

## Экологическая эволюция бесприцветничковых секций гидрофильного рода *Typha* L.

А. Н. КРАСНОВА

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова РАН  
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок  
E-mail: krasa@ibiw.yaroslavl.ru

### АННОТАЦИЯ

Предложена реконструкция экологической эволюции бесприцветничковых секций (species ebracteates section) рода *Typha* L. начиная с эоцена. Секции *Typha* и *Engleria* (Leonova) Tzvel. сформировались в разные геологические периоды и в разных районах Евразии. Расцвет секции *Typha* связывается с Полтавской флорой, в то время как секция *Engleria* формировалась в жестких условиях арктотретичной Тургайской флоры Восточной Сибири. Заметную роль в экологической эволюции секций сыграло Западно-Сибирское море.

Таксономическое разнообразие и размеры ареалов исследованных секций с наметившегося в плиоцене похолодания завершили в плейстоцене обеднением и инсуляризацией. В голоцене в эволюции секций рода *Typha* наметились тенденции к конвергенции.

**Ключевые слова:** экологическая эволюция, третичный период, плейстоцен, Полтавская флора, Тургайская флора, секция *Typha*, секция *Engleria* (Leonova) Tzvel., род *Typha* L.

В меловом периоде предположительно в Индо-Малазийской провинции Юго-Восточной Азии возник род *Typha* L. [1, 2]. Этот период был самым теплым в течение последних 500 млн лет [3]. Обширные неглубокие эпиконтинентальные моря покрывали окраины и прибрежные низменности всех континентов [4]. Неглубокие моря, проливы, “морские пути” в меловом и третичном периодах то “закрывались” (осушались), то “открывались” (заполнялись водами) в соответствии с трансгрессивно-регрессивными событиями океана Тетис. Не были постоянными и климатические зоны земли [5]. Впоследствии континентализация климата и грандиозные горообразовательные процессы привели к вымиранию многих архаичных форм рогозов. Эцезис предковых (арсальных) популяций бесприцветничковых рогозов в новых “нишах жизни” сопровождался распадением (диффе-

ренциацией) на специализированные и примитивные формы. Специализация носила односторонний регрессивный характер, который прочно закрепился в эволюционном процессе рода.

В палеоцене – эоцене продолжалось выпадение примитивных форм среди популяций секции *Typha*. Происходил очень жесткий процесс перестройки наземной и гидрофильной флор, в которых в результате процессов гибридизации и стабилизации возникали новые формы [7–13]. Однако в олигоцене еще долго сохранялись элементы тропического и субтропического широколиственного высокотравья гидрофильной Полтавской флоры, в том числе и среди популяций бесприцветничковой секции *Typha* [14, 15], которые мигрировали в восточном направлении. Тургайские популяции секции *Engleria*, мигрировавшие в западном направлении, состояли из трансформированных японо-китайско-

маньчжурских популяций Юго-Восточной Азии [18]. На пути двух миграционных потоков гидрофильных флор Полтавской и Тургайской, в том числе популяций исследуемых секций, барьером было Западно-Сибирское море. Разобщенные, специализированные и трансформированные популяции секций в результате расселения в прибрежьях Западно-Сибирского моря образовывали гибриды. К началу плейстоцена океанические воды покидают материки, происходит смена зон, климата, ландшафтов, повлекшая инсуляризацию ареалов этих секций. В верхнем плейстоцене с усилением континентальности и оледенений потери среди популяций секций *Typha* и *Engleria* были значительными.

Цель работы – реконструкции экологической эволюции бесприцветничковых секций гидрофильного рода *Typha* L.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили собственные многолетние исследования систематики бесприцветничковых секций рода *Typha* классическим сравнительно-морфологическим методом. Эволюция бесприцветничковых секций увязана с климатическими и экологическими условиями плейстоцена Евразии.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Бесприцветничковые виды (species ebracteates section) в современных систематических обработках гидрофильного рода *Typha* представлены двумя секциями – *Typha* и *Engleria* (Leonova) Tzvel. Формирование секций происходило в разные исторические эпохи и в разных районах Евразии. Секция *Typha* эволюционно возникла, очевидно, на границе между палеогеном и неогеном в связи с перестройкой общего систематического состава флоры Северного полушария [19–21]. Она менее термофильная и более адаптирована к наметившейся тенденции бореализации и континентализации природных условий, начавшихся в высоких широтах в связи с изоляцией Полярного бассейна. Формирование секции происходило на северных европейских берегах Тетиса в период расцвета Полтавской флоры. В ландшафтном отношении Европа в

