

На правах рукописи

СВЕТЛОВА  
АЛЁНА АЛЕКСАНДРОВНА

РОД *LINUM* L. (*LINACEAE* DC. ex Perleb) ВО ФЛОРЕ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ:  
систематика, география, эволюция

03.00.05. — «Ботаника»

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ  
2007

Работа выполнена в Отделе Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН

**Научный руководитель**

доктор биологических наук

**Егорова Татьяна Владимировна**

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук

**Кравцова Татьяна Ивановна**

кандидат биологических наук, доцент

**Баранова Евгения Васильевна**

**Ведущая организация** Санкт-Петербургская лесотехническая академия

Защита состоится «14» марта 2007 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета К 002.211.01 при Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2. Факс: (812) 234-45-12

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

Автореферат разослан « 1 » февраля 2007 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



О. С. Юдина

## Введение

Актуальность темы. В роде *Linum* L. (*Linaceae*) в его полном объёме насчитывается свыше 200 видов, распространенных в умеренных и субтропических областях обоих полушарий. Для рассматриваемой в настоящей работе территории Северной Евразии (Россия и сопредельные государства в пределах бывшего СССР и Сев. Монголия) приводилось около 50 видов. Некоторые виды льнов, в особенности *L. usitatissimum* L., имеют большое хозяйственное значение для различных областей техники, медицины, пищевой промышленности, декоративного садоводства и т.д.

Род *Linum* является сложным и недостаточно изученным в систематическом отношении. В специальном изучении нуждаются льны Северной Евразии. Обработка рода *Linum* во «Флоре СССР», охватывающая территорию Северной Евразии (кроме Монголии), была выполнена С. В. Юзепчуком (1949) более 50 лет назад и, хотя её значение для познания рода по-прежнему велико, к настоящему времени появилось много новых данных в отношении систематики, номенклатуры, анатомии и географического распространения, которые требуют критического пересмотра льнов названного региона. Региональные таксономические работы по роду *Linum* содержат разные точки зрения в отношении трактовки и количества видов, их типификации и географии. Существующие системы рода *Linum* различаются по объёму и расположению внутривидовых подразделений. Кроме того, имеются нерешенные вопросы в отношении самостоятельности целого ряда видов, их родственных связей, закономерностей географического распространения и эволюции рода *Linum*. Необходимость решения этих вопросов и определяет актуальность темы.

Цель и задачи. Целью исследования является критический пересмотр видового состава рода *Linum* на территории Северной Евразии, анализ географического распространения видов, дальнейшая разработка системы рода, изучение его эволюции. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить гербарный материал, включая типовой, хранящийся в основных гербарных хранилищах России и Украины.
2. Определить амплитуду изменчивости макроморфологических признаков видов рода *Linum* и оценить их таксономическую значимость.
3. Исследовать анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры, а также ультраскульптуру семян льнов с целью выявления дополнительных признаков для применения их в систематике рода. Оценить возможность использования в целях систематики содержащихся в литературных источниках палинологических и кариологических данных.

4. Пересмотреть существующие системы рода *Linum* в связи с новыми данными.
5. Провести анализ географии распространения видов и составить карты их ареалов.
6. Выявить возможные направления эволюции признаков в роде *Linum*.

Научная новизна работы. В результате проведенных исследований критически пересмотрен и уточнен видовой состав рода *Linum* на территории Северной Евразии. Установлено, что род на этой территории включает 39 видов, 9 подвидов и 2 разновидности. Сделаны 2 новые комбинации в ранге подвида. 5 видовых названий отнесены в синонимы. Внесены изменения и дополнения в систему рода *Linum*. Описана 1 новая секция (*Tubilinum* Svetlova) и 6 новых подсекций. Составлен ключ для определения секций и видов рода *Linum* для рассматриваемой территории. Впервые исследовано анатомическое строение перикарпия 7 видов из 5 секций и семенной кожуры 19 видов из 9 секций рода *Linum*; выявлены признаки, имеющие таксономическое значение на уровне видов и секций. Уточнены и значительно дополнены данные о географическом распространении видов рода, выявлены типы их ареалов, рассмотрены вопросы эндемизма, составлены карты ареалов для 35 видов. Впервые высказаны гипотезы о направлениях эволюции признаков в роде *Linum* и предположения об эволюционных взаимоотношениях таксонов рода территории Северной Евразии.

Теоретическая и практическая значимость работы. Материалы диссертации могут быть использованы при составлении «Флоры России», региональных Флор и Определителей, а также в курсах лекций по систематике, морфологии и анатомии растений.

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены на VII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (Москва, 2004 г.) и на I (IX) Международной молодежной конференции (Санкт-Петербург, 2006 г.); представлены в стендовых докладах на Международной конференции в Санкт-Петербурге в 2005 г. и Международной конференции в Казани, в январе 2006. Диссертация апробирована на заседании Отдела Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН 20 декабря 2006 г.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 статей, из них 3 — в рецензируемом журнале, а также 6 тезисов.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из Введения, 6 глав, Выводов, Списка литературы и 2 Приложений, включающих таблицы с иллюстрациями и карты распространения видов. Текст изложен на 210 машинописных страницах, включает 7

таблиц, 33 страницы иллюстраций и карты ареалов для 35 видов рода *Linum* Северной Евразии. Список литературы содержит 235 названий, из них 108 на иностранных языках.

### Глава 1. История таксономического изучения рода *Linum* L.

Род *Linum* L. является одним из 6 представителей семейства *Linaceae* DC. ex Perleb порядка *Linales* (Тахтаджян, 1987). Он был описан К. Линнеем (Linnaeus, 1753, 1754) в «Species Plantarum» и «Genera Plantarum» в составе 20 видов. Последующие авторы разделяли льны на группы, давали им названия, присваивали разные таксономические ранги и изменяли объём этих групп (de Candolle, 1824; Reichenbach, 1837; Grisebach, 1843; Planchon, 1847, 1848; Small, 1907; Юзепчук, 1949; Ockendon, Walters, 1968; Rogers, 1984; Егорова, 1996, 2000 и др.). Первая монография по роду *Linum* в полном объёме принадлежит J. E. Planchon (1847, 1848). Она включает 85 видов, разделенных на 4 подрода и 8 серий: subgen. 1. *Eulinum*: ser. *Protolinum* Planch. и ser. *Adenolinum*; subgen. 2. *Cliococca* Planch.; subgen. 3. *Linastrum* Planch.: ser. *Dichrolinum* Planch., ser. *Cathartolinum*, ser. *Linopsis* и ser. *Halolinum* Planch.; subgen. 4. *Syllinum*: ser. *Limoniopsis* Planch. и ser. *Dasylinum* Planch. Все принятые Planchon внутривидовые подразделения снабжены латинскими описаниями и сопровождаются перечнем входящих в них видов. Многие из подразделений были установлены Planchon впервые, но некоторые таксоны были описаны его предшественниками (например, род *Cathartolinum* Reichenb., род *Adenolinum* Reichenb. и секция *Syllinum* Griseb.) и приняты Planchon в другом ранге. Ряд надвидовых таксонов Planchon присутствуют в современных системах на разных таксономических уровнях.

Особо следует остановиться на системе рода *Linum*, предложенной С. В. Юзепчуком (1949) в обработке этого рода во «Флоре СССР», которая охватывает исследуемую нами территорию (кроме Монголии). Юзепчук приводит 45 видов, отнесенных к 9 секциям, 2 группам, 2 подгруппам, 12 рядам и 3 подрядам. Он использует ряд внутривидовых таксонов, принятых предыдущими авторами, а также вводит ряд новых, в частности секции *Dasylinum* (Planch.) Juz. и *Adenolinum* (Reichenb.) Juz. Кроме того, он описал 2 секции: *Stellerolinum* Juz. (*L. stelleroides* Planch.) и *Macrantholinum* Juz. (*L. heterosepalum* Regel и *L. olgae* Juz.). К сожалению, Юзепчук не снабдил секцию *Stellerolinum* латинским описанием, вследствие чего, эта секция была действительно обнародована Н. С. Пробатовой (1988) как *Stellerolinum* Juz. ex Probat. Кроме секций, в системе Юзепчука имеются группы, подгруппы, ряды и подряды. Группы (*Homomorpha* Juz. и *Heteromorpha* Juz.) и подгруппы (*Dimorpha* Alef. и *Trimorpha* Alef.) выделены Юзепчуком в пределах секции *Adenolinum* и включают гомо- и гетеростильные виды. Заметим, что нами секция *Adenolinum* разделена на 2 подсекции, основанные на

ряде морфологических признаков, одним из которых является гомо- и гетеростилия цветков. Однако объём этих подсекций не совпадает с видовым составом рассмотренных выше групп в системе Юзепчука. Виды в пределах секций *Adenolinum*, *Limoniopsis* (= *Syllinum*) и *Protolinum* (= *Linum*) разделены Юзепчуком на ряды и подряды. Некоторые ряды (например, ряд *Nervosa* Juz. в секции *Protolinum* и ряд *Eu-flava* Juz. в секции *Limoniopsis*) приняты нами в ранге подсекций (Светлова, 2006г). Виды приняты Юзепчуком большей частью в узком объёме. 14 видов им описано впервые. Одни из них хорошо обособлены (например, *L. macrorhizum* Juz., *L. turcomanicum* Juz., *L. marschallianum* Juz.), другие обладают не выдержанными отличиями и соответствуют рангу подвида; отдельные виды, на наш взгляд, тождественны ранее описанным видам и их названия приведены нами в синонимах. Обработка С. В. Юзепчука во «Флоре СССР» и предложенная им система имеют большое значение для дальнейшего изучения рода *Linum*.

За последние 40 – 50 лет появилось много новых данных в отношении систематики и географии льнов для рассматриваемой территории. Авторы обработок рода *Linum* во Флорах среднеазиатских республик бывшего СССР в понимании видов следовали Юзепчуку. Для флоры Туркменистана, Киргизии, Узбекистана, Казахстана и Таджикистана обработки льнов сделали В. В. Никитин (1950), В. И. Ткаченко (1957), Г. П. Сумневич (1959), В. П. Голоскоков (1972) и Г. Н. Кинзикаева (1981) соответственно. Обработку рода *Linum* для всей территории Средней Азии сделала Т. И. Цукерваник (1983). Обработки льнов для флоры Кавказа содержатся в первом (Гроссгейм, 1932) и во втором (Сахокия, 1962) изданиях «Флоры Кавказа», а также в «Определителе растений Кавказа» (Гроссгейм, 1949). В обработках рода *Linum* во «Флоре Азербайджана» (Рзазаде, 1955) и «Флоре Грузии» (Кутателадзе, 1983) содержится ряд новых данных о географии льнов в пределах этих республик. В обработке рода *Linum* для «Флоры Армении» (Егорова, 1973), приводится 12 видов рода *Linum*, встречающихся на этой территории и описывается монотипная секция *Halolinum* Т. В. Egorova, название которой по номенклатурным причинам было позднее заменено на *Heleolinum* Т. В. Egorova (Егорова, Габриэлян, 1998). Наиболее поздняя обработка рода *Linum* для флоры Кавказа была сделана Егоровой (2000) в связи с подготовкой коллективной сводки «Конспект флоры Кавказа», в которой приводится 17 видов, объединенных в 7 секций. Сделаны 2 новые комбинации в ранге подвида: *L. nervosum* subsp. *jailicola* (Juz.) Т. В. Egorova и *L. seljukorum* subsp. *barsegianii* (Gabrielian et Dittr.) Т. В. Egorova, для некоторых видов выбраны лектотипы, внесены существенные изменения в номенклатуру видов, а также значительно уточнены сведения об их географическом распространении. Льны флоры

Украины представлены в обработках Д. Н. Доброчаевой (1955, 1987) 27 видами. Обработку рода *Linum* флоры Дальнего Востока сделала Н. С. Пробатова (1988). Ею действительно обнародовано название секции *Stellerolinum* Juz., которое в обработке С. В. Юзепчука (1949) не имело латинского описания. В обработке Г. А. Пешковой (1996) рода *Linum* для «Флоры Сибири» содержится много новых данных по географическому распространению видов. Следует отметить обработку рода *Linum*, выполненную D. J. Ockendon и S. M. Walters (1968) для издания «Flora Europaea», поскольку она содержит данные по видам рассматриваемой в нашей работе территории Восточной Европы. В обработке рода *Linum* для «Флоры Восточной Европы» (Егорова, 1996) приведено 25 видов, относящихся к 6 секциям. Кроме того, виды, отнесенные Ockendon и Walters в секцию *Linum*, она разделяет на 2 секции: *Adenolinum* и *Linum*, с чем нельзя не согласиться. Егорова принимает виды *L. extraaxillare* Kit. и *L. squamulosum* Rudolphi в качестве самостоятельных видов и делает ряд комбинаций в ранге подвида: *L. komarovii* subsp. *boreale* (Juz.) T. V. Egorova, *L. hirsutum* subsp. *lanuginosum* (Juz.) T. V. Egorova и *L. ucranicum* subsp. *uralense* (Juz.) T. V. Egorova. Она впервые выбрала лектотипы для ряда таксонов секционного и видового рангов.

За последние 20 лет появилось довольно много Определителей и Конспектов, охватывающих флору различных регионов Северной Евразии и дополняющих данные о распространении видов рода *Linum* на соответствующих территориях. Среди этих работ следует назвать «Определитель растений Молдавии» (Гейдеман, 1986), список видов флоры Украины (Мосякин, Федорончук, 1999), «Конспект флоры Пермской области» (Овеснов, 1997), «Определитель сосудистых растений Орловской области» (Еленевский, Радыгина, 1997), «Определитель растений Новосибирской области» (2000) и «Флору средней полосы европейской части России» П. Ф. Маевского, где обработку льнов (8 видов) сделал А. Б. Шипунов (2006). Вид *L. catharticum* рассматривается в ней, так же, как в статье Н. Н. Цвелёва (1999), в составе самостоятельного монотипного рода *Cathartolinum* (*Cathartolinum catharticum* (L.) Small). Льны флоры Монголии представлены в работе В. И. Грубова (1982) «Определитель сосудистых растений Монголии» и И. А. Губанова (1996) — «Конспект флоры внешней Монголии (сосудистые растения)».

Следует упомянуть еще ряд обработок рода *Linum* для некоторых государств, сопредельных с Северной Евразией, поскольку содержащиеся в них данные о видовом составе льнов необходимы для понимания рассматриваемых нами видов и их родственных связей. Большой интерес представляет обработка льнов во «Flora of Turkey» (Davis, 1967). Льны территории, охватываемой изданием «Flora Iranica», обработаны К. Н. Rechinger (1974). Отметим еще обработку рода *Linum*, выполненную для флоры Ирана (Sharifnia,

Assadi, 2001). Все наиболее важные работы по систематике льнов отражены в диссертации.

## Глава 2. Материал и методы

Проведенная работа основана на критическом изучении гербарного материала, хранящегося в Гербариях: Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), на кафедре ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (LECB), Биологическом и Географическом факультетах Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW, MWG), в Московском педагогическом государственном университете (MOSP), в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина РАН (МНА, Москва), на кафедре ботаники Ростовского государственного университета (RV), в Ростовском Ботаническом саду (RWBG), в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного (KW, Киев), в Никитском ботаническом саду (YALT, Ялта), Таврическом государственном университете им. В. И. Вернадского (SIMF, Симферополь) и в Крымском Аграрном университете (CSAU, Симферополь). Кроме того, был исследован материал, собранный во время экспедиций по Украине в июне-августе 2004 г., по Ростовской и Ленинградской областям в июне-августе 2005 г., а также растения *L. austriacum* L., *L. perenne* L. и *L. flavum* L., растущие на опытных участках Всероссийского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) в г. Пушкине. Работа выполнена на основе использования классических морфолого-географического и сравнительно-анатомического методов, с привлечением кариологических, эмбриологических и палинологических данных. При проведении карпологических исследований использовали свежий материал, собранный в Ростовской и Ленинградской областях. Материал фиксировали в 40° спирте. Поперечные срезы перикарпия получали при помощи бритвы, помещали в глицерин, окрашивали сафронином и изучали под световым микроскопом Carl Zeiss Photomicroscope III и Carl Zeiss Axiostar plus. Фотографии препаратов сделаны с помощью цифровой фотокамеры Casio QV-2300UX и Nikon D70. Исследование анатомии семян проводилось с помощью светового (19 видов из 9 секций) и трансмиссионного электронного (17 видов из 8 секций) микроскопов. Семена фиксировали по общепринятой методике, используемой для исследования растительных объектов с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) (Быкова, Яковлева, 1991; Яковлева и др., 2002). Полутонкие поперечные срезы семенной кожуры (толщиной 1 мкм) получали с помощью ультрамикротомы Reichert, окрашивали 1% раствором толуидинового синего на боратном буфере и рассматривали под световым микроскопом Carl Zeiss Photomicroscope III. Фотографии препаратов сделаны с помощью



цифровой фотокамеры Casio QV-2300UX. Ультратонкие срезы (толщиной 30 нм) получали с помощью ультрамикротомы Ultracut E с тех же блоков, которые использовались для получения полутонких срезов, красили в растворе цитрата свинца, приготовленного по методике Т. S. Reynolds (1963). Просмотр материала и фотографирование срезов проводили с помощью электронного микроскопа Tesla BS-500.

### Глава 3. Морфологические и анатомические особенности льнов

Большинство представителей рода *Linum* многолетние или однолетние травы, реже примитивные полукустарнички (в соответствии с терминологией Борисовой и Поповой, 1995) с розетками листьев, сохраняющимися ко времени цветения генеративных побегов или без них. Многолетние виды имеют в разной степени разветвленный корень, переходящий в верхней части в более или менее развитый каудекс, находящийся на уровне почвы или погруженный в неё. Каудекс служит местом отложения запасных питательных веществ, и на нем образуются почки возобновления, из которых развиваются генеративные и вегетативные побеги. У однолетних льнов подземная часть представлена корнем. Согласно классификации жизненных форм (биологических типов), предложенной С. Raunkiaer (1895 – 1899, 1934) льны принадлежат к гемикриптофитам (многолетние виды) и терофитам (однолетние виды). Базируясь на системе жизненных форм, разработанной И. Г. Серебряковым (1952) у многолетних видов рода можно выделить 2 основные жизненные формы. Первая жизненная форма характеризуется наличием у растений только прямостоячих (ортотропных) вегетативных и генеративных побегов. Эту жизненную форму имеет большинство травянистых представителей рода (например, *L. austriacum*, *L. hirsutum* и др.), иногда (согласно данным Вульфа, 1940) у *L. bienne* (= *L. angustifolium*), наряду с прямостоячими побегами, наблюдаются стелющиеся побеги. Второй жизненной форме свойственны прямостоячие (ортотропные) генеративные побеги, стелющиеся (плагиотропные) или приподнимающиеся (гемиотропные) вегетативные побеги. Стелющиеся и приподнимающиеся побеги могут нести почки возобновления, из которых развиваются ортотропные генеративные и вегетативные побеги. К этой жизненной форме относятся все полукустарнички рода *Linum*. Они принадлежат только к подсекции *Taurica* Svetlova секции *Syllinum* (например, *L. tauricum*, *L. ucranicum* и *L. czernjajevii*). В свою очередь виды второй жизненной формы можно разделить на 2 группы: с розетками прикорневых листьев, сохраняющимися ко времени цветения генеративных побегов (*L. tauricum*, *L. ucranicum* и *L. czernjajevii*) и без розеток прикорневых листьев, сохраняющихся ко времени цветения генеративных побегов (*L. linearifolium*). У однолетних видов (например, *L. nodiflorum* или *L. catharticum*) побеги

прямостоячие. Стебли у видов рода *Linum* 2-х типов: генеративные и вегетативные. Они могут быть одиночными (*L. usitatissimum*), немногочисленными (2 – 10) или многочисленными, слегка ребристыми или без ребер, прямостоячими, стелющимися или приподнимающимися, опушенными или голыми, с восковым налетом или без него, у некоторых видов (секция *Syllinum*) с очень узкими крыльями, низбегающими от основания листьев. Генеративные побеги ветвятся от середины или выше, реже от основания. Вегетативные побеги неветвящиеся.

Листья льнов простые, сидячие, суженные к основанию, но без явно выраженного черешка, очередные, иногда (*L. catharticum*) супротивные. Они бывают линейными, ланцетными, линейно-ланцетными, продолговатыми или лопатчатыми, цельнокрайными или мелкопильчатыми, голыми или опушенными, с 1 или 3 – 5 параллельными жилками. Прилистники у льнов, как правило, отсутствуют, реже (только у видов секций *Syllinum* и *Tubilinum*) представлены в виде 2 коричневатых стипулярных железок при основании листьев.

Цветки у представителей рода *Linum* раздельнолепестные, 5-членные, обоеполые, актиноморфные, 1.2 – 3.5 см дл., иногда 0.5 – 0.8 см дл. (*L. catharticum* и *L. seljukorum* subsp. *barsegianii*). Чашелистики свободные, цельные, черепитчатые, ланцетные, яйцевидные или эллиптические, голые или опушенные, на верхушке заостренные или закругленные, с маленьким острием или без острия, по краям железисто-реснитчатые, реснитчатые или белоперепончатые, без железок и ресничек. Число жилок на чашелистиках от 1 до 5, достигающих до середины или почти до верхушки чашелистиков; средняя жилка может быть килевидно выступающей или некилевидной. Лепестки свободные, гладкие, с короткими или длинными, иногда ярко окрашенными ноготками, длиннее чашелистиков, разнообразной окраски: голубые, синие, желтые, реже белые, розовые или красные. Большинству многолетних льнов свойственна диморфная гетеростилия. Впервые она была замечена монографом рода J. E. Planchon (1848) у *L. perenne*. Гетеростильные цветки (с длинными тычинками и короткими столбиками у одних растений и с короткими тычинками и длинными столбиками у других) являются энтомофильными и самостерильными. Они опыляются шмелями, медоносными пчелами, цветочными мухами и трипсами. Гомостильные цветки (с тычинками и столбиками одинаковой или почти одинаковой длины) являются самофертильными и самоопыляющимися. Тычинок 5, чередующихся с лепестками; нити тычинок в основании дельтовидно расширенные, как правило, свободные или сросшиеся в самом основании в трубку, иногда (*L. nodiflorum*) они срастаются по всей длине, охватывают коробочку и возвышаются над ней в виде трубки; иногда присутствуют зубцевидные стаминодии.

Нити тычинок, как правило, окрашенные: желтые, фиолетовые, синие или серые, редко они белые. Гинецей состоит из 5 плодolistиков. Завязь верхняя, 5-гнездная. Стилодиев 5, свободных. Рыльца линейные, продолговатые или головчатые. Цветки рода *Linum*, как правило, собраны в симподиальные, или цимозные соцветия: дихазий, ложный зонтик, извилина, изредка завиток (Вульф, 1940; Юзепчук, 1949; Troll, 1964; Егорова, 1973).

Пыльцевые зерна льнов одиночные, эллипсоидальные или сплюсненно-эллипсоидальные, реже сфероидальные, довольно крупные — 45 – 90 мкм (Григорьева, 1988; Мороз, Цимбалюк, 2005а, 2005б). Экзина сетчатая. Для большинства гетеростильных видов характерен диморфизм пыльцевых зерен. Большинство видов рода имеет 3-бороздную пыльцу. Наличие борозд у пыльцевых зерен считается примитивным признаком (Saad, 1961а, 1961б; Куприянова, Алешина, 1978). Как показали исследования S. Saad (1961а, 1961б), у представителей рода *Linum* можно выделить 4 типа борозд: широкие борозды с короткой щелью (*L. alpinum*), широкие борозды без щели (*L. austriacum*, *L. bienne*, *L. perenne*), узкие вытянутые борозды (*L. catharticum*, *L. hirsutum*, *L. nodiflorum*, *L. tenuifolium*, *L. ussitatissimum*) и узкие вытянутые борозды с щелью (*L. flavum*, *L. grandiflorum*). По мнению Saad (1961а, 1961б), более примитивным типом борозд являются широкие борозды без щели, а наиболее продвинутым — узкие вытянутые борозды с щелью. У некоторых видов рода *Linum* (*L. heterosepalum*, *L. olgae*, *L. stelleroides*) борозд нет, но есть поры (Saad, 1961а, 1961б; Григорьева, 1988). Такие пыльцевые зерна (их называют «пантопоратными», «pantoporate») считаются более продвинутыми, чем 3-бороздные (Saad, 1961а, 1961б). Следует отметить, что палинологические данные, на наш взгляд, в большинстве случаев не дают ничего нового для уточнения вопросов внутривидового подразделения и установления родственных связей между видами. Как правило, виды внутри одной секции и виды разных секций (например, виды секций *Adenolinum* и *Dasylinum*) часто не отличаются по скульптуре экзины пыльцевых зерен.

