

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 582.522.1:575.8

СЕКЦИЯ *Turpha* РОДА *Turpha* L. (*Turphaceae*): СТРУКТУРА,
ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ЭВОЛЮЦИЯ

© 2020 г. А. Н. Краснова^{а, *}, А. Н. Ефремов^{б, с, **}

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^бПроектный институт реконструкции и строительства объектов нефти и газа, Омск, Россия

^сОмский государственный педагогический университет, Омск, Россия

*e-mail: krasa@ibiw.yaroslavl.ru

**e-mail: stratiotes@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.05.2018 г.

После доработки 28.01.2019 г.

Принята к публикации 06.02.2019 г.

Рассмотрен таксономический состав секции *Turpha* рода *Turpha* L. (*Turphaceae* Juss.). Предложена экологическая реконструкция в геологические эпохи кайнозоя. Расцвет представителей секции *Turpha* происходил в палеогене (Полтавская флора). Похолодания, наметившиеся в плиоцене, завершились в плейстоцене обеднением и инсуляризацией евразийского ареала секции. Однако после схода Валдайского ледника на образовавшихся многочисленных послеледниковых озерах Европейской России, популяции рогозов стремительно расселялись. Азиатские популяции секции *Turpha* формировались в жестких условиях арктотретичной флоры Восточной Сибири. В олигоцене после спада вод морей Тетиса и образования громадных территорий суши произошла смена (трансформация) рельефа Северо-Востока и Центральной Азии, в результате которой вымерли многие палеогеновые (ангаридские) популяции рогозов. Некоторые сохранились в рефугиумах (убежищах) субарктической и арктической зон. В плейстоцене миграции рогозов, по-видимому, прерывались и возобновлялись в соответствии с ритмом колебаний Тихого океана и соединения – разрыва суши Берингийского перешейка. В результате разобщения европейской и азиатских популяций, вспыхнувшие процессы гибридизации ослабили видообразование. Чувствительные к водному фактору популяции рогозов были лишены возможности широкого распространения. Это особенно повлияло на формирование северо-восточных популяций. Автохтонные малочисленные ангаридские популяции в большинстве элиминировали, некоторые, по-видимому, сохранялись в рефугиумах. В среднем плейстоцене экспансии притихоокеанских рогозовых популяций в эти районы часто прерывались из-за колебаний уровня океана и соединения – разрыва суши и более жесткими, чем в Европе похолоданиями. Появление гибридов и аномалий среди таксонов в ареале секции *Turpha* наметило тенденции конвергентных процессов.

Ключевые слова: секция *Turpha*, подсекция *Turpha*, *Comagoviae*, структура, Валдайский ледник, Берингийский перешеек, гибридизация, эволюция, кайнозой

DOI: 10.31857/S0320965220010118

ВВЕДЕНИЕ

Секция *Turpha* рода *Turpha* L. (*Turphaceae* Juss.) эволюционно возникла на границе палеогена и неогена в связи с перестройкой общего систематического состава флоры северного полушария (Краснова, 1999). Она была более адаптирована к наметившейся тенденции бореализации и континентализации природных условий, появившейся в высоких широтах в связи с изоляцией Полярного бассейна. Морфологическая эволюция секции прослеживается в редукции генеративных органов, прежде всего прицветничков, уменьшении числа бесплодных пестичных цветков (карпиди-

ев), в неясной структуре пестичной части соцветия, которая бывает бурой, буро-черной или черной из-за содержащегося в клетках рыльца пигмента меланина. Интересно, что этот пигмент в клетках растения защищает от повреждающего действия ультрафиолетового излучения. Исходные предковые формы секции *Turpha* входили в состав арктотретичной флоры и были связаны с палеокомплексом гигрофильного высокотравья. Последующие изменения климата в сторону охлаждения вызвали сложные процессы перестройки арктотретичной флоры. Это, однако, в секции *Turpha*, как и в роде, не сопровождалось

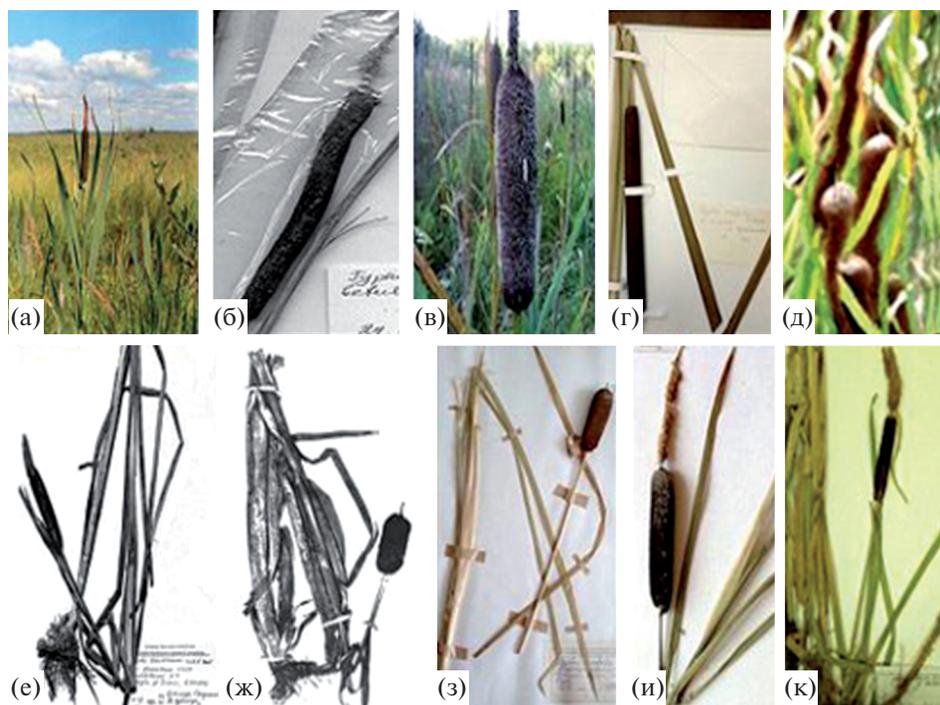


Рис. 1. Виды рогозов секции *Typha* рода *Typha* L.: а – *T. latifolia* L., б – *T. paludosa* A. Krasnova (Краснова, 1999), в – *T. incana* Karitonova et Dyukina (Капитонова, Дюкина, 2008), г – *T. caspica* Pobed.: (Россия, Краснодарский край, г. Сочи, Адлерский р-н, Имеретинская низменность, камышовое сообщество, илестый непокрытый водой грунт, 01.07.2008 г., А.Н. Ефремов, Б.Ф. Свириденко), д – *T. orientalis* Presl (Южная Корея (провинция Кёнсан-Пукто, Кёнджу, Помун, берег небольшого пруда, 14.09.2016 г., А.Н. Ефремов, 35°50' с.ш., 129°14' в.д.), е – *T. schuttleworthii* Koch et Sond. (Украина, Ивано-Франковская обл., Рожнятовский р-н, с. Дуба, урочище Потоки, пруд, 16.07.1969 г. И.В. Артемчук), ж – *T. krasnovae* Doweld = *T. sibirica* A. Krasnova (Краснова, 1987; Casper, Krausch, 1980), з – *T. komarovii* A. Krasnova (Краснова, 1987), и – *T. yakutica* A. Krasnova et Chemeris (Краснова, Ефремов, 2018), к – *T. rossica* A. Krasnova (Краснова, 1987).

вспышкой видообразования. Большинство видов рассматриваемой секции представляют очень древние гибридные наследственно закрепленные формы, длительному сохранению которых благоприятствует специфическая водная и околоводная среда с ее консервирующим эффектом.

Цель работы – рассмотреть таксономический состав, структуру и эволюцию секции *Typha* рода *Typha*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Использованы собственные многолетние исследования систематики видов секции *Typha* сравнительно-морфологическим методом. Приведены структурные и номенклатурные изменения, новые таксоны. Эволюция секции рассмотрена с учетом климатических и экологических условий, существовавших в Евразии в кайнозойскую эру. Даны изображения гербарных и типовых образцов видов секции *Typha* (рис. 1), полученных с помощью фотокамеры Android EG. Фотографии тычиночных и пестичных цветков *T. yakutica* (рис. 2) выполнены на микроскопе Olympus.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В ранее опубликованных работах А.Н. Красновой (1999, 2011, 2016) по истории, эволюции и систематике рода *Typha* L. (*Typhaceae*) в общих чертах обсуждались структура и таксономический состав секций, в том числе секция *Typha*. В последнее время в ботанической литературе по систематике этого семейства и рода появились новые таксоны из Республики Удмуртия (РФ) (Капитонова, Дюкина, 2008) и Республики Саха (Якутия) (Краснова, Ефремов, 2018), пополнявшие структурные подразделения секции *Typha*. Кроме того, были разрешены спорные вопросы о статусе основных синонимов *T. latifolia* L. (Краснова, 2016), *T. schuttleworthii* Koch et Sond. и *T. orientalis* Presl (Краснова, 2016) и проведены номенклатурные изменения *T. sibirica* (Doweld, 2017).