этот период не была единой, а состояла из нескольких островов [4]. По-видимому, в прибрежьях островов в палеогене расселились широколистные западно-африканские популяции рогозов с крупными темно-коричневыми или черно-бурыми пестичными початками. В современной гидрофильной флоре им мог соответствовать *Typha schimperi* Rorhb. из Эфиопии, у которого – “Folia plana. Spica typo longiore, spica mascula – 45 cm; spica feminea dein brunnei-nigra” [22–25]. Заметим, что окраску пестичному початку придают верхушки рылец с гранулами меланина, изменяющегося от желтого до почти черного в зависимости от температуры. По-видимому, этот механизм выработался у популяций еще в среднем эоцене, в период первых похолоданий в Южной Атлантике [3]. Накопление меланина (темно-бурого, черного) в клетках рыльца – это физиологическая адаптация к сильной освещенности [26, 27]. Темно-бурая или почти черная окраска пестичного початка обеспечивала сохранение тепла в период созревания цветков и плодов в холодное время. В результате эцезиса и расселения к северу популяций *T. latifolia* по берегам водотоков тающих ледников происходило укорочение габитуса согласно проявлению общей природной закономерности. Примером являются исследованные популяции *T. latifolia* Северо-Запада европейской части России, Фенноскандии, белорусские и прибалтийские. В период верхнего плейстоцена сформировавшиеся популяции, по-видимому, мигрировали к югу вместе с Тургайской гидрофильной флорой, а затем, уже трансформированные, расселились в предгорных и горных районах Евразии. Современным примером является узколистный *T. latifolia* subspecies *betulona* (Costa & Kronf.) A. Krasnova.

В плиоцене равнинные и предгорные популяции, по-видимому, появились на берегах уходящего Западно-Сибирского моря. Эцезис происходил на водоемах разной минерализации, занятых подошедшими сюда восточно-сибирскими популяциями рогозов. В результате смешения популяций и похолодания европейские полтавские широколистные и тургайские узколистные популяции рогозов значительно сократили ареал. В плиоцене палеоботаниками отмечается общее обеднение флор [7]. Появляются таежные

элементы, что свидетельствует о сохраняющемся в общем теплом климате. Однако зимы были уже холодными, снежными и продолжительными, лето – влажным [7]. В Европе происходит смена ландшафтов и флор [13]. Гидрофильная флора в связи с поднятиями суши оттесняется в поймы, балки. С подъемом гор в них поднялась и какая-то часть арктотретичных (тургайских) элементов, по-видимому, среди них были и популяции *T. latifolia* subspecies *betulona*, *T. schuttleworthii* Koch et Sond. Последний сохранил редкий морфологический признак – выступающий над рыльцами околоцветник. Этот признак образовался в жестких, холодных условиях Восточной Сибири для защиты пестичных цветков в период цветения и созревания. По-видимому, в верхнем плиоцене в Сибири на берегах мелководных водоемов (не совсем ушедшего Западно-Сибирского моря) формируется *T. sibirica* A. Krasnova.

В результате регрессии Понтического моря-озера, распавшегося в ачкагыльский век (плиоцен) на три современных морских бассейна – Азовское, Черное и Каспийское моря, большая часть территории Предкавказья освобождалась от вод. В слабосоленых заливах Каспия формируются популяции *T. caspica* Pobed., которые габитуально близки к типовому виду. Однако выступающий над околоцветником столбик с рыльцем в пестичном цветке свидетельствует о его центрально-азиатском (туранском) происхождении. По-видимому, популяции формировались на берегах Туранского моря. На каспийских берегах появились в результате регрессии Западно-Сибирского, Тургайского и Туранского морей.

В плейстоцене господствовал перигляциальный климат, т. е. сухой и холодный, о чем свидетельствует ископаемая флора юга Европы, содержащая остатки многих северных видов, в том числе тополя, ивы, травянистого гидро- и гигрофильного высокотравья [12]. Оба комплекса гидрофильной флоры сохранялись на юго-западе Русской равнины до верхнего плейстоцена [28, 29], представляя краевые ареалы плиоценовых species *ebreactes* section. Плейстоценовые похолодания не были здесь катастрофическими [30], определяющими условиями в эволюции секции Турпа в этