с.
- Победимова Е.Г. О новых видах рода *Typha* L. // Ботан. мат-лы Герб. Ботан. ин-та АН СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 11. — С. 3—17.
- Попов М.Г. Основные черты развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеазиат. гос. пед. ун-та. — 1927. — Вып. 15. — С. 239—292.
- Попов М.Г. Основы флорогенетики. — М.: Изд-во АН СССР. — 1963. — 135 с.
- Попов М.Г., Чугуева Г.С. Материалы до флоры долины Зеравшана в Средней Азии // Наук. зап. Львів. держ. Ун-ту. — Львів, 1946. — 4. — Сер. біолог. — Вып. 3. — 164 с.
- Прозоровский А.В. и Малеев В.П. Азиатская пустынная область // Геоботаническое районирование СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1947. — С. 11—146.
- Синицын В.М. Центральная Азия. — М.: Гос. изд-во географ. лит-ры, 1959. — 456 с.
- Техтаджян А. Л. Грани эволюции. — СПб: Наука, 2007. — 326 с.
- Толмачев А.И. Об условиях третичных флор Арктики // Ботан. журн. — 1944. — 29, № 1. — С. 3—17.
- Урусов В.М. О маятниковой гибридизации у сосудистых растений в системе стадиал-межстадиал в Евразии // Исслед. и констр. ланд. Дал. Вост. и Сибири. — Владивосток, 2001. — № 3. — С. 206—222; 351.
- Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии: Исторический обзор эволюционных учений XIX века. — Изд. 4-е. — М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2012. — 224 с.
- Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. — Новосибирск. изд-во "Наука", 1975. — 202 с.
- Шенников А.П., Иоффе А.Ф. К биологии пустынных злаков — эфемеров // Ботан. журн. СССР. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1944. — 29, № 1. — С. 18—28.
- Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. — Ленинград: Наука, 1974. — 159 с.

Рекомендует в печать Поступила 15.11.2012 р.
Н.М. Федорончук

А.М. Краснова
Федеральна державна бюджетна установа науки Інституту біології внутрішніх вод імені І.Д. Папаніна РАН, Росія

ЕВОЛЮЦІЯ ПІДРОДУ *ROHRBACHIA* (KRONF. EX RIEDL) А. KRASNOVA ГІДРОФІЛЬНОГО РОДУ *TYPHA* L.

Підрид *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova виник, очевидно, у верхньокрейдовому періоді в Індо-Малазійській провінції внаслідок конвергенції з мангровими низькорослими пандусовими популяціями (*Pandanus minor*). У палеогені сформувалася секція *Minimae*, в неогені — центральноазійська секція *Turanicae*. У верхньому плейстоцені монголо-гобійські популяції через ізоляцію та опустелювання Ханхайського моря зазнали різкої редукції внаслідок геологічних і кліматичних змін, які швидко перебігали, та утворили секцію *Mongolica*. Вивчивши гербарні матеріали *T. minima* Funck Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (KW) і Ботанічного інституту імені В.Л. Комарова РАН (LE), ми описали новий вид — *T. ephemeroidea* A. Krasnova.

Ключові слова: еволюція, популяція, підрид *Rohrbachia*, секція, Ангаріда, Монголія, *Typha ephemeroidea*.

A.N. Krasnova
I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Russia

EVOLUTION OF THE SUBGENUS *ROHRBACHIA* (KRONF. EX RIEDL) A. KRASNOVA OF THE HYDROPHILIC GENUS *TYPHA* L.

The subgenus *Rohrbachia* was apparently formed in the Upper Cretaceous in the Indo-Malaysian province, as a result of the convergence with mangrove, undersized populations of the *Pandanaceae* family (*Pandanus minor*). The section *Minimae* was formed in the Paleogene while the Central Asian section *Turanicae* was formed in the Neogene. In the Upper Pleistocene, because of the isolation and desertification of the Khankhay Sea, the Mongolian-Gobi populations due to rapid geological and climatic changes were subjected to a sharp reduction and formed the section *Mongolica*. As a result of the study of the herbarium materials of *T. minima* Funck at the Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine (KW), Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (LE), a new species, *Typha ephemeroidea* A. Krasnova, has been described.

Key words: evolution, population, subgenus *Rohrbachia*, section, *Angarida*, *Mongolia*, *Typha ephemeroidea*.