Традиционно в целях систематики видов рода *Linum* используется ряд макроморфологических признаков: наличие или отсутствие железок и волосков на листьях, чашелистиках и стебле; форма, длина и ширина листьев, чашелистиков, коробочек и семян; степень изогнутости цветоножек и плодоножек; наличие или отсутствие розеток листьев, сохраняющихся ко времени цветения генеративных побегов; размеры растения. Как показали наши предварительные исследования, некоторые из этих признаков характеризуются значительной изменчивостью или их недостаточно для признания видовой самостоятельности видов, а также для характеристики внутривидовых подразделений. В связи с этим для изучения систематики рода *Linum* возникает

необходимость привлечения дополнительных признаков. Для выявления дополнительных признаков и оценки их таксономической значимости на видовом и секционном уровнях мы исследовали анатомическое строение перикарпия, ультраскульптуру семян и анатомическое строение семенной кожуры видов рода *Linum*.

Нами впервые было исследовано анатомическое строение коробочек для 7 видов рода, относящихся к 5 секциям: *Adenolinum*, *Syllinum*, *Dasylinum*, *Linopsis* и *Cathartolinum*. Плод видов рода *Linum* — верхняя синкарпная септицидная коробочка, 2.5 – 7 (8) мм дл., 1.5 (2) – 6 (7) мм шир., шаровидной, сплюснуто-шаровидной, шаровидно-яйцевидной или эллиптической формы, как правило, голая, реже опушенная (например, у *L. hirsutum*), с 5 гнездами, раскрывающиеся 10 односемянными сегментами. В редких случаях, у *L. usitatissimum* коробочки нераскрывающиеся или почти нераскрывающиеся (Егорова, 1996). Коробочки на поперечных срезах округлые или в виде многогранника и разделены перегородками на 5 гнезд, в каждом из которых развивается по 2 семени. В каждом гнезде семена разделены ложной перегородкой. Края перегородок могут быть голыми или опушенными более или менее длинными простыми волосками. Результаты впервые проведенного исследования перикарпия показали, что он дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Экзокарпий состоит из 1 ряда клеток округлой или прямоугольной формы с утолщенными оболочками. Мезокарпий образован 3 – 5 рядами клеток округлой формы. Эндокарпий однорядный, состоит из клеток округлой или прямоугольной формы с утолщенными оболочками. Перегородки коробочек состоят из нескольких рядов клеток мезокарпия. Ряд мезокарпия, примыкающий к эндокарпию, у исследованных видов рода *Linum* либо не отличается по форме и размерам от остальных рядов округлых тонкостенных клеток, либо представлен клетками палисадной формы. Строение коробочек на поперечных срезах у изученных видов в целом однотипно, но вместе с тем имеются и некоторые отличительные признаки, которыми мы дополнили описания ряда секций (например, секций *Adenolinum* и *Dasylinum*). К этим признакам относятся очертания коробочки на поперечном срезе, ширина и длина перегородок, а также наличие или отсутствие у последних ряда клеток палисадной формы.

Впервые нами было проведено исследование ультраскульптуры семян и анатомического строения семенной кожуры 19 видов из 9 секций рода *Linum*. Ультраскульптура сухих семян у всех исследованных видов мелкосетчатая; образована изодиаметрическими полигональными клетками экзотесты. Антиклинальные стенки этих клеток или немного приподняты, отчего наружные периклинальные стенки вогнутые, или не приподняты, вследствие чего наружные периклинальные стенки плоские или выпуклые. Семенная кожура всех изученных видов имеет сходный план строения. Она

является производным наружного и внутреннего интегументов. В ней различаются теста и тегмен. Теста состоит из 2 слоев клеток: экзотесты и эндотесты. В тегмене выделяются экзотегмен, эндотегмен (слой пигментных клеток) и слой облитерированных паренхимных клеток между ними. Проведенные исследования строения семенной кожуры дали возможность выявить комплекс признаков, позволяющий отличать виды в пределах секции, и подтвердили самостоятельность некоторых из них. К таким признакам относятся форма и размеры слизесодержащих клеток, толщина их наружной клеточной стенки и форма выростов, наличие (или отсутствие) слоев в слизи, их число и локализация в клетках, наличие фестончатых выростов на клеточной стенке, окружающей цитоплазму, а также число и конфигурация пор в клеточных стенках экзотегмена. Следует отметить, что не только виды, но и секции рода *Linum* имеют различия в строении семенной кожуры. Таксономическое значение на уровне секций имеют форма выростов наружной клеточной стенки слизесодержащих клеток, наличие или отсутствие слоев в слизи и наличие или отсутствие пор в клеточных стенках экзотегмена.

Семязачатки льнов анатропные, красси-, реже тенуинуцеллярные, с 2 интегументами (Никитичева, 1985; Boesewinkel et al., 2000). Зародышевый мешок 7-клеточный, эллиптический у *L. perenne* и *L. austriacum*, сильно удлинённый у *L. usitatissimum*; развивается по Polygonum-типу (Сизова, 1958а, 1958б; Никитичева, 1985). Зрелый зародыш хорошо развит, прямой, с толстыми лопатовидными хлорофиллсодержащими семядолями и прямым развитым гипокотилем, занимает большую часть семени (Yakovlev, Zhukova, 1980; Никитичева, 1985; Boesewinkel et al., 2000).

Виды разных секций имеют разное число хромосом  $2n = 16, 18, 26, 28, 30, 36$ . Самое часто встречающееся диплоидное число хромосом в роде *Linum* —  $2n = 18$ . Оно характерно для всех изученных видов секций *Adenolinum* и *Stellerolinum*, для *L. nervosum* из секции *Linum* и для некоторых представителей секции *Linopsis*. У 3 видов (*L. hirsutum*, *L. grandiflorum* и *L. catharticum*) обнаружено наименьшее диплоидное число хромосом в роде —  $2n = 16$ , а самое большое число хромосом ( $2n = 30, 36$ ) найдено у некоторых представителей секций *Linopsis*, *Syllinum* и *Linum*. Самыми крупными хромосомами обладает вид с наименьшим числом хромосом *L. hirsutum* ( $2n = 16$ ), а самыми мелкими — *L. usitatissimum* ( $2n = 30$ ). Очень интересен тот факт, что у льнов (у *L. flavum* из секции *Syllinum*) найдены В-хромосомы (Носова и др., 2005).

Сравнительно-морфологическое изучение генеративных и вегетативных органов представителей рода *Linum*, сравнительно-анатомическое исследование их перикарпия и семенной кожуры, а также использование литературных данных по кариологии и

палинологии позволило нам впервые высказать предположения и обобщить имеющиеся в литературе представления об уровнях эволюционного развития признаков в роде *Linum*. Представления об эволюционной значимости анатомических признаков семенной кожуры мы основываем на литературных источниках, в первую очередь на работах А. П. Меликяна (1972, 1981 и др.), и собственных данных. Большое число слоев в семенной коже обычно оценивается в литературе как примитивный признак. У всех льнов семенная кожура состоит из 5 слоев, что свидетельствует о сравнительной продвинутости рода в целом. Эволюция льнов проходила, по всей вероятности, в следующих направлениях:

- 1) от многолетних трав к однолетникам или к полукустарничкам;
- 2) от жизненной формы с прямостоячими вегетативными и генеративными побегами к жизненной форме с приподнимающимися и стелющимися побегами;
- 3) от побегов с очередными листьями к побегам с супротивными листьями;
- 4) от листьев со стипулярными железками (редуцированными прилистниками) к листьям без стипулярных железок;
- 5) от цветков с удлинненными и заостренными чашелистиками к цветкам с короткими и закругленными на верхушке чашелистиками; от наличия на чашелистиках хорошо выраженных боковых жилок к наличию 1 килевидно выступающей средней жилки и слабо развитых боковых жилок, как правило, не достигающих до середины чашелистиков;
- 6) от гетеростильных цветков к гомостильным;
- 7) от тычиночных нитей, немного сросшихся в основании к тычиночным нитям, сросшимся по всей длине;
- 8) от 3-бороздных пыльцевых зерен к пантопоратным пыльцевым зернам; от пыльцевых зерен с широкими бороздами к пыльцевым зернам с узкими бороздами;
- 9) от мелких клеток экзотесты семенной кожуры к крупным клеткам; от наличия 1 типа слизесодержащих клеток в экзотесте к наличию 2 типов клеток; от отсутствия слоев в слизи в клетках экзотесты к их наличию; от отсутствия выростов наружной периклиальной клеточной стенки слизесодержащих клеток экзотесты к их наличию; от округлых, прямоугольных, округло-эллиптических и эллиптических выростов наружной периклиальной клеточной стенки слизесодержащих клеток экзотесты к плотно расположенным фестончатым выростам с порами.

#### Глава 4. Систематика рода *Linum* L. Северной Евразии

На основании сравнительно-морфологического изучения льнов мы пришли к выводу, что таксономически значимыми признаками в систематике льнов являются форма, размеры и характер краев чашелистиков, степень выраженности жилок на них (длина и толщина), соотношение длины чашелистиков и коробочек, гомо- или гетеростилия цветков, общая длина лепестков и их ноготков, длина, ширина листьев и характер их верхушки, наличие или отсутствие прилистников у листьев в виде стипулярных железок и степень развитости каудекса. Из анатомических признаков перикарпия диагностическое значение имеют очертания коробочки на поперечном срезе, ширина и длина перегородок, а также высота клеток последнего слоя мезокарпия в перегородках коробочек. К таксономически значимым анатомическим признакам семенной кожуры относятся форма и размер слизесодержащих клеток экзотесты, толщина их наружной клеточной стенки и форма выростов, число слоев в слизи и их локализация в клетках, а также число и конфигурация пор в клеточных стенках экзотегмена. Помимо морфологических и анатомических признаков использовались хромосомные числа.

Все названные признаки использованы нами в данной главе при характеристике видов и секций и для принятия ряда таксономических решений. Здесь обсуждаются вопросы таксономии льнов, приводится система рода и таксономический обзор видов. Даны описания, синонимика, номенклатурные типы таксонов всех рангов, экологическая характеристика, сведения о географическом распространении видов, а также ключ для определения видов и секций. На территории Северной Евразии род *Linum* представлен 39 видами, 9 подвидами и 2 разновидностями, входящими в состав 10 секций и 6 подсекций. Ниже приводится конспект системы; в скобках при принятых видовых названиях указаны базионимы, основные синонимы, в том числе и приведенные нами впервые (выделены полужирным курсивом).

##### **Genus *Linum* L.**

Lectotypus (Small, 1907: 67): *L. usitatissimum* L.

**Sect. 1. *Adenolinum*** (Reichenb.) Juz. — Lectotypus (Егорова, 1996: 354): *L. perenne* L.

Subsect. 1. *Longiunguiculata* Svetlova. — Typus: *L. perenne* L.

1. *L. perenne* L. (***L. brevisepalum*** Juz.; ***L. sibiricum*** DC., nom.illeg.); 2. *L. baicalense* Juz.; 3. *L. turcomanicum* Juz.; 4. *L. austriacum* L. (4a. *L. austriacum* subsp. *austriacum*, 4б. *L. austriacum* subsp. *glaucescens* (Boiss.) P. H. Davis (*L. alpinum* Jacq. var. *glaucescens* Boiss.)); 5. *L. squamulosum* Rudolphi (*L. euxinum* Juz.; *L. austriacum* L. subsp. *euxinum* (Juz.) Ockendon); 6. *L. marschallianum* Juz. (*L. austriacum* L. subsp. *marschallianum* (Juz.) Greuter and Burdet); 7. *L. extraaxillare* Kit. (*L. perenne* subsp. *extraaxillare* (Kit.) Nyman);

8. *L. altaicum* Ledeb. ex Juz. (8a. *L. altaicum* subsp. *altaicum*, 8b. *L. altaicum* subsp. *atricalyx* (Juz.) Svetlova (*L. atricalyx* Juz.)); 9. *L. komarovii* Juz. (9a. *L. komarovii* subsp. *komarovii*, 9b. *L. komarovii* subsp. *boreale* (Juz.) T. V. Egorova (*L. boreale* Juz.; *L. taymirensis* Peschkova; *L. perenne* L. var. *boreale* (Juz.) Serg.)); 10. *L. subbiflorum* Juz.; 11. *L. amurense* Alef.

Subsect. 2. *Breviunguiculata* Svetlova. — Typus: *L. violascens* Bunge.

12. *L. violascens* Bunge; 13. *L. pallescens* Bunge; 14. *L. macrorrhizum* Juz. (*L. mesostylum* Juz.).

**Sect. 2. *Stellerolinum*** Juz. ex Probat. — Typus: *L. stelleroides* Planch. (15. *L. stelleroides* Planch.).

**Sect. 3. *Linum***. — Typus: generis lectotypus.

Subsect. 1. *Nervosa* Svetlova. — Typus: *L. nervosum* Waldst. et Kit.

16. *L. nervosum* Waldst. et Kit. (16a. *L. nervosum* subsp. *nervosum* (*L. aucheri* Planch.), 16b. *L. nervosum* subsp. *jailicola* (Juz.) T. V. Egorova (*L. jailicola* Juz.)).

Subsect. 2. *Linum*. — Typus: generis lectotypus.

17. *L. grandiflorum* Desf.; 18. *L. bienne* Mill. (*L. angustifolium* Huds.); 19. *L. crepitans* (Boenn.) Dumort.; 20. *L. usitatissimum* L. (20a. *L. usitatissimum* var. *usitatissimum*, 20b. *L. usitatissimum* var. *humile* (Mill.) Pers. (*L. humile* Mill.)).

**Sect. 4. *Syllinum*** Griseb. — Lectotypus (Egorova, 1996: 351): *L. flavum* L.

Subsect. 1. *Flava* Svetlova. — Typus: *L. flavum* L.

21. *L. flavum* L. (21a. *L. flavum* subsp. *flavum*, 21b. *L. flavum* subsp. *basarabicum* (Klok. ex Juz.) Svetlova (*L. flavum* subsp. *tauricum* var. *basarabicum* Sävl. et Rayss; *L. basarabicum* (Sävl. et Rayss) Klok. ex Juz.)).

Subsect. 2. *Taurica* Svetlova. — Typus: *L. tauricum* Willd.

22. *L. linearifolium* Jávorka (*L. tauricum* Willd. subsp. *linearifolium* Jávorka); 23. *L. mucronatum* subsp. *armenum* (Bordz.) P. H. Davis (*L. orientale* (Boiss. et Heldr.) Boiss. subsp. *armenum* Bordz.; *L. alexeenkoanum* E.Wulf; *L. armenum* (Bordz.) Galushko); 24. *L. tauricum* Willd. (*L. janischevskyi* Tzvelev ex Plaksina, nom.nud.); 25. *L. pallasianum* Schult.; 26. *L. czernjajevii* Klok. (*L. ucranicum* var. *pubescens* Czern.); 27. *L. ucranicum* (Griseb. ex Planch.) Czern. (27a. *L. ucranicum* subsp. *ucranicum* (*L. flavum* L. var.  $\beta$ . *ucranicum* Griseb. ex Planch.), 27b. *L. ucranicum* subsp. *uralense* (Juz.) T. V. Egorova (*L. uralense* Juz.)).

**Sect. 5. *Tubulinum*** Svetlova. — Typus: *L. nodiflorum* L. (28. *L. nodiflorum* L. (*L. luteolum* Bieb.)).

**Sect. 6. *Dasylinum*** (Planch.) Juz. — Lectotypus (Egorova, 1996: 358): *L. hirsutum* L.



29. *L. hirsutum* L. (29a. *L. hirsutum* subsp. *hirsutum*, 29б. *L. hirsutum* subsp. *lanuginosum* (Juz.) T. V. Egorova (*L. lanuginosum* Juz.)); 30. *L. hypericifolium* Salisb.; 31. *L. densiflorum* P. H. Davis.

**Sect. 7. *Heleolinum*** T. V. Egorova. — Typus: *L. seljukorum* P. H. Davis (32. *L. seljukorum* subsp. *barsegianii* (Gabrielian et Dittr.) T. V. Egorova (*L. barsegianii* Gabrielian et Dittr.)).

**Sect. 8. *Macrantholinum*** Juz. — Lectotypus (Светлова, 2006д: 354): *L. heterosepalum* Regel (33. *L. heterosepalum* Regel (*L. heterosepalum* Regel subsp. *tianschanicum* (Juz.) Vved.); 34. *L. olgae* Juz.).

**Sect. 9. *Linopsis*** (Reichenb.) Engelm. — Lectotypus (Rogers, 1982: 230): *L. quadrifolium* L.

35. *L. tenuifolium* L.; 36. *L. corymbulosum* Reichenb.; 37. *L. trigynum* L. (*L. gallicum* L.); 38. *L. strictum* L.

**Sect. 10. *Cathartolinum*** (Reichenb.) Griseb. — Lectotypus (Davis, 1967: 449): *L. catharticum* L. (39. *L. catharticum* L.).

Эта система содержит некоторые дополнения и изменения, по сравнению с системами предыдущих авторов, что подробно изложено в главах диссертации. Приведенная нами система больше всего соответствует системе Т. В. Егоровой (1996), но отличается от неё рядом особенностей: объемом секции *Syllinum*, из которой нами выделена монотипная секция *Tubulinum* Svetlova, включающая *L. nodiflorum*; секции *Adenolinum*, *Linum* и *Syllinum* разделены на подсекции: subsect. *Longiunguiculata* Svetlova, subsect. *Breviunguiculata* Svetlova, subsect. *Nervosa* Svetlova, subsect. *Linum*, subsect. *Flava* Svetlova и subsect. *Taurica* Svetlova; расположением некоторых секций в системе. В изложенной нами системе представлены все известные 10 секций рода. Принята описанная Егоровой (Егорова, Габриэлян, 1998) секция *Heleolinum*. Все секции и виды даны под приоритетными названиями. Пересмотрен объем видов рода *Linum* для исследованной территории. Сделаны 2 комбинации в ранге подвида: *L. altaicum* subsp. *atricalyx* (Juz.) Svetlova и *L. flavum* subsp. *basarabicum* (Săvul. et Rayss) Svetlova. 5 видовых названий отнесены в синонимы: *L. mesostylum* Juz., *L. brevisepalum* Juz., *L. sibiricum* DC., *L. janischevskyi* Tzvelev ex Plaksina и *L. taymirensense* Peschkova.

## Глава 5. Географическое распространение и основные экологические особенности льнов

Е. В. Вульф (1940) отмечает, что род *Linum* имеет 3 основных центра формообразования: Средиземноморскую область, юго-западную часть Сев. Америки и Южн. Америку. Согласно данным фундаментальной сводки «Med-Checklist» (Romo, 1989), где представлено 78 видов льнов с большим числом подвидов, крупнейшим очагом видового богатства рода *Linum* следует считать Средиземноморье. Здесь представлено все морфологическое разнообразие льнов, и поэтому можно предположить, что этот регион является не только центром видового разнообразия рода *Linum*, но и вероятным местом его происхождения. Значительно уступает Средиземноморью по числу видов Сев. Америка, где, согласно данным S. M. Rogers (1984), встречается 47 видов, принадлежащих только к 4 секциям. Большинство видов (около 40) относится к секции *Linopsis* (Reichenb.) Engelm. Из этого следует, что Северную Америку можно рассматривать только как вторичный центр разнообразия рода. Другими регионами, где встречается относительно большое число видов и подвидов рода, являются Малая Азия (39 — по данным Davis, 1967), Вост. Европа (23) и Кавказ (17). Небольшое число видов встречается в Южн. Америке (около 15), в Китае (9), в Ср. Азии (8), в Сибири (6), на Дальн. Востоке (5) и в Монголии (4). В отличие от Вульфа (1940), мы не считаем Южн. и Сев. Америку, где, в основном, встречаются виды секции *Linopsis*, сколько-нибудь значительным центром видового разнообразия льнов.

На территории Северной Евразии, где род *Linum* представлен 39 видами, 9 подвидами и 2 разновидностями, наиболее богаты видами Вост. Европа (23) и Кавказ (17), небольшое число видов встречается в Сибири (6), на Дальн. Востоке (5) и в Монголии (4). Следует отметить, что в Ср. Азии, являющейся центром разнообразия для многих родов цветковых растений, встречается только 8 видов льнов.

Ареалы всех дикорастущих видов льнов (35) флоры исследуемой территории находятся в пределах Голарктического флористического царства. Голарктические типы ареалов льнов объединены в 7 хорологических групп, выделенных на основании принадлежности ареалов либо к частям света или континентам (например, европейская и евразийская группы) или к их крупным регионам (например, западноазиатская и дальневосточная группы), либо к флористическим областям (например, средиземноморская группа). Следует отметить, что типы ареалов выделены по принципу приуроченности всего ареала или, чаще, основной его части (области преимущественного распространения вида или подвида) к географическим районам или приведенным в работе А. Л. Тахтаджяна (1978) фитохорионам.

1. Палеарктическая группа (ареалы в пределах большей части территории Палеарктики). — 9 видов и подвидов.

1) европейско-средиземноморский тип — *L. flavum* subsp. *flavum*, *L. hirsutum* subsp. *hirsutum*;

2) европейско-средиземноморско-западноазиатский тип — *L. nodiflorum*, *L. tenuifolium*, *L. nervosum* subsp. *nervosum*, *L. strictum*, *L. trigynum*, *L. bienne*;

3) кавказско-средиземноморско-среднеазиатский тип — *L. corymbulosum*;

2. Евразийская группа (ареалы в пределах умеренного пояса Европы и Азии). — 5 видов и подвидов.

1) североевропейско-северосибирский тип — *L. komarovii* subsp. *boreale*;

2) европейско-сибирский тип — *L. perenne*;

3) европейско-кавказский тип — *L. catharticum*, *L. austriacum* subsp. *austriacum*;

4) южновосточноевропейско-кавказский тип — *L. tauricum*;

3. Кавказско-югозападноазиатская группа (ареалы, расположенные на Кавказе и в прилегающих районах Турции и Ирана). — 6 видов и подвидов.

1) южнокавказский тип — *L. subbiflorum*;

2) южнозакавказский тип — *L. seljukorum* subsp. *barsegianii*;

3) кавказско-югозападноазиатский тип — *L. austriacum* subsp. *glaucescens*, *L. hypericifolium*;

4) южнокавказско-югозападноазиатский тип — *L. mucronatum* subsp. *armenum*, *L. densiflorum*;

4. Средиземноморская группа. — 4 вида и подвида.

1) крымский тип — *L. marschallianum*, *L. pallasianum*;

2) крымско-новороссийский тип — *L. squamulosum*, *L. nervosum* subsp. *jailicola*;

5. Европейская группа (ареалы в пределах Центр., Южн. и Вост. Европы). — 6 видов и подвидов.

1) центральноевропейско-восточноевропейский тип — *L. flavum* subsp. *basarabicum*, *L. linearifolium*;

2) южновосточноевропейский тип — *L. ucranicum* subsp. *ucranicum*, *L. ucranicum* subsp. *uralense*, *L. czernjajevii*;

3) карпатско-балканский тип — *L. extraaxillare*;

6. Североазиатская группа (ареалы в пределах Сибири, Сев. Монголии и Дальн. Востока). — 5 видов и подвидов.

1) сибирский тип — *L. violascens*;

2) восточносибирско-дальневосточный тип — *L. stelleroides*, *L. komarovii* subsp. *komarovii*, *L. amurense*;

3) восточносибирско-монгольский тип — *L. baicalense*;

7. Среднеазиатская группа (ареалы, расположенные в пределах Туркестанской, или Горной Среднеазиатской провинции с небольшими участками ареала, расположенными в Афганистане, на юге Сибири и в Сев. Монголии). — 7 видов и подвидов.

1) среднеазиатско-афганистанский тип — *L. macrorhizum*;

2) туркменистанский тип — *L. turcomanicum*;

3) Тяньшанско-Памироалайский тип — *L. olgae*, *L. altaicum* subsp. *atricalyx*;

4) джунгаро-тяньшанский тип — *L. heterosepalum*;

5) сибирско-среднеазиатско-монгольский тип — *L. pallescens*;

6) алтайско-среднеазиатско-монгольский тип — *L. altaicum* subsp. *altaicum*.

Анализ ареалов и их распределение по хорологическим группам и типам позволяет сделать ряд общих выводов в отношении географического распространения видов рода *Linum* флоры Северной Евразии. Из 7 выделенных хорологических групп наиболее многочисленной является палеарктическая группа, объединяющая ареалы 9 видов и подвидов рода *Linum*. Следующей после нее по числу видов и подвидов идет среднеазиатская группа (7), затем кавказско-югозападноазиатская и европейская группы (по 6), после них — североазиатская и евразийская группы (по 5), самое небольшое число видов имеет средиземноморская группа (4). У исследованных видов выделено 25 типов ареалов. Самое большое число типов ареалов (6) имеет среднеазиатская группа, далее идет евразийская и кавказско-югозападноазиатская (по 4), затем палеарктическая, европейская и североазиатская группы (по 3), в средиземноморскую группу входят виды с 2 типами ареалов. Помимо типа ареала, хорологическим показателем географического распространения таксонов является их приуроченность к природно-климатическим зонам или горным поясам. Из широтных и горнопоясных групп наиболее богаты видами лесостепная (13), степная и горностепная (по 11 видов) группы. Довольно много видов и подвидов входит в высокогорную и горнолесную неморальную (по 7) группы. В неморальной и бореальной группах насчитывается 6 и 5 видов соответственно. Самыми малочисленными являются полупустынная (*L. seljukorum* subsp. *barsegianii* и *L. mucronatum* subsp. *armenum*) и арктическая группы (*L. komarovii* subsp. *boreale*).

В Северной Евразии эндемизм у льнов выражен только на уровне видов и подвидов. Здесь встречается 19 эндемичных для всей этой территории таксонов, что

составляет 48.72 % от общего числа видов рода *Linum* этой территории. Распределение эндемиков по основным географическим регионам Северной Евразии (Вост. Европа, Кавказ, Зап. и Вост. Сибирь, Дальн. Восток, Сев. Монголия и Ср. Азия) показывает, что больше всего эндемичных видов (5) произрастает в Вост. Европе (*L. marschallianum* и *L. pallasianum*: эндемики Крыма; *L. czernjajevii*, *L. ucranicum* subsp. *ucranicum*, *L. ucranicum* subsp. *uralense* — эндемики южных районов Вост. Европы), 4 вида и подвида — в Ср. Азии (*L. heterosepalum* — эндемик большей территории Ср. Азии; *L. olgae* — эндемик Тянь-Шаня и Памиро-Алая; *L. turcomanicum* — эндемик Туркменистана (Копетдаг); *L. altaicum* subsp. *atricalyx* — эндемик Зап. Тянь-Шаня и Памиро-Алая), а 2 вида являются эндемиками Кавказа (*L. subbiflorum* эндемичен для многих районов Закавказья; *L. seljukorum* subsp. *barsegianii* — эндемик Южн. Закавказья (Армения)). В Зап. и Вост. Сибири, на Дальн. Востоке и в Сев. Монголии эндемичных видов нет. Помимо выше перечисленных эндемиков, свойственных какому-либо одному из указанных выше регионов, существуют эндемики, распространенные в 2 – 3 регионах. 3 вида (*L. squamulosum*, *L. nervosum* subsp. *jailicola* и *L. hirsutum* subsp. *lanuginosum*) являются Европейско-кавказскими (Крымско-Новороссийскими) эндемиками, *L. tauricum* — эндемик Вост. Европы и Кавказа, *L. violascens* — эндемик Зап. и Вост. Сибири, *L. komarovii* subsp. *komarovii* — эндемик Вост. Сибири и Дальн. Востока, а *L. komarovii* subsp. *boreale* — эндемик севера Европейской России (Полярный, Приполярный и Сев., Урал: Конжаковский камень), Зап. и Вост. Сибири, а *L. baicalense* — эндемик Вост. Сибири и Сев. Монголии. Большой процент эндемизма, по-видимому, связан с интенсивным процессом видообразования, а также с тем, что большинство видов рода *Linum* произрастает в горах и на скалах. Эндемичные виды представлены в основном неэндемиками, редко палеоэндемиками (*L. komarovii* subsp. *komarovii*, *L. ucranicum* subsp. *ucranicum* и *L. tauricum*).

Представители рода *Linum* встречаются в довольно разнообразных экологических условиях. В зависимости от условий местообитания мы выделили 5 основных экологических групп. Первую, самую обширную группу, составляют 32 вида рода *Linum*, произрастающие на склонах, осыпях и скалах, на выходах известняков или близких к нему пород (*L. nervosum* subsp. *jailicola*, *L. flavum* subsp. *basarabicum*, все виды подсекции *Taurica* секции *Syllinum*, виды секции *Linopsis*, многие виды из секции *Adenolinum* и др.). Остальные группы имеют относительно небольшое число видов и подвидов. Вторую группу образуют степные и лесостепные 7 видов и подвидов, растущих в разнотравных степях (*L. tenuifolium*, *L. nervosum* subsp. *nervosum*, *L. nodiflorum*, *L. hirsutum* subsp. *hirsutum*, *L. flavum* subsp. *flavum*, *L. baicalense* и *L. austriacum* subsp. *Austriacum*). К третьей

экологической группе относятся 11 видов и подвидов, обитающих в основном на сухих или умеренно увлажненных лугах, лесных полянах и опушках, иногда в сухих лесах (*L. perenne*, *L. austriacum* subsp. *austriacum*, *L. baicalense*, *L. catharticum*, *L. amurense*, *L. nervosum* subsp. *nervosum*, *L. stelleroides*, *L. hirsutum* subsp. *hirsutum*, *L. tenuifolium*, *L. trigynum*, *L. flavum* subsp. *flavum*). Четвертую группу образуют 8 высокогорных видов и подвидов, обитающих на высокогорных лугах в альпийском и субальпийском поясе гор (*L. extraaxillare*, *L. altaicum* subsp. *altaicum*, *L. altaicum* subsp. *atricalyx*, *L. subbiflorum*, *L. hypericifolium*, *L. densiflorum*, *L. heterosepalum* и *L. olgae*). В последнюю, пятую, экологическую группу входит только один вид *L. seljukorum*. На исследованной территории встречается подвид этого вида — *L. seljukorum* subsp. *barsegianii*, который растет в весьма необычных для льнов экологических условиях: на засоленных болотах с характерными галофильными растениями — *Crypsis aculeata* (L.) Ait., *Glaux maritima* L., *Frankenia pulverulenta* L., *Microcnemum coralloides* (Loscos et Pardo) Buen, *Plantago salsa* Pall. и др. (Барсегян, 1990; Егорова, Габриэлян, 1998). Следует отметить, что один и тот же вид или подвид может расти в разных экологических местообитаниях. Например, *L. flavum* subsp. *flavum* встречается в луговых степях, на полянах, на сухих и влажных лугах, вырубках, на лесных опушках, в зарослях кустарников, на травянистых, и щебнистых склонах, в оврагах, балках, по известнякам и мелам. Поэтому распределение по экологическим группам носит в известной степени условный характер.

Большая часть исследованных видов рода *Linum* являются ксерофитами (*L. ucranicum*, *L. tauricum*, *L. mucronatum* subsp. *armenum*, *L. seljukorum* subsp. *barsegianii*, *L. nervosum* subsp. *jailicola*, *L. hirsutum* subsp. *lanuginosum* и др.) или мезофитами (*L. flavum* subsp. *flavum*, *L. nervosum* subsp. *nervosum*, *L. perenne*, *L. komarovii* subsp. *komarovii*, *L. komarovii* subsp. *boreale* и *L. catharticum*).

## Глава 6. Вопросы эволюции рода *Linum* L.

Следует отметить, что работы по изучению вопросов эволюции льнов отсутствуют, за исключением работ по культурному льну *L. usitatissimum* (Синская, 1953; Вавилов, 1965; Сизов, 1970 и др.), разнообразие культиваров которого, пути их возникновения и центры происхождения являются предметом особого исследования и не входили в задачи нашей диссертационной работы. О месте происхождения видов рода в литературе нет сведений. Палеоботанические материалы по роду *Linum*, насколько нам известно, относятся к неолиту и принадлежат к культурному льну *L. usitatissimum* (Сизов, 1970). Согласно литературным данным, первобытные люди использовали и дикорастущие льны (*L. perenne*, *L. austriacum*, *L. angustifolium*) (Сизов, 1970).

На территории Северной Евразии представлены все известные секции рода *Linum*, поэтому предложенные нами гипотезы об их эволюционных взаимоотношениях базируются на довольно полном материале. Оценка общего эволюционного уровня различных элементов системы рода *Linum* затруднена наличием у этого рода, как и у других групп растений, гетеробатмии (Takhtajan, 1959; Тахтаджян, 1966). Кроме того, все секции рода, за редким исключением, имеют более или менее одинаковый уровень эволюционного развития.

Использование всех приведенных выше литературных и собственных данных позволило нам впервые высказать предположения и обобщить имеющиеся в литературе представления об уровнях эволюционного развития признаков в роде *Linum* (см. эволюционные ряды примитивных и продвинутых признаков в Главе 3). Среди льнов нет видов, которые можно было бы назвать очень примитивными. Предположительный эволюционный уровень элементов системы рода *Linum* определялся нами по совокупности наиболее значимых примитивных и продвинутых признаков. По всей вероятности, наиболее примитивной в роде является секция *Adenolinum*, имеющая наибольшее число примитивных признаков. Близкородствена ей — монотипная секция *Stellerolinum*, но она имеет большее число продвинутых признаков. Довольно близкой к 2 предыдущим секциям, но более продвинутой, мы считаем секцию *Linum*. Более высокий эволюционный уровень, по сравнению с рассмотренными выше секциями, свойствен не близкородственным им секциям *Syllinum* и *Tubilinum*. Не обнаруживают близкого родства с предыдущими секциями секция *Dasylinum* и олиготипная секция *Macrantholinum* (*L. heterosepalum* и *L. olgae*), которые можно считать более продвинутыми по сравнению с ними. Довольно обособленное положение в системе занимают монотипная секция *Heleolinum*, секция *Linopsis* и монотипная секция *Cathartolinum*. Следует отметить, что *L. catharticum* иногда относят к монотипному роду *Cathartolinum* Reichenb. (Small, 1907; Цвелёв, 1999; Шипунов, 2006). Наши исследования показали, что *L. catharticum*, включаемый нами, подобно многим другим авторам, в монотипную секцию *Cathartolinum*, по своим морфологическим, анатомическим, палинологическим и кариологическим признакам отличается от всех остальных представителей рода *Linum*, но уровень этих отличий не является достаточно существенным для выделения названного вида в отдельный род. Тем не менее, *L. catharticum* достаточно обособлен от других представителей рода. Возможно, он заслуживает выделения в отдельный подрод. Детально эволюционный уровень каждой секции обоснован нами в Главе 6 диссертации.

## Выводы

1. Представлен таксономический обзор рода *Linum* Северной Евразии, включающий систему рода с дополнениями и изменениями, описания надвидовых таксонов, видов и подвидов, основную синонимику, данные о типах, сведения об экологии и географическом распространении. На территории Северной Евразии род *Linum* представлен 39 видами, 9 подвидами и 2 разновидностями, входящими в состав 10 секций и 6 подсекций. Показано, что *L. catharticum* из монотипной секции *Cathartolinum* по своим морфологическим, анатомическим, палинологическим и кариологическим признакам отличается от всех остальных представителей рода *Linum*, но уровень этих отличий не является достаточно существенным для выделения названного вида в отдельный род.

2. На основании комплекса отличительных морфологических, анатомических и кариологических признаков *L. nodiflorum* выделен из секции *Syllinum* в отдельную монотипную секцию *Tubilinum* Svetlova.

3. Впервые описано 6 подсекций: в секции *Adenolinum* — подсекции *Longiunguiculata* Svetlova и *Breviunguiculata* Svetlova, в секции *Linum* — подсекции *Nervosa* Svetlova и *Linum*, в секции *Syllinum* Griseb. — подсекции *Flava* Svetlova и *Taurica* Svetlova. Сделаны 2 комбинации в ранге подвида: *L. altaicum* subsp. *atricalyx* (Juz.) Svetlova и *L. flavum* subsp. *basarabicum* (Sävul. et Rayss) Svetlova. 5 видовых названий отнесены в синонимы: *L. mesostylum* Juz. (= *L. macrorhizum*), *L. brevisepalum* Juz. (= *L. perenne*), *L. sibiricum* DC. (= *L. perenne*), *L. taymirensense* Peschkova (= *L. komarovii* subsp. *boreale*) и *L. janischevskyi* Tzvelev ex Plaksina (= *L. tauricum* Willd.).

4. Выявлена таксономическая значимость традиционно используемых морфологических признаков генеративных и вегетативных органов и впервые исследованных анатомических признаков семенной кожуры.

5. Выявлено, что анатомическое строение перикарпия 7 видов из 5 секций на поперечных срезах достаточно однотипно; некоторые отличия обнаруживаются в очертании коробочки на поперечном срезе, ширине и длине перегородок, а также в наличии или отсутствии у последних 1 ряда клеток палисадной формы.

6. Впервые изучено с помощью светового микроскопа и ТЭМ анатомическое строение семенной кожуры 19 видов из 9 секций рода *Linum*. Показано, что различия между видами и секциями выражены только в экзотесте и экзотегмене. Установлено, что таксономическое значение на уровне секций имеют форма выростов наружной клеточной стенки слизесодержащих клеток, наличие или отсутствие слоев в слизи и наличие или отсутствие пор в клеточных стенках экзотегмена; на уровне видов — форма и размеры слизесодержащих клеток, толщина их наружной клеточной стенки и форма выростов,



наличие (или отсутствие) слоев в слизи, их число и локализация в клетках, наличие фестончатых выростов на клеточной стенке, окружающей цитоплазму, а также число и конфигурация пор в клеточных стенках экзотегмена. Установлено, что анатомические признаки в основном согласуются с морфологическими признаками и могут служить дополнительным подтверждением самостоятельности таксонов *Linum* разного ранга.

7. Областью наибольшего видового разнообразия рода *Linum* в Старом Свете является Средиземноморье (78 видов с подвидами), а в пределах Северной Евразии — Вост. Европа (23) и Кавказ (17).

8. Предложена классификация ареалов видов рода *Linum* Северной Евразии. Выделено 7 хорологических групп и 25 типов ареалов. Из широтных и горнопоясных групп наиболее богаты видами и подвидами лесостепная (13), степная и горностепная (по 11) группы.

9. В Северной Евразии встречается 19 эндемичных для этой территории видов и подвидов (48.72 % от общего числа (39) видов) рода *Linum*.

10. В зависимости от условий местообитания у льнов выделено 5 основных экологических групп.

11. Впервые высказаны предположения о направлениях эволюции признаков генеративной и вегетативной сферы льнов; выявлено 9 морфогенетических рядов. Впервые предложены гипотезы об уровнях эволюционного развития секций, основанные на совокупности примитивных и продвинутых признаков, представленных в морфогенетических рядах. Наиболее примитивными секциями в роде *Linum*, по-видимому, являются секции *Adenolinum*, *Stellerolinum*, *Linum* и *Syllinum*, наиболее продвинутыми — *Heleolinum*, *Linopsis* и *Cathartolinum*.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Светлова А. А. Систематика видов секции *Adenolinum* рода *Linum* (*Linaceae*) флоры Восточной Европы // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 7. С. 1076 – 1087.

2. Светлова А. А. Таксономический обзор видов секции *Adenolinum* (Reichenb.) Juz. рода *Linum* L. (*Linaceae*) флоры Северной Евразии // Новости систематики высших растений. СПб., 2005б. Т. 37. С. 112 – 133.

3. Светлова А. А. Новая секция рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 2. С. 306 – 311.

4. Светлова А. А. Таксономический обзор видов секции *Syllinum* Griseb. рода *Linum* L. (*Linaceae*) во флоре Восточной Европы и Кавказа // Новости систематики высших растений. СПб., 2006б. Т. 38. С. 143 – 161.

5. Светлова А. А. Лектотипификация *Linum hirsutum* L. (*Linaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2006в. Т. 38. С. 353.

6. Светлова А. А. Новые подсекции секций *Linum* и *Syllinum* Griseb. рода *Linum* L. (*Linaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2006г. Т. 39. С. 192 – 194.

7. Светлова А. А. Лектотипификация секции *Macrantholinum* Juz. и *L. tenuifolium* L. из секции *Linopsis* (Reichenb.) Engelm. (*Linaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2006д. Т. 39. С. 354 – 355.

8. Светлова А. А., Яковлева О. В. Сравнительная анатомия семенной кожуры видов некоторых секций рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1868 – 1875.

Тезисы:

1. Светлова А. А. Анатомические и микроморфологические признаки семян некоторых представителей секции *Adenolinum* (Reichenb.) Juz. рода *Linum* L. (*Linaceae*) в связи с их систематикой // Труды VII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. М., 2004. С. 223 – 224.

2. Светлова А. А. Таксономический обзор видов секции *Adenolinum* (Reichenb.) Juz. рода *Linum* L. (*Linaceae*) флоры Северной Евразии // Изучение флоры Восточной Европы: Достижения и перспективы (тезисы докладов Международной конференции). М.-СПб., 2005. С. 75.

3. Светлова А. А. Род *Linum* L. во флоре Северной Евразии: систематика, география, эволюция // Десятая Санкт-Петербургская ассамблея молодых ученых и специалистов (аннотация работ по грантам конкурса 2005г. для студентов и аспирантов вузов и академических институтов Санкт-Петербурга). СПб., 2005. С. 37.

4. Светлова А. А. Систематика льнов (*Linum* L., *Linaceae*) секции *Syllinum* Griseb. Северной Евразии // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Материалы Международной научной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы (23 – 27 января 2006 г.). Казань, 2006. Ч. 2. С. 35.

5. Светлова А. А. Сравнительная анатомия семенной кожуры некоторых представителей секций *Adenolinum*, *Syllinum* и *Dasylinum* рода *Linum* (*Linaceae*) // Материалы I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (21 – 26 мая). СПб., 2006. С. 36.

6. Светлова А. А. Род *Linum* L. во флоре Северной Евразии: систематика, география, эволюция // Одиннадцатая Санкт-Петербургская ассамблея молодых ученых и специалистов (аннотация работ по грантам конкурса 2006 г. для студентов и аспирантов вузов и академических институтов Санкт-Петербурга). СПб., 2006. С. 30.