В настоящее время на территории российской Евразии секция *Typha* представлена тремя подсекциями (*Typha*, *Komaroviae*, *Remotiusculae*), десятью видами и одной разновидностью.

Секция *Typha* – *Typha* sect. *Typha*, Riedl, 1970, Fl. Iran. 71/30: 2. – Sect. *Typha* Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13:10; idem, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 328 р. р. – Sect. *Typha* Цвелёв,

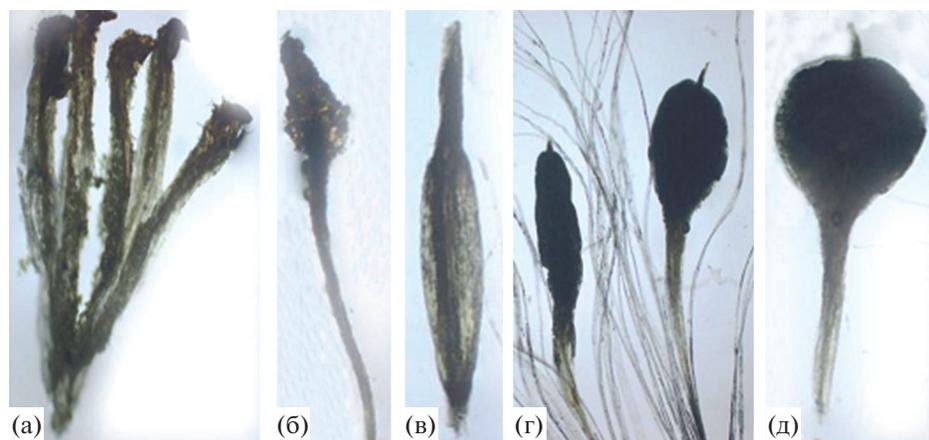


Рис. 2. Тычиночные и пестичные цветки *T. yakutica* A. Krasnova et Chemeris (Краснова, 2016): а – тычинки; б – рыльце; в – завязь (плод); г, д – бесплодные цветки (карподии). Olympus, $\times 300$.

1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост.: 356. Гидрофил. род *Typha* L. и подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (Typhaceae) в Евразии. Тр. ИБВВ РАН. 2016. Вып. 76(79): 48. Тип: *T. latifolia* L.

Подсекция 1. *Typha* – Леонова, 1976, Новости сист. высш. раст. 13: 10; idem, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4: 328; subsect Краснова, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. С.-Двин. водн. сист.: 168; idem, 2011, Гидроф. род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах бывшего СССР): 45; idem, 2016, Гидроф. род *Typha* L. и подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (Typhaceae) в Евразии. Тр. ИБВВ РАН. 2016. Вып. 76(79): 48.

Тип: *T. latifolia* L.

1. ***T. latifolia* L.** 1753, Sp. Pl. 2: 971 (Presl, 1849). Описан из Европы. Тип: “In paludibus Europae”. (LINN) (рис. 1а).

Географическая и экологическая характеристики. В европейской России встречается повсеместно до Урала. В азиатской России реже и замещается близкими видами *T. paludosa* A. Krasnova (Краснова, 2016), *T. krasnovae* Doweld = *T. sibirica* A. Krasnova (Doweld, 2017). По берегам водоемов, на заболоченных местах с поверхностным и грунтовым подтоплением, мелководьях, болотистых лугах, канавах, сплавилах. Грунты илистые, илисто-торфянистые. Предпочитает вторичные экотопы. Глубины 10–50(100) см. Ареал европейско-азиатский.

2. ***T. paludosa* A.** Krasnova, 2016, Самарская Лука: проб. регион. и глобалн. экологии: 25, 2:201 (Краснова, 2016а).

Описан из Восточной Сибири. Тип: Иркутская обл., Осинский р-н, д. Усть-Хайга, долина р. Обусы, 06.08.1955, Г.А. Пешкова, М.Г. Попов. (LE!) (рис. 1б).

Географическая и экологическая характеристики. В азиатской части России

встречается повсеместно, в европейской России – реже. В азиатской повсеместно. По берегам горных рек, ручьёв, заболоченных водоемов, окраинам болот. Грунты илистые, илисто-торфянистые. Отмечен на нарушенных местообитаниях (Ярославская обл., Угличский р-н, с. Бурмасово). Глубины 10–30 см. Ареал европейско-азиатский.

При изучении гербарного материала *T. latifolia* из Западной Украины и гербарных коллекций LE! и KW! растения, подобные *T. betulona* Costa, объединили в новый таксон *T. paludosa* родства *T. latifolia*. Это позволило решить вопрос о статусе *T. betulona*, который встречается во многих горных и предгорных районах российской Евразии. По литературным данным, *T. betulona* относили то к форме f. *betulona* (Costa) Kronf. (Kronfeld, 1889), то к разновидности subspecies *T. eu-latifolia* Graebner, var. *betulona* Kronfeld (Graebner, 1900).

3. ***T. incana* Kapitonova et Dyukina, 2008**, Ботан. журн. 93, 7: 1132 (Капитонова, Дюкина, 2008). Описан из восточной части европейской России. Тип: Удмуртская Республика, восточная окраина г. Камбарка, в луже вдоль проселочной дороги. 28.VII.2006. О.А. Капитонова, Г.Р. Дюкина (LE, iso; UDU) (рис. 1в).

Географическая и экологическая характеристики. Восточно-европейская часть России и Западная Сибирь в пределах южно-таежных и подтаежных ландшафтов. По разнообразным влажным и обводненным часто обсыхающим к концу лета, вторичным местообитаниям. Глубины <30–40 см. Капитонова и Дюкина (2008) указывают на неясное происхождение вида *T. incana*, требующее специального изучения. Ими отмечена стерильность значительной части пыльцы и широкий диапазон значений морфологических признаков. Высказано предположение о гибридном генезисе *T. incana*. Растения, подобные *T. incana*, встречены А.Н. Красновой в северо-восточной ча-

сти УССР (KW) и отнесены к гибриду *T. latifolia* × *T. schuttleworthii*. У гибрида тычиночная часть соцветия в два раза длиннее пестичной. Пестичная часть продолговато-обратнояцевидная с выступающими на поверхности белыми волосками гинофора. Плодуций пестичный цветок с рыльцем уже, чем у *T. latifolia* (Клоков, Краснова, 1972).

4. *T. caspica* Pobed. 1950, Бот. матер. 12:21 (Победимова, 1950). Описан из Республики Азербайджан. Тип: Азербайджан, побережье Каспийского моря, болото между г. Порт-Ильич и с. Кумбаши, 24.09.1948 г., Е. Г. Победимова № 287 (LE!) (рис. 1г).

Географическая и экологическая характеристики. Причерноморско-каспийский вид. В европейской части России встречается в районах крайнего юга. По слабосоленоватым берегам южных водоемов, окраинам болот. Глубины 20–50 см. Грунты илистые, песчано-ракушечные.

Подсекция 2. Komarovia A. Krasnova, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. Сев.-Двин. водн. сист.: 169. (Краснова, 1999). Тип: *T. orientalis* Presl.

5. *T. orientalis* Presl 1849, Epimel. Bot.: 239 (Presl, 1849). Описан из Филиппин. Тип: Insula Zebu Philippinagum: Cumming № 1767 (G). (Гербарий Н.С. Турчанинова, KW!) (рис. 1д).

Географическая и экологическая характеристики. В европейской части России отсутствует. Для Западной и Восточной Сибири его указания сомнительны. На Дальнем Востоке встречается в Приморском крае (Зее-Буринский и Уссурийский р-ны). Восточно-азиатский литоральный вид.

При углубленном исследовании *T. orientalis* из коллекции Н.С. Турчанинова KW! (Республика Украина, Киев, Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины) с помощью сканирующего электронного микроскопа и микроскопа Olympus IX 71 вид признан за самостоятельный таксон. Присоединения к *T. latifolia* в качестве формы или подвида были неверны.

5. 1. *T. orientalis* var. *brunnea* Skvortsov, 1942. Diagn. Pl. Nov. et minus Cognit. Mandsh. 1943 (Baranov, Skvortsov, 1943).

Описан из Манчжурии. Тип: Окрестности г. Харбина. На берегах рисовых полей, в болотистых местах р. Сунгари (Ad ripas in oryzetis, in paludibus in valle fl. Sungari, prope Harbin). Legit. B. Skvortsov, 20.09.1942 и 05.11.1942.

Для *T. orientalis* Presl характерны зрелые буроватые небелые соцветия. Стебли 80–125 см высотой, листья 5–7 мм шириной. Тычиночная часть соцветия 2.0–3.5 см длиной, пестичная – продолговато-обратнояцевидная или продолговато-овальная, 5.5–16.5 см длиной, 2.0–3.3 см шириной.

Географическая и экологическая характеристики. В европейской части России отсутствует. Для Западной Сибири указания вида сомнительны. В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке встречается в Прибайкалье (Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, с. Усть-Ура, д. Ичжей, р. Коткон, у воды, 16.08.1966 г., Г. Пешкова); на о. Сахалин (Сахалинская обл., Тымовский р-н, близ ст. Лонгари, низина в лесополосе, 16.07.1978 г., Е. Егорова; там же, болото к югу от ст. Лонгари, 30.07.1978 г., Е. Егорова; Курильский р-н, о. Итуруп, 05.09.1977 г., А. Логин, Е. Егорова; Курильский р-н, о. Кунашир, с. Алехино, у ручья, 03.08.1961 г., В.Н. Ворошилов); в Приморском крае (Тернейский р-н, окр. пос. Терней, в канаве, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, 10.08.1981 г., Н.А. Шаульский, В.Н. Ворошилов). Указывается для флоры Китая (Sun Kun, Simpson, 2010). Восточно-азиатский литоральный вид.

6. *T. schuttleworthii* Koch et Sonder, 1844. Syn. Fl. Germ., ed 2: 786 (Koch, Sonder, 1844).

Описан из Швейцарии. Тип: По берегам рек Кантона Берн (“Ad ripas, an der Aar in der Schweiz im Canton Bern und auch bei Aarau noch gesammelt, Schuttleworht. Jul., Aug.”); в г. Лондон (BM) (рис. 1е).

7. *T. krasnovae* Doweld, 2017, Acta Palaeobot. 57(2): 234. – *T. sibirica* A. Krasnova, 1987, Фауна и биол. пресноводн. организмов: 45 (Краснова, 1987; Doweld, 2017). Описан из Восточной Сибири. Тип: Красноярский край, Емельяновский р-н, с. Сорокино, по берегам пруда, заросшего *Alisma plantago-aquatica* L., *Equisetum fluviatile* L., *Glyceria aquatica* (L.) Wahlenb., *Cicuta virosa* L., *Lemna minor* L. etc., 27.07.1977 г. В. Смирнова (LE!) (рис. 1ж).

Географическая и экологическая характеристики. В европейской части известен из Республики Украина (бассейн р. Сиверский Донец). В азиатской части России нередок в Западной и Восточной Сибири. По берегам водоемов, на влажных местах. Грунты илистые, торфянистые. Глубины 10–20 см. Восточно-европейско-сибирский вид. В 2017 г. Довэлд (Doweld, 2017) заменил эпитет “*sibirica*” на “*krasnovae*” в соответствии с правилами “Международного кодекса ботанической номенклатуры”, как более поздний омоним, поскольку Дорофеев (1966 г.) описал палеовид *T. sibirica* Dogof. из миоценовых отложений Западной Сибири, который по структуре семян имел сходство с *T. angustifolia* L.

8. *T. komarovii* A. Krasnova, 1987, Фауна и биол. пресноводн. организмов: 50. Краснова, 1999 г., Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. Сев.-Двин. водн. сист.: 170; idem, 2011, Гидроф. Род Рогоз *Typha* L. (в пределах бывшего СССР): 55; idem, 2016, Гидроф. род *Typha* L. и подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (Typhaceae) в Евразии. Тр. ИБВВ РАН. Вып. 76(79): 51. Описан с Дальнего

Востока. Тип: Приморский край, Анучинский р-н, окрестности с. Варваровка, 28.07.1977 г., А. Исайкина (LE!, KW!) (рис. 1з).

Географическая и экологическая характеристики. В азиатской части России, встречается на Дальнем Востоке в Уссурийском, Приморском, Сахалинском и Курильском районах. По берегам горных рек, ручьев, заболоченных водоемов и окраинам болот. Грунты илистые. Глубины 10–20 (30) см. Ареал окончательно не установлен.

Дальневосточные *T. orientalis* и *T. komarovii* по происхождению дериваты охотско-берингийской третичной флоры. Наиболее архаичный литоральный *T. orientalis* с характерным пучком карподиев и коротко-цилиндрическим или продолговато-овальным пестичным початком. Эволюционно виды связаны с проманчжурско-японским комплексом гидрофильного высокотравья.

9. *T. yakutica* A. Krasnova et Chemeris, 2018, Природные ресурсы Арктики и Субарктики, 1:105 (Краснова, Ефремов, 2018). Описан из Республика Саха (Якутия). Тип: Якутия, Вилюйский р-н, западнее пос. Лекечен, оз. Эбе. 27.07.2014 г., Е.В. Чемерис, Е.Г. Николин, Д.Ф. Павлов (IBIW) (рис. 1и).

Географическая и экологическая характеристики. В азиатской части России по берегам арктических и субарктических рек и озер. Редко. Глубины 10–20 см. Грунты песчано-илистые.

T. yakutica образовался в период активной миграции японо-китайских популяций в условиях прохладно-океанического климата. По морфологическим признакам (редко выступающим волоскам гинофора и длинному столбику пестичных цветков) *T. yakutica* ближе к *T. orientalis*, чем к *T. latifolia*. Трансформированные литоральные притихоокеанско-японские популяции *T. orientalis* проникали к северу по приморским горным поднятиям в континентальные районы Ангарида. В плейстоцене, во время жесточайших периодов аридизации климата, его популяции, сохранялись в лугоподобных ивовых и пушицево-осоковых сообществах, которые формировались в Берингии (Крестов и др., 2009). Впоследствии гибридизировали с палеогеновыми популяциями рогозов, распространенных на эпиконтинентальных водоемах Ангарида и Тетиса. Анализ тычиночных и пестичных цветков, подтверждает наши выводы (рис. 2). Тычиночные цветки *T. yakutica* в пучках (по 2–3–5 шт.) с треугольно-вытянутыми и загнутыми в верхней части надсвязниками, карподии в пучках (по 3–4 шт.), среди них имеются булавовидные и шаровидные с острячком сверху. Эти признаки сближают *T. yakutica* с центрально-азиатскими популяциями, особенно из Монголии, у которых карподии в пучках. Однако по продолго-

вато-ланцетной сжатой с боков форме завязи и семян с плотно прилегающим продолговато-ячеистым околоплодником *T. yakutica* отличается от всех близких видов подсекции *Komagovae*. Узкие стеблевые листья подчеркивают формирование *T. yakutica* в условиях холодных течений Берингии.

Подсекция 3. *Remotiusculae* A. Krasnova, 1999, Струк. гидроф. фл. тех. трансф. вод. Сев.-Двин. водн. система: 170. Тип: *T. rossica* A. Krasnova.

10. *T. rossica* A. Krasnova, 1987. Фауна и биология пресноводн. организмов: 55. Гидроф. род Рогоз *Typha* L. (в пределах бывшего СССР): 55; idem, 2016, Гидроф. род *Typha* L. и подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (Typhaceae) в Евразии. Тр. ИБВВ РАН. Вып. 76(79): 50.

Описан из Северо-Запада европейской России. Тип: Вологодская область, Шекнинское водохранилище, 07.07.1984, А. Краснова (LE) (рис. 1к).

Географическая и экологическая характеристики. В европейской части России. На мелководьях водохранилищ в сообществах *Equisetum fluviatile*, *Alisma plantago-aquatica*, *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., *Carex acuta* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. На техногенных водоемах во всех районах европейской части России. Грунты илисто-торфянистые. Глубина 10–30 см. Евразийский “антропогенный” вид (Реймерс, 1990).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В настоящей работе впервые за >60-летний период (1934–1996 гг.) рассмотрены структура, номенклатура секции *Typha* рода *Typha* L. в российско-евразийском ареале Typhaceae. В вышедших за этот период “Флорах” структурные подразделения имеются в двух изданиях (Леонова, 1979; Цвелев, 1996). Во “Флоре Сибири” (Красноборов, Короткова, 1988), “Флоре Даурии” (Флора Даурии, 2008) и других виды семейства расположены в алфавитном порядке. Имеется также большой пласт изданий “областных или краевых флор”, которые соответствуют “Спискам видов сосудистых растений”. Такого рода издания очень необходимы, но, к сожалению, содержат противоречивую информацию о видах. Примером может служить аннотированный список сосудистых растений Калужской обл. (Решетникова, 2010), где семейство Typhaceae открывает класс Однодольные (Monocotyledones (Liliopsida)). Род *Typha* представлен шестью видами (в алфавитном порядке). Сомнение вызывали два вида *T. elata* Vogeau (описан из Центральной Франции) и *T. intermedia* Schur (описан из Трансильвания, Румыния) (Riedl, 1970; Schur, 1851, 1866); *T. latifolia* β *intermedia* Coss. Заметим, что в 1889 г. М. Кронфельд (Koch, Sonder, 1844) отнес *T. elata* к *f. latifolia* по следующим критериям:

початки соприкасаются или немного отстоят, оба короткие в сравнении с типичной *T. latifolia*; листья узкие, лишь 5–10 мм шириной, а Гребнер (Graebner, 1900) отнес *T. elata* к *T. latifolia* var. *γ elatior* Graebner, т.е. уже в конце XVIII–начале XIX вв. статус этих видов вызывал сомнение. Даже в случае их заноса на территорию России во время военных действий оба вида давно гибридизировали с местными формами и трансформировались. Следует рассматривать их как экологические формы *T. latifolia* или его морфо-формы, поскольку не известны их популяции. Формально они не могут быть отнесены к синонимам *T. latifolia*. Не указывались они среди основных синонимов *T. latifolia* Каспаром и Краушем для Средней Европы (Casper, Krausch, 1980). Следует отметить, что Мавродиев и Капитонова (2015) упоминают тех же *T. elata* Voreau и *T. intermedia* Schug, подробно рассмотренных выше.

Выводы. Со времени обработки сем. Турфасеае Федченко (1934) в роде *Typha* и секции *Typha* проведены номенклатурные изменения (Цвелев, 1996; Riedl, 1970), описаны две новые подсекции *Komagovia* и *Remotiusculae* (Краснова, 1987). Секция пополнилась тремя новыми видами — *T. incana*, *T. paludosa*, *T. yakutica*. Произведена замена эпитета у *T. sibirica* на *krasnovae* в соответствии с правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры. Притихоокеанский литоральный *T. orientalis*, господствующий в палеогене, расселяясь к северу в континентальные районы Восточной Азии, претерпел трансформации, связанные с регрессиями Тихого океана в ранних периодах кайнозоя.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № 1111-1111-1111) при частичной поддержке РФФИ (проект № 22-22-22222). Тема № 0122-2015-0002 “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дорофеев П.И. 1966. О миоценовой флоре из окрестностей с. Юровского на Иртыше // Бот. журн. Т. 51. № 10. С. 1480.
- Капитонова О.А., Дюкина Г.Р. 2008. Новый вид *Typha* (Typhaceae) из Удмуртии // Бот. журн. Т. 93. № 7. С. 1132.
- Клоков В.М., Краснова А.М. 1972. Записка про українські роги (рід *Typha*) // Укр. бот. журн. Т. 29. № 6. С. 687.
- Краснова А.Н. 1987. К систематике рогоза широколистного *Typha latifolia* L. // Фауна и биология пресноводных организмов. Ленинград: Наука. С. 43.
- Краснова А.Н. 1999. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. Рыбинск: ОАО “Рыбинский Дом печати”.
- Краснова А.Н. 2011. Гидрофильный род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах бывшего СССР). Ярославль: ООО “Принтхаус-Ярославль”.
- Краснова А.Н. 2016а. Новый вид гидрофильного рода *Typha* L. (Typhaceae) Евразии // Тольятти. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 25. № 2. С. 201.
- Краснова А.Н. 2016б. Гидрофильный род *Typha* L. и подрод *Rohrbachia* (Kronf. ex Riedl) A. Krasnova (Typhaceae) в Евразии: систематика, эволюция // Тр. Инст. биол. внутр. вод РАН. Вып. 76(79). Ярославль: Филигрань. С. 46.
- Краснова А.Н., Ефремов А.Н. 2018. Новый вид гидрофильного рода *Typha* L. (Typhaceae) Центральной Якутии // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. № 2. С. 105.
- Красноборов И.М., Короткова Е.М. 1988. Семейство Турфасеае // Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Т. 1. С. 86.
- Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Омелько А.А. и др. 2009. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов Северо-Восточной Азии. Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука. Вып. 56. С. 5.
- Леонова Т.Г. 1976. Обзор видов рода *Typha* L. европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Ленинград: Наука. Т. 13. С. 8.
- Леонова Т.Г. 1979. Семейство Рогозовые Typhaceae Juss. // Флора европейской части. СССР. Ленинград: Наука. Т. 4. С. 326.
- Мавродиев Е.В., Капитонова О.А. 2015. Таксономический состав рогозовых (Typhaceae) флоры европейской части России // Новости систематики высших растений. Санкт-Петербург. Т. 46. С. 4.
- Победимова Е.Г. 1950. Новые виды кавказской флоры // Бот. матер. герб. БИН АН СССР. Москва: АН СССР. Т. 12. С. 21.
- Реймерс Н.Ф. 1990. Природопользование: Словарь. Москва: Мысль.
- Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Скворцов А.К. и др. 2010. Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 548 с.
- Федченко Б.А. 1934. Семейство // Флора СССР. Москва: АН СССР. Т. 1. С. 210.
- Флора Даурии. 2008. Семейство Typhaceae Juss. — Рогозовые. Владивосток: Дальнаука. Т. 1. С. 100.
- Цвелев Н.Н. 1996. Род Рогоз *Typha* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Санкт-Петербург. Т. 8. С. 356.
- Baranov A., Skvortsov B. 1943. Diagnoses plantarum novarum et minus cognitarum Mandshuriae. Harbin.
- Casper S.J., Krausch H.-D. 1980. Typhaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena. Bd 23. S. 91.
- Doweld A.B. 2017. New names of *Typha* of Northern Eurasia (Typhaceae) // Acta Paleobotanica. № 57(2). P. 233. <https://doi.org/10.1515/acpa-2017-0010>
- Graebner P. 1900. Typhaceae // Das Pflanzenreich. Leipzig. V. 2 (IV, 8). S. 8.

- Koch C., Sonder U.* 1844. *Typha schuttleworthii*. Synopsis Flora Germany. Edition II. S. 786.
- Kronfeld M.* 1889. Monographie der Gattung *Typha* Tourn. // Verb. Zool.-Bot. Ges. Wien. S. 90.
- Linnaeus C.* 1753. Species Plantarum. Holmiae. V. II. P. 971.
- Presl C.* 1849. *Typha orientalis* Presl // Epimeliae Botanicae. P. 239.
- Riedl H.* 1970. Typhaceae // Flora Iranica. Austria. № 71/30.
- Schur I.F.* 1851. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Typha*. Hermannstadt, verhandlung. Siebenbury. Ver. 2. 208 p. (*Typha*, p. 177–195).
- Schur I.F.* 1866. Enumeratio plantarum Transsilvaniae. Vindobonas (Vienna).
- Sun Kun, Simpson D.A.* 2010. Typhaceae // Fl. China. *Typha*. Harvard. V. 23. S. 161.

Systematics and Evolution of the Section *Typha* (Typhaceae Juss.)

A. N. Krasnova^{1,*} and A. N. Efremov^{2,3,**}

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

²*Design Institute for Oil and Gas Projects Construction and Rehabilitation, Omsk, Russia*

³*Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia*

*e-mail: krasa@ibiw.yaroslavl.ru

**e-mail: stratiotes@yandex.ru

The systematics of the section *Typha* of genus *Typha* L. (Typhaceae Juss.) is considered. The ecological reconstruction in the Cenozoic era is presented. The flourishing of the representatives of the section *Typha* and genus *Typha* L. is associated with the Poltava flora (Paleogene). Cold snaps which started in the Pliocene (Neogene), came to the end in the Pleistocene (anthropogenic) with impoverishment and insularization of the geographic range of the section *Typha*. After descend of the Valdai glacier the populations of cat's-tail spread rapidly in the newly formed numerous glacial lakes under conditions of a transformed relief of the European part of Russia. The Asian populations of the section *Typha* and, especially, subsection *Komaroviae*, were formed under severe conditions of the Arctotertiary flora of Eastern Siberia. In the Oligocene after recession of waters of the Tethys epicontinental seas and formation of vast territories of land the relief of North-east and Central Asia was transformed that resulted in extinction of many Paleogene (Angarid) populations of cat's-tail. Some of them were, probably, preserved in refugia in the subarctic and Arctic zones. In the Pleistocene migrations of cat's-tail either interrupted or resumed according to the rhythm of the ocean fluctuations and connection-disconnection of the land area of Beringian isthmus. As a result of separation of European and Asian populations the processes of hybridization weakened the species formation. The populations of cat's-tail sensitive to water factor lost the possibility of wide distribution. The appearance of hybrids and anomalies initiated convergent processes among ancestral species of the section *Typha* and genus *Typha* L.

Keywords: section *Typha*, subsection *Typha*, *Komaroviae*, *Remotiusculae*, structure, Valdai glacier, Beringian isthmus, hybridization, evolution, Cenozoic