

На правах рукописи

ИЛЛАРИОНОВА Ирина Дмитриевна

Род бузульник (*Ligularia*, *Asteraceae*) во флоре Северной Евразии

03.00.05 – «Ботаника»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2009

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук
Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН

Научный руководитель

кандидат биологических наук,
доцент **Конечная Галина Юрьевна**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор **Буданцев Андрей Львович**
кандидат биологических наук,
Смекалова Тамара Николаевна

Ведущая организация

Санкт-Петербургский государственный
университет

Защита состоится 2 декабря 2009 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета
Д 002.211.01 при Учреждении Российской академии наук Ботаническом институте им. В. Л.
Комарова РАН по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2

Факс: (812) 346-36-43

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического института им.
В. Л. Комарова РАН

Автореферат разослан 30 октября 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук

Сизоненко

О. Ю. Сизоненко

Введение

Актуальность темы. Род *Ligularia* Cass. – бузульник – один из крупных и сложных в систематическом отношении родов трибы *Senecioneae* Cass. семейства *Asteraceae* Bercht. et J. Presl. Он распространен в Евразии и имеет центр видовой разнообразия в Китае и прилегающих к нему территориях Дальнего Востока и Средней Азии. В роде *Ligularia* насчитывается около 130 видов. Многие виды *Ligularia* являются лекарственными, декоративными растениями, среди них есть редкие и исчезающие, включенные в региональные Красные книги.

Монографическая обработка рода отсутствует, хотя имеются обработки для отдельных регионов (Пояркова, 1961; Грубов, 1982; Liu, 1989, 1996; Баркалов, 1992; Вибе, 1997; Ciu, 1998; An, 1999 и др.). В данной работе мы рассматриваем виды, произрастающие на территории Северной Евразии, в которую включаем евразийскую часть Циркумбореальной, север Восточноазиатской и Ирано-Туранскую области Голарктического флористического царства (Тахтаджян, 1978). Система рода недостаточно разработана. Существует неопределенность объема рода, границ надвидовых таксонов и отдельных видов в понимании разных авторов.

Таким образом, актуальным представляется критический пересмотр видового состава рода *Ligularia*, уточнение географического распространения его представителей в Северной Евразии с учетом новых данных, а также разработка вопросов филогении и эволюции рода.

Цели и задачи исследования. Основная цель работы – таксономическая ревизия видов рода *Ligularia*, произрастающих в Северной Евразии. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

- критический анализ изменчивости традиционно используемых в систематике рода *Ligularia* признаков и оценка их таксономической значимости;
- изучение анатомии и морфологии некоторых генеративных и вегетативных органов видов рода *Ligularia* и близких родов для выявления новых диагностических признаков;
- критический пересмотр объема наиболее полиморфных видов;
- уточнение видового состава рода *Ligularia* в Северной Евразии на основе комплексного изучения видов с привлечением новых данных;
- анализ экологических особенностей и географического распространения видов рода и построение карт ареалов;
- выявление возможных направлений эволюции в роде и построение системы рода.

Научная новизна работы. В результате критического пересмотра видового состава рода в пределах Северной Евразии установлено, что на этой территории встречается 43 вида.

Предложена система рода *Ligularia*, включающая 8 секций, 12 подсекций и 20 рядов. Описаны 1 новая секция, 2 подсекции и 13 рядов. Сделаны 4 комбинации в ранге подсекции и 1 комбинация в ранге подвида, 10 названий отнесены в синонимы. Составлен ключ для определения видов Северной Евразии. Впервые проведена типификация ряда видов. Проанализировано географическое распространение видов *Ligularia* в Северной Евразии, составлены карты ареалов. Высказаны предположения о направлениях эволюции в роде и филогенетических взаимоотношениях между внутривидовыми таксонами. Впервые проведены исследования анатомо-морфологического строения стебля и черешка листа 10 видов и подвидов рода *Ligularia* и плодов 59 видов и 2 межвидовых гибридов *Ligularia*, 14 видов *Cremanthodium*, 2 видов *Farfugium*, 3 видов *Parasenecio* и 1 вида *Sinacalia*. Выявлены признаки, имеющие таксономическое значение на видовом и надвидовых уровнях. Впервые изучено изменение структур перикарпия семянки *Ligularia* в онтогенезе типового вида рода *L. sibirica*. Впервые исследована ультраскульптура поверхности плодов 57 видов и гибридов *Ligularia*, 14 видов *Cremanthodium*, 2 видов *Farfugium*, 2 видов *Syneilesis*, 5 видов *Parasenecio* и 2 видов *Dolichorrhiza*.

Теоретическая и практическая значимость работы. Сведения, полученные в результате данной работы, могут быть использованы при составлении «Флор», «Определителей» и «Красных книг» различных регионов Северной Евразии, а также в учебном процессе для чтения курсов лекций по систематике, морфологии и анатомии растений.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на Международной научной конференции по систематике высших растений, посвященной 70-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова (Москва, 2002), на II Международной конференции по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 2002) и на Конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея (Москва, 2007). Диссертация апробирована на научном семинаре отдела Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН 16 июня 2009 г.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, в том числе 2 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов, списка литературы и приложения. Основной текст изложен на 219 машинописных страницах, включает 3 таблицы и 31 рисунок. Список литературы содержит названия 305 работ, из них 173 опубликованы на иностранных языках. Приложение включает 37 иллюстраций и 35 карт ареалов. Общий объем работы составляет 277 страниц.

Глава 1. История изучения рода *Ligularia* Cass.

Род *Ligularia* был описан Н. Cassini в 1816 г. и включал всего 1 вид *L. sibirica*, изначально описанный К. Линнеем как *Othonna sibirica* L., впоследствии им же перемещенный в род *Cineraria* L. В 1824 г. Н. G. L. Reichenbach перенес *Ligularia sibirica* вместе с другим видом, впоследствии так же включенным в род *Ligularia* – *Cineraria speciosa* Schrad. ex Link, в описанный им род *Hoppea* Reichenb.

Ligularia – законсервированное название. Необходимость консервации возникла по двум причинам. Во-первых, немецкий ботаник J. Gaertner опубликовал в 1791 г. род *Senecillis*, включив в него линнеевский вид *Cineraria glauca*. Поскольку *C. glauca* L. в настоящее время относится к роду *Ligularia* Cass., название *Senecillis* Gaertn. очевидно является приоритетным над *Ligularia* Cass. Во-вторых, название *Ligularia* было ранее использовано Н. Duval (1809) в сем. *Saxifragaceae*. Учитывая довольно длительное использование названия *Ligularia* для рода из семейства Сложноцветных, это название было законсервировано (McNeill et al., 2006).

Систематики имели разные точки зрения на самостоятельность рода *Ligularia*. Одни рассматривали его как секцию или подрод в роде *Senecio* L. (Schultz Bipontinius, 1845; Reichenbach, 1854; Trautvetter, 1866; Maximowicz, 1871; Bentham, Hooker, 1873; Franchet, Savatier, 1875; Clarke, 1876; Hooker, 1882; Forbes, Hemsley, 1888; Franchet, 1892), другие считали *Ligularia* самостоятельным родом, и даже выделяли часть его видов в отдельный род *Senecillis* (De Candolle, 1838; Ledebour, 1845; Schur, 1866; Boissier, 1875; Nyman, 1879; Hoffmann, 1894).

В 1915 г. японский ботаник Т. Nakai описал род *Syathosephalum*, отнес к нему 2 вида *Ligularia* – *L. schmidtii* (Maxim.) Makino и *L. angusta* (Nakai) Kitam. на основании признака срастания листочков обертки.

Только во второй половине XIX столетия были предприняты первые попытки внутривидового деления *Ligularia*. С. В. Clarke (1876) принял *Ligularia* и *Senecillis* как подроды рода *Senecio* и разделил подрод *Ligularia* на 2 секции: Sect. 1. Inflorescentia corymbosa и Sect. 2. Inflorescentia racemosa. А. Franchet (1892) выделил в группе *Eu-Ligularia* рода *Senecio* 3 более мелкие группы: 1. *Racemosi*, 2. *Thyrsoidei* и 3. *Corymbosi*. Выделенные группы являются достаточно искусственными и не отражают родственных связей видов. Н. Handel-Mazzetti (1938a) разделил 82 известных к тому времени вида *Ligularia*, встречающихся в Китае, только на 2 группы по типу соцветий: I. *Corymbosae* и II. *Racemosae*.

Одной из самых тщательных региональных обработок рода *Ligularia* является обработка А. И. Поярковой для «Флоры СССР» (1961). В процессе обработки рода *Ligularia*

А. И. Поярковой описаны 2 секции, 5 подсекций, 11 рядов и 6 новых видов. В род *Ligularia* включены 2 подрода: *Ligularia* и *Dolichorrhiza*. Подрод *Ligularia* на территории СССР у А. И. Поярковой (1961) насчитывал 35 видов, относящихся к 5 секциям. В подрод *Dolichorrhiza*, принимаемый в настоящее время в ранге рода, были включены 3 кавказских вида.

Н. Коуама (1968) указал для Восточной Азии 22 вида рода *Ligularia*, объединив их в 4 секции и 3 ряда.

S. W. Liu в обработке для “Flora Reipublica Popularis Sinica” (1989) привел 111 видов рода *Ligularia* и разделил их на 6 секций и 7 рядов.

Из недавно опубликованных отечественных региональных обработок рода *Ligularia*, отметим работу В. Баркалова в многотомном издании «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1992) и Е. Вибе во «Флоре Сибири» (1997).

В настоящее время система рода *Ligularia* в мировом масштабе не разработана.

Глава 2. Положение рода *Ligularia* Cass. в трибе *Senecioneae* Cass.

В XIX веке в трибе *Senecioneae* традиционно выделялись 3 подтрибы (Bentham, Hooker, 1873; Clarke, 1876; Hooker, 1882): *Tussilagineae* с заостренными лопастями столбика, *Othonneae* с неразделенным на лопасти столбиком и *Eusenecioneae* (включающая род *Ligularia*) с тупыми лопастями столбика. С 1970-х гг. предпринимались дальнейшие попытки разделения трибы *Senecioneae* (Robinson, Brettel, 1973a, 1973b; Nordenstam, 1977, 1978; Jeffrey, Chen, 1984; Jeffrey, 1992).

В настоящее время род *Ligularia* относится к группе «туссилagiноидных» родов (Jeffrey, 1979, 1992; Nordenstam, 2007) или подтрибе *Tussilagininae* Dum. трибы *Senecioneae* Cass. (Jeffrey, Chen, 1984; Pelsner et al., 2007). Согласно Bremer (1994), эта подтриба включает 48 родов, распространенных в Евразии, Австралии, Южной и Северной Америке. По результатам недавно проведенного филогенетического анализа на основе секвенирования nrITS последовательностей и нескольких пластидных участков ДНК (Pelsner et al., 2007) род *Ligularia* попал в подкладу, названную *Ligularia-Cremanthodium-Parasenecio* комплекс, входящую в кладу *Tussilagininae* s. str. Виды рода *Ligularia* на кладограмме перемежаются с видами близких родов *Cremanthodium* и *Farfugium*. Род *Dolichorrhiza* (Pojark.) Galushko находится в отдельной кладе подтрибы *Adenostyllinae* вместе с другими родами с четырехчленным венчиком.

Глава 3. Материалы и методы

Проведенная работа основана на изучении гербарных коллекций в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Санкт-Петербургского государственного университета (LECB), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (МНА), Московского педагогического государственного университета (MOSP), Центрально-Сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск, NS, NSK), Южно-Сибирского ботанического сада СО РАН (Барнаул, SSBG), Алтайского государственного университета (Барнаул, ALTB), Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (Киев, KW), Государственного научно-природоведческого музея НАН Украины (Львов, LWS), Львовского национального университета им. И. Франко (LW), Института экологии Карпат НАН Украины (Львов, LWKS), Биолого-почвенного института НАН Кыргызстана (Бишкек, FRU), Шведского музея естественной истории (Стокгольм, S), университета г. Упсала (Швеция, UPS), университета г. Краков (Польша, KRAM), Института ботаники Академии наук Чешской Республики (Пругонице, PR), Пражского университета (PRC), Венгерского музея естественной истории (Будапешт, BP), Института ботаники Китайской академии наук (Пекин, PE), Куньминского Института ботаники Китайской академии наук (KUN), Института биологии северо-западного плато (Китай, Синин, HNWP). Кроме этого, были проведены наблюдения в природе в период с 2000 по 2009 год на Северо-Западе европейской части России (Ленинградская и Псковская области), в Западной и Центральной Сибири (Алтайский край, Республики Алтай и Тыва), Северо-Восточном Казахстане, Кыргызстане, Китае во время поездки в провинцию Юньнань, а также в Чешской Республике. Некоторые виды рода (в частности, *L. altaica*, *L. fischeri*, *L. thomsonii*, *L. thyrsoides*) культивировались на опытном участке Ботанического сада БИН РАН.

Основным методом исследования был морфолого-географический, в работе также применялся сравнительно-анатомический метод для изучения строения стебля, черешка и плодов. Анатомическое строение стебля и черешка прикорневого листа изучено у 10 видов и подвидов *Ligularia* из 4 секций. Развитие семян изучено у типового вида рода *L. sibirica*. Материал для исследований взят с растений, собранных автором во время экспедиций и культивируемых в Ботаническом саду БИН РАН. Материал для исследования плодов видов рода *Ligularia* и близких родов собран автором в природе во время экспедиций в Сибирь, Казахстан и Кыргызстан, а также отобран из Гербариев LE, MW, МНА, ALTB, NS, KW, FRU, PR, S, PE, HNWP. Для исследования каждого вида были взяты от 1 до 10 гербарных образцов. Семянки размачивались в смеси спирта, глицерина и воды (1:1:1). Поперечные

срезы семян толщиной 15-20 мкм получали с помощью замораживающего микротомы, окрашивали сафранином и заключали в глицерин-желатин. Для получения ультратонких срезов использовали ультрамикротом Ultracut E с предварительной подготовкой материала методом проведения через эпоксидные смолы и ацетон (Быкова, Яковлева, 1991; Яковлева и др., 2002). Срезы выполнены в верхней, средней (в области семядолей) и нижней частях семян, взятых из внутренней и наружной частей корзинки. Сравнение и описание проводили по срезам в средней части семянки, взятой из внутренней части корзинки. Ультратонкие срезы (толщиной 30 нм) изучались на электронном микроскопе Tesla BS-500. При описании анатомического строения семян использовали терминологию, приведенную в работах Р. Lavalie (1912), а также В. Г. Александрова и М. И. Савченко (1951). Исследование ультраскульптуры поверхности семян проводилось на сканирующем электронном микроскопе JSM-35С. Описание скульптуры поверхности выполнено по фрагментам из средней части семянки. Для описания поверхности семянки мы принимаем терминологию W. Barthlott (1981, 1984).

Глава 4. Морфологическое и анатомическое строение представителей рода *Ligularia* Cass.

Виды рода *Ligularia* представляют собой многолетние травы с укороченным корневищем, прямостоячим стеблем, цельными или пальчато-рассеченными листьями, форма которых варьирует у разных видов от почти ланцетных или продолговатых до широко-яйцевидных, округлых или почковидных. Согласно классификации, предложенной С. Raunkiaer (1937), виды рода *Ligularia* относятся к частично розеточным ("Partial Rosette Plants") гемикриптофитам.

В главе приведены сведения о морфологическом строении вегетативных и генеративных органов видов *Ligularia*, анатомическом строении стебля и черешка прикорневого листа, особенностях прорастания некоторых видов, а также кариологические данные.

Для выявления дополнительных диагностических признаков нами было предпринято исследование морфологии и анатомии семян 64 видов и 2 межвидовых гибридов рода *Ligularia*, относящихся к 9 секциям, а также для сравнения мы изучили семянки некоторых представителей подтрибы *Tussilaginatae*: 14 видов *Cremanthodium*, 2 – *Farfugium*, 4 – *Parasenecio*, 1 – *Sinacalia* и 2 – *Syneilesis*. Дополнительно мы включили в исследование 2 вида рода *Dolichorrhiza*, отнесенного во «Флоре СССР» (Пояркова, 1961) к роду *Ligularia*. С

целью выяснения происхождения структур в зрелой семянке мы изучили строение семянки *Ligularia* в онтогенезе типового вида рода *L. sibirica*.

Зрелые семянки от темно-коричневых до соломенно-желтых, у большей части видов цилиндрические, иногда клиновидные или почти веретеновидные. Размеры семянков варьируют от 3 до 16 мм дл. и от 0.6 до 3 мм шир. В отличие от других родов трибы, семянки видов *Ligularia* всегда голые. У многих видов *Ligularia* семянки имеют хорошо развитый паппус из длинных щетинок (до 13 мм), расположенных в 2–3 ряда, только у *L. mongolica* паппус 3–4-рядный. У видов *L. carpatica* и *L. glauca* (секция *Senecillis*) паппус очень короткий (0.6 – 3 мм) и состоит из 1–2 рядов щетинок. В литературе (Kitagawa, 1941, 1947) есть сведения о полном отсутствии паппуса у *L. biceps* Kitag. Паппус у бузульников может быть белого, коричневого, ярко-рыжего или красновато-фиолетового цвета. Цвет и длина паппуса имеют диагностическое значение на видовом и секционном уровне.

Нами была изучена ультраструктура поверхности семянков 57 видов и гибридов рода *Ligularia*, 14 видов *Cremanthodium*, 2 видов *Farfugium*, 2 видов *Syneilesis*, 5 видов *Parasenecio*.

У видов рода *Ligularia* и других исследованных родов клетки экзокарпия продолговатые, вытянуты вдоль оси семянки, длина клеток всегда в несколько раз превышает их ширину. Размеры клеток экзокарпия зависят от размеров и формы семянки. У большинства видов поверхность семянков сетчато-бороздчатая, а в случаях, когда длина клеток эпидермы превышает ширину только в 2–3 раза, поверхность удлинненно-ячеистая. Вторичная скульптура поверхности семянков образована рельефом наружной периклиальной стенки клетки экзокарпия. У видов *Ligularia* поверхность клеток экзокарпия гладкая, немного продольно морщинистая (вследствие усыхания семянки) или продольно складчатая (на поперечном срезе зубчатая).

Семянки видов рода *Ligularia* на поперечном срезе имеют хорошо развитый перикарпий, состоящий из экзокарпия, мезокарпия и почти полностью облитерированного эндокарпия. Экзокарпий представлен одним слоем обычно крупных клеток эпидермы, антиклинальные стенки которых тонкие (1–3 мкм), а наружная периклиальная стенка утолщенная. У некоторых видов утолщение этой стенки очень сильное (до 20 мкм). Кутикула относительно тонкая, на поперечном срезе гладкая или зубчатая. Утолщение наружной стенки клеток эпидермы, а также зубчатость ее поверхности, отмечались в разных родах трибы *Senecioneae*. Мезокарпий состоит из волокон склеренхимы, которая расположена отдельными тяжами, разделенными паренхимой, или образует единое кольцо из 1–4 рядов клеток, возникающее вследствие слияния тяжей на протяжении семянки от

верхушки к основанию (рис. 1). Сплошное кольцо склеренхимы вторично и возникало параллельно в разных родах трибы *Senecioneae* (Бойко, 1978; Конечная, 1981). С внутренней стороны каждого механического тяжа расположены остатки проводящего пучка. Число проводящих пучков в перикарпии семянков немного варьирует в пределах вида и в пределах одной корзинки. У большинства исследованных видов рода *Ligularia* 5–6 проводящих пучков, иногда их число 7–8, у представители секций *Glossophyllum*, *Subracemosae*, *Monocephalae*, *Corymbosae* (подсекция *Calthifoliae*), *Ligularia* (подсекция *Speciosae*) и *Senecillis* (подсекция *Stereochaetae*) – (8)10(11) проводящих пучков. Секреторные каналы, находящиеся в механическом тяже над проводящим пучком, обнаружены в перикарпии семянков представителей всех секций рода *Ligularia*, кроме секции *Scapicaulis*. Однако семянки большей части изученных видов секреторных каналов в перикарпии не имеют. У видов, с числом проводящих пучков перикарпия, равным (8)10, секреторные каналы присутствуют всегда.

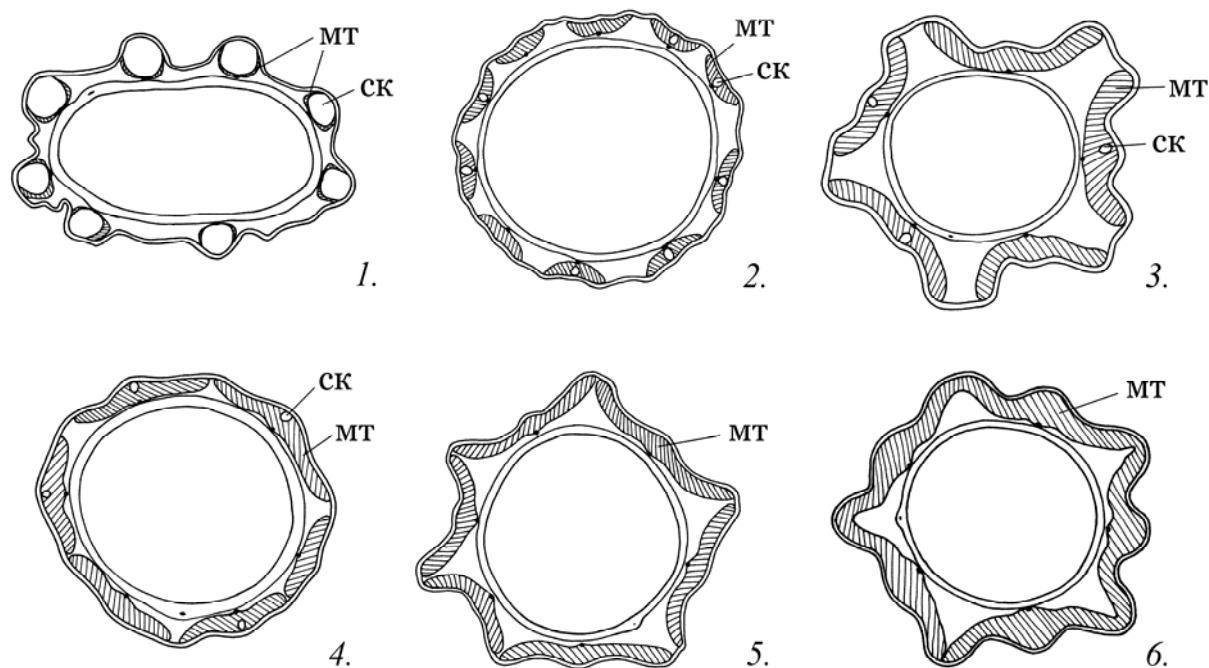


Рис. 1. Схемы поперечных срезов семянков видов рода *Ligularia*:

1 – *L. calthifolia*, 2 – *L. dentata*, 3 – *L. karataviensis*, 4 – *L. songarica*, 5 – *L. robusta*,
6 – *L. thomsonii*. ск – секреторный канал, мт – механическая ткань.

Семенная кожура сильно облитерирована, различимы только клетки экзотесты, покрытые тонким слоем кутикулы. Под семенной кожурой расположен эндосперм,

состоящий из вытянутых в тангентальном направлении клеток. Цитоплазма клеток эндосперма зернистая, ядра крупные. Эндосперм у всех изученных видов рода *Ligularia* и других родов подтрибы состоит из 2 рядов клеток, кроме 3 видов рода *Cremanthodium*, у которых обнаружен 1 ряд клеток. У всех изученных представителей подтрибы *Tussilaginatae* обнаружены секреторные каналы в зародыше, примыкающие непосредственно к сосудистым пучкам. Подобные каналы отмечались в разных родах трибы *Senecioneae* и, предположительно, они являются отличительной особенностью данной трибы (Pandey, Singh, 1982; Cron et al., 1993).

Мы полагаем, что эволюция семянки в роде *Ligularia* происходила в направлении редукции секреторных каналов и числа проводящих пучков, а также слияния тяжелой механической ткани в кольцо.

Глава 5. Анализ признаков, используемых в систематике рода *Ligularia* Cass.

Проблемы систематики рода *Ligularia* связаны с отсутствием надежных диагностических признаков. Довольно часто используются признаки, которые не могут считаться таксономически значимыми. Это относится, в первую очередь, к размерам частей растения (общая высота, диаметр стебля, длина черешков и размеры листовых пластинок, длина общего соцветия и количество корзинок). Форма листьев является диагностическим признаком как на видовом, так и на надвидовом уровне. Для большинства таксонов имеет значение форма пластинок прикорневых листьев, но иногда оказывается также очень важна и форма стеблевых листьев.

Одним из главных диагностических признаков в систематике *Ligularia* является строение общего соцветия. На типе соцветий основаны как первые попытки классификации видов, так и современное деление рода. При разграничении надвидовых таксонов имеет значение не только структура общего соцветия, но и последовательность распускания корзинок в соцветии. Акропетальный порядок распускания соцветия послужил основанием для выделения видов *L. hodgsonii* и *L. trichocephala* в отдельную секцию *Subracemosae* I. D. Shar.; поскольку у видов секции *Corymbosae*, в которую ранее включали названные виды, соцветия зацветают базипетально.

Большое значение в систематике рода *Ligularia* имеет форма прицветных листьев, расположенных в основании цветоносов.

Важным таксономическим признаком, на наш взгляд, является размер корзинок. Этот признак достаточно устойчив в пределах вида, но у альпийских форм, имеющих меньшее число корзинок, увеличивается размер каждой корзинки. Признак можно использовать как

для выделения подсекций и рядов в роде *Ligularia*, так и для различения видов. Характер опушения обертки является диагностическим признаком на видовом уровне.

Дополнительные диагностические признаки для систематики рода *Ligularia* были получены в результате исследования анатомического строения семян. Признаки строения перикарпия (характер расположения склеренхимы, число проводящих пучков, наличие или отсутствие секреторных каналов, толщина наружной периклиальной стенки клеток экзокарпия, характер кутикулярного покрова) имеют значение на видовом и надвидовом уровнях. Важными признаками для выделения подсекций в пределах секций *Corymbosae* и *Ligularia* оказались число проводящих пучков и секреторных каналов, а также характер расположения склеренхимы в перикарпии семян. Наличие или отсутствие секреторных каналов в перикарпии позволяет разграничивать близкие виды. Например, в секции *Stenostegia* наличие секреторных каналов у видов *L. karataviensis* и *L. songarica* подтвердило самостоятельность этих видов, очень слабо отграничивающихся от близкородственных *L. narynensis* и *L. thomsonii* по морфологическим признакам.

При построении системы мы основывались на признаках внешней морфологии и на данных анатомического строения плодов. При выделении секций главными отличительными признаками являются форма прикорневых листьев и строение общего соцветия. При выделении подсекций мы использовали следующие признаки: форма прикорневых листьев, строение общего соцветия, размер корзинок, форма обертки, длина и цвет паппуса, число проводящих пучков и секреторных каналов в перикарпии семени. При выделении рядов мы учитывали форму прикорневых и прицветных листьев, наличие или отсутствие паутинистого опушения на стебле, строение общего соцветия, размер корзинок, форму и цвет обертки.

Глава 6. Систематика рода *Ligularia* Cass. флоры Северной Евразии

В этой главе содержится система рода, ее обоснование и таксономический обзор видов рода *Ligularia* флоры Северной Евразии с ключом для их определения. В таксономическом обзоре для всех таксонов приведены полная синонимика и сведения о типах; для надвидовых таксонов сообщаются также отличительные морфологические особенности. Для видов, кроме того, указаны данные об экологических особенностях и географическом распространении, даны комментарии, касающиеся таксономии, номенклатуры и географического распространения.

Genus *Ligularia* Cass. – Typus: *Othonna sibirica* L. (= *L. sibirica* (L.) Cass.)

Sect. 1. *Corymbosae* (Franch.) Hand.-Mazz. – Typus: *L. calthifolia* Maxim.

- Subsect. 1. *Calthifoliae* (S. W. Liu) I. D. Illar. – Typus: *L. calthifolia* Maxim.
- Ser. 1. *Dentatae* I. D. Illar. – Typus: *L. dentata* (A. Gray) Hara: 1. *L. dentata* (A. Gray) Hara (1a. *L. dentata* subsp. *dentata*; 1b. *L. dentata* subsp. *sutchuenensis* (Franch.) I. D. Illar.)
- Ser. 2. *Calthifoliae* S. W. Liu. – Typus: *L. calthifolia* Maxim.: 2. *L. calthifolia* Maxim.
- Ser. 3. *Vorobievianae* I. D. Illar. – Typus: *L. vorobievii* Worosch.: 3. *L. vorobievii* Worosch.
- Sect. 2. *Stenostegia* Pojark. – Typus: *L. narynensis* (C. Winkl.) O. et B. Fedtsch.
- Subsect. 1. *Erectae* (H. Koyama) I. D. Illar. – Typus: *L. leesicotal* Kitam. (= *L. rumicifolia* (Drumm.) S. W. Liu): 4. *L. rumicifolia* (Drumm.) S. W. Liu
- Subsect. 2. *Microcephalae* I. D. Illar. – Typus: *L. thomsonii* (C. B. Clarke) Pojark.
- Ser. 1. *Altissimae* Pojark. – Typus: *L. altissima* Pojark.: 5. *L. altissima* Pojark.
- Ser. 2. *Thomsonianae* Pojark. – Typus: *L. thomsonii* (C. B. Clarke) Pojark.: 6. *L. thomsonii* (C. B. Clarke) Pojark.; 7. *L. songarica* (Fisch.) Ling
- Subsect. 3. *Oligocephalae* Pojark. – Typus: *L. narynensis* (C. Winkl.) O. et B. Fedtsch.
- Ser. 1. *Thyrsoideae* Pojark. – Typus: *L. thyrsoidea* (Ledeb.) DC.: 8. *L. thyrsoidea* (Ledeb.) DC.
- Ser. 2. *Narynenses* I. D. Illar. – Typus: *L. narynensis* (C. Winkl.) O. et B. Fedtsch.: 9. *L. narynensis* (C. Winkl.) O. et B. Fedtsch.; 10. *L. karataviensis* (Lipsch.) Pojark.
- Ser. 3. *Robustae* I. D. Illar. – Typus: *L. robusta* (Ledeb.) DC.: 11. *L. robusta* (Ledeb.) DC.; 12. *L. kareliniana* Stschegl.
- Ser. 4. *Schischkinianae* I. D. Illar. – Typus: *L. schischkinii* Rubtz.: 13. *L. schischkinii* Rubtz.
- Ser. 5. *Tianschanicae* I. D. Illar. – Typus: *L. tianschanica* C. Y. Yang et S. L. Keng: 14. *L. tianschanica* C. Y. Yang et S. L. Keng
- Sect. 3. *Subracemosae* I. D. Illar. – Typus: *L. hodgsonii* Hook. f.: 15. *L. hodgsonii* Hook. f.; 16. *L. trichocephala* Pojark.
- Sect. 4. *Monocephalae* Nakai. – Typus: *L. jamesii* (Hemsl.) Kom.: 17. *L. jamesii* (Hemsl.) Kom.
- Sect. 5. *Ligularia* – Typus: *L. sibirica* (L.) Cass.
- Subsect. 1. *Speciosae* (Pojark.) I. D. Illar. – Typus: *L. fischeri* (Ledeb.) Turcz.
- Ser. 1. *Fischerianae* I. D. Illar. – Typus: *L. fischeri* (Ledeb.) Turcz.: 18. *L. fischeri* (Ledeb.) Turcz.; 19. *L. sachalinensis* Nakai; 20. *L. splendens* (Lévl. et Vaniot) Nakai; 21. *L. intermedia* Nakai
- Ser. 2. *Przewalskianae* I. D. Illar. – Typus: *L. przewalskii* (Maxim.) Diels: 22. *L. przewalskii* (Maxim.) Diels

Subsect. 2. **Ligularia** – Typus: *L. sibirica* (L.) Cass.

Ser. 1. **Ligularia** – Typus: *L. sibirica* (L.) Cass.: 23. *L. sibirica* (L.) Cass. (23a. *L. sibirica* subsp. *sibirica*; 23b. *L. sibirica* subsp. *abakanica* (Pojark.) E.Wiebe; 23c. *L. sibirica* subsp. *lydiae* (Minder.) Tzvel.)

Ser. 2. **Sichotenses** I. D. Illar. – Typus: *L. sichotensis* Pojark.: 24. *L. sichotensis* Pojark.; 25. *L. lanipes* (Worosch.) Vyschin

Subsect. 3. **Racemiferae** Pojark. – Typus: *L. jaluensis* Kom.

Ser. 1. **Jaluenses** I. D. Illar. – Typus: *L. jaluensis* Kom.: 26. *L. jaluensis* Kom.

Ser. 2. **Sagittae** I. D. Illar. – Typus: *L. sagitta* (Maxim.) Mattf. ex Rehder et Kabuski: 27. *L. sagitta* (Maxim.) Mattf. ex Rehder et Kabuski.

Sect. 6. **Senecillis** (Gaertn.) Kitam. – Typus: *L. glauca* (L.) O. Hoffm.

Subsect. 1. **Stereochaetae** Pojark. – Typus: *L. mongolica* (Turcz.) DC.: 28. *L. mongolica* (Turcz.) DC.

Subsect. 2. **Sericochaetae** Pojark. – Typus: *L. macrophylla* (Ledeb.) DC.

Ser. 1. **Macrophyllae** Pojark. – Typus: *L. macrophylla* (Ledeb.) DC.: 29. *L. heterophylla* Rupr.; 30. *L. persica* Boiss.; 31. *L. macrophylla* (Ledeb.) DC.; 32. *L. afghanica* Pojark.

Ser. 2. **Alpigenae** Pojark. – Typus: *L. alpigena* Pojark.: 33. *L. talassica* Pojark.; 34. *L. alpigena* Pojark.; 35. *L. altaica* DC.; 36. *L. tangutorum* Pojark.

Ser. 3. **Virgaureae** I. D. Illar. – Typus: *L. virgaurea* (Maxim.) Mattf. ex Rehder et Kabuski: 37. *L. virgaurea* (Maxim.) Mattf. ex Rehder et Kabuski.

Ser. 4. **Liatroideae** I. D. Illar. – Typus: *L. liatroides* (C. Winkl.) Hand.-Mazz.: 38. *L. liatroides* (C. Winkl.) Hand.-Mazz.

Subsect. 3. **Senecillis** (Gaertn.) Pojark. – Typus: *L. glauca* (L.) O. Hoffm.: 39. *L. glauca* (L.) O. Hoffm.; 40. *L. carpatica* (Schott, Nyman et Kotschy) Pojark.

Sect. 7. **Cyathocephalum** (Nakai) Kitam. – Typus: *L. schmidtii* (Maxim.) Makino

Subsect. 1. **Schmidtianae** (Pojark.) I. D. Illar. – Typus: *L. schmidtii* (Maxim.) Makino: 41. *L. schmidtii* (Maxim.) Makino

Subsect. 2. **Biceps** I. D. Illar. – Typus: *L. biceps* Kitag.: 42. *L. biceps* Kitag.

Sect. 8. **Glossophyllum** Pojark. – Typus: *L. pavlovii* (Lipsch.) Cretz.: 43. *L. pavlovii* (Lipsch.) Cretz.

Глава 7. Эколого-географический анализ видов рода *Ligularia* Cass.

Евразийский род *Ligularia* включает в себя около 130 видов, распространенных от Центральной Европы до Японии. Большая часть видов сосредоточена в Юго-Восточной

Азии с центром разнообразия в юго-западном Китае. Наибольшее число видов *Ligularia* отмечено для района гор Хендуан, занимающих запад китайских провинций Сычуань и Юньнань и восток Тибета. Географически представители рода *Ligularia* ограничены умеренно теплым климатом, большая часть видов встречается в районах Восточной Азии с преобладанием муссонного климата. На территории Северной Евразии наиболее богаты видами *Ligularia* регионы Центральной (19 видов) и Средней Азии (16 видов), меньше видов встречается на Дальнем Востоке (13) и в Северо-Восточном Китае (10). Бедны видами и подвидами *Ligularia* Сибирь (6) и Монголия (6), и меньше всего их обитает в Европе (3) и на Кавказе (1). Наибольшее число эндемичных видов произрастает в Средней Азии (6) и на Дальнем Востоке (5). Согласно флористическому районированию Земного шара (Тахтаджян, 1978), ареал рода *Ligularia* находится в пределах Циркумбореальной, Восточноазиатской и Ирано-Туранской областей Голарктического флористического царства. Виды *Ligularia* флоры Северной Евразии обладают довольно разнообразными ареалами – от охватывающего большую часть этого региона (*L. sibirica*) до узколокальных (*L. altissima*, *L. biceps*, *L. kareliniana*, *L. lanipes*, *L. pavlovii*, *L. schischkinii*, *L. vorobievii*). Наибольшее число видов сосредоточено в пределах Ирано-Туранской (Средняя Азия) и Восточноазиатской областей.

Экологические условия, в которых встречаются представители рода *Ligularia*, разнообразны. Большинство видов бузульников предпочитают местообитания с достаточным увлажнением, обычно это луга, светлые разреженные леса и лесные опушки, берега водоемов, кустарниковые заросли, но некоторые виды встречаются в горных степях и на осыпях. Наибольшее число видов произрастает в горных условиях от предгорий до высокогорного пояса, представленного в северных широтах высокогорной тундрой, а в более южных – альпийскими лугами.

Глава 8. Эволюция рода *Ligularia* Cass.

В литературе очень мало сведений о происхождении и эволюции рода *Ligularia*. Время возникновения рода предполагается не позднее середины мелового периода (Liu et al., 1994). Исходя из того, что производный от *Ligularia* род *Cremanthodium* к середине третичного периода, когда произошло поднятие Гималаев, уже был представлен во флоре юго-западного Китая некоторым числом морфологически разнообразных форм (Good, 1929), можно допустить, что род *Ligularia* к этому времени уже достиг определенного расцвета. Существуют предположения (Liu et al., 2006), что интенсивное видообразование в группе родов *Ligularia*, *Cremanthodium* и *Parasenecio* было вызвано поднятием Цинхай-Тибетского плато, произошедшим в миоцене.

Предок рода *Ligularia*, вероятно, имел крупные многоцветковые, но немногочисленные корзинки, собранные в щитковидное общее соцветие. Листья, по-видимому, были округлые или почковидные с пальчатым жилкованием. Семянки этого растения имели рыжий паппус, а в перикарпии – 10 тяжей механической ткани с проводящим пучком и секреторным каналом в каждом тяже. Вышеперечисленные признаки можно считать древними в роде *Ligularia*. Однако, как и во многих других группах растений, в роде *Ligularia* выражена гетеробатмия. Листья округлой или почковидной формы можно встретить и у достаточно эволюционно продвинутых видов. Крупные корзинки и малоцветковые общие соцветия можно наблюдать у довольно молодых альпийских видов. На рис. 2 представлена схема возможных направлений эволюции в роде *Ligularia*.

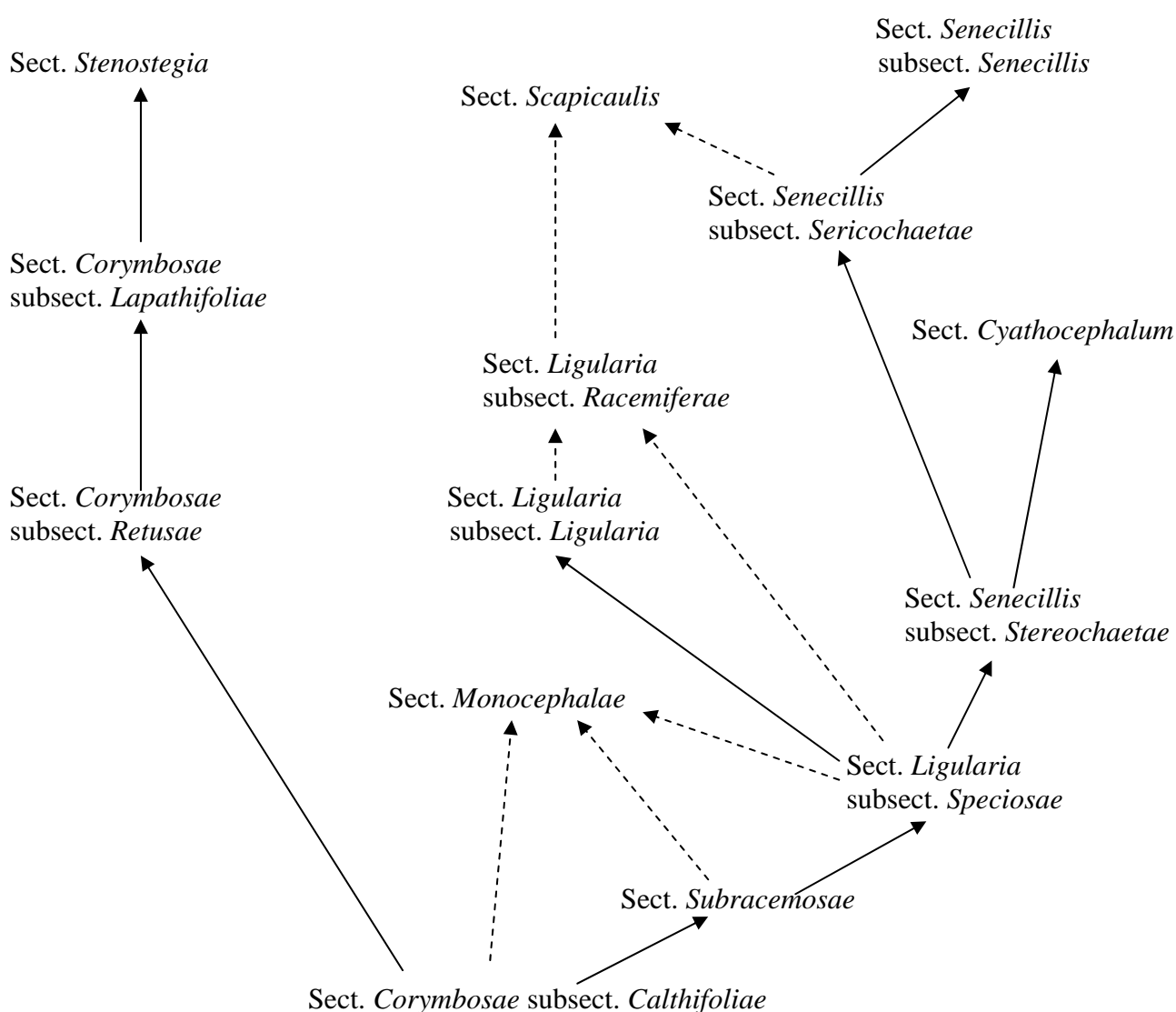


Рис. 2. Схема возможных направлений эволюции в роде *Ligularia*

Выводы

1. Род *Ligularia* в Северной Евразии представлен 43 видами из 8 секций, 12 подсекций и 20 рядов. Описаны 1 новая секция (*Subracemosae* I. D. Iljar.), 2 подсекции (*Microcephalae* I. D. Iljar., *Biceps* I. D. Iljar.) и 13 рядов (*Dentatae* I. D. Iljar., *Vorobievianae* I. D. Iljar., *Narynenses* I. D. Iljar., *Robustae* I. D. Iljar., *Schischkinianae* I. D. Iljar., *Tianschanicae* I. D. Iljar., *Fischerianae* I. D. Iljar., *Przewalskianae* I. D. Iljar., *Sichotenses* I. D. Iljar., *Jaluenses* I. D. Iljar., *Sagittae* I. D. Iljar., *Virgaureae* I. D. Iljar. и *Liatroideae* I. D. Iljar.), сделаны 4 комбинации в ранге подсекции и 1 комбинация в ранге подвида, 10 названий отнесены в синонимы.

2. Анатомическое строение стебля у видов из разных секций рода *Ligularia* отличается характером расположения клеток паренхимы и колленхимы, а также числом секреторных каналов над проводящим пучком. Форма и анатомическое строение черешка также различны у представителей разных секций рода.

3. В результате исследования морфологического и анатомического строения семянков видов рода *Ligularia* установлено, что диагностическое значение для разграничения видов и надвидовых таксонов имеют цвет и длина паппуса, а также признаки строения перикарпия: характер расположения склеренхимы, число проводящих пучков, наличие или отсутствие секреторных каналов, толщина наружной периклиальной стенки клеток экзокарпия, характер кутикулярного покрова.

4. Наличие 10 проводящих пучков в перикарпии семянки, по нашему мнению, является исходным в роде *Ligularia*. Эволюция семянки шла в направлении редукции числа проводящих пучков и секреторных каналов, а также слияния тяжелой механической ткани перикарпия в кольцо.

5. Исследование ультраструктуры поверхности семянков показало, что рельеф наружных периклиальных стенок клеток экзокарпия может служить диагностическим признаком для разграничения видов.

6. Важнейшими признаками для разграничения секций являются форма прикорневых листьев и строение общего соцветия, подсекций – форма прикорневых листьев, строение общего соцветия, размер корзинок, форма обертки, длина и цвет паппуса, число проводящих пучков и секреторных каналов в перикарпии семянки, рядов – форма прикорневых и прицветных листьев, размер корзинок и форма обертки.

7. Крупнейшим центром современного разнообразия видов *Ligularia* являются горы Хендуан в юго-западном Китае, где встречается 70 видов бузульников, из которых 61 вид – локальные эндемики. В Северной Евразии произрастает 17 эндемичных видов и подвидов рода *Ligularia*. Вторичными центрами видового разнообразия в пределах Северной Евразии

являются территории Средней Азии и Дальнего Востока, где сосредоточено наибольшее число эндемичных видов.

8. Центр происхождения рода *Ligularia*, вероятно, находился на территории центральных и восточных районов Китая и Японии, где в настоящее время распространены наиболее древние представители рода. Предковые виды рода *Ligularia*, по-видимому, были лесными или опушечными растениями и предпочитали хорошо увлажняемые участки в нижнем поясе гор.

9. Наиболее примитивной группой в роде *Ligularia*, как мы полагаем, является подсекция *Calthifoliae* секции *Corymbosae*. От этой группы произошли 2 основные ветви: одна с щитковидным, другая с кистевидно-метельчатым общим соцветием. В секции *Ligularia* более древней является подсекция *Speciosae*, а в секции *Senecillis* – подсекция *Sericochaetae*.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

Статьи в реферируемых журналах:

1. Nordenstam B., Illarionova I. Lectotypification of *Othonna sibirica* L. and *Cineraria glauca* L. (*Asteraceae*) // *Taxon*. 2005. Vol. 54. N 1. P. 139–143.

2. Илларионова И. Д. Морфологическое и анатомическое строение семян видов *Ligularia* (*Asteraceae*, *Senecioneae*) // *Бот. журн.* 2008. Т. 93. № 1. С. 22–42.

Статьи в других изданиях:

1. Илларионова И. Д. *Cineraria*, *Senecio* (*Asteraceae*) // Каталог типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) / Под ред. В. И. Грубова. СПб., 2000. С. 39, 54–56.

2. Илларионова И. Д. *Ligularia sibirica* (L.) Cass. (*Asteraceae*, *Senecioneae*) в Сибири // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда РБО. Барнаул, 2003. Т. 1. С. 254–255.

3. Илларионова И. Д. *Senecio splendens* H. Lév. et Vaniot, *Senecio taquetii* H. Lév. et Vaniot // Каталог типовых образцов сосудистых растений Восточной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). Ч. 1. (Япония и Корея) / Под ред. В. И. Грубова. М.; СПб., 2004. С. 53–54.

4. Илларионова И. Д. Род *Ligularia* Cass. (*Asteraceae*) в Центральной Азии // *Новости систематики высших растений*. СПб., 2006. Т. 38. С. 229–244.

5. Илларионова И. Д. Бузульник сибирский (*Ligularia sibirica* (L.) Cass.) – исчезающий вид на Северо-Западе России // *Рекреационно-туристический потенциал Северо-Запада*

России: Материалы международной (российско-белорусской) общественно-научной конференции. Псков, 2006. С. 124–126.

6. Илларионова И. Д. Типовые образцы восточноазиатских таксонов из семейства *Asteraceae*, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) // Новости систематики высших растений. СПб., 2007. Т. 39. С. 320–346.

7. Илларионова И. Д. О таксономических признаках в роде *Ligularia* Cass. (*Asteraceae*) // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея (Москва, 16–19 мая 2007 года). М., 2007. С. 100–102.

8. Илларионова И. Д. Обзор видов секции *Stenostegia* Pojark. рода *Ligularia* Cass. (*Asteraceae*, *Senecioneae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2009. Т. 40. С. 203–219.

Тезисы:

1. Илларионова И. Д. К систематике *Ligularia narynensis* (C. Winkl.) O. et B. Fedtsch. и близких видов секции *Stenostegia* Pojark. // Международная научная конференция по систематике высших растений, посвященная 70-летию со дня рождения чл.-корр. РАН, проф. В. Н. Тихомирова: Тез. докл. М., 2002. С. 47–48.

2. Илларионова И. Д. Анатомическое строение семян видов рода *Ligularia* Cass. (*Senecioneae*, *Asteraceae*) // Тез. докл. II межд. конф. по анатомии и морфологии раст. СПб., 2002. С. 149–150.

3. Илларионова И. Д. Род *Ligularia* Cass. (сем. *Asteraceae*) во флоре России и сопредельных государств // Седьмая Санкт-Петербургская Ассамблея молодых ученых и специалистов (аннотация работ по грантам Санкт-Петербургского конкурса 2002 г. для студентов, аспирантов и молодых специалистов). СПб., 2002. С. 47.

4. Illarionova I. D. The use of fruit anatomical characters in the taxonomy of *Ligularia* Cass. (*Asteraceae*) // Biodiversity and evolutionary biology. Abstr. 16th Int. Symp. Frankfurt/M., 2003. P. 172.

5. Илларионова И. Д. Род *Ligularia* Cass. (сем. *Asteraceae*) во флоре России и сопредельных государств // Девятая Санкт-Петербургская Ассамблея молодых ученых и специалистов (аннотация работ по грантам Санкт-Петербургского конкурса 2004 г. для молодых ученых и специалистов). СПб., 2004. С. 32–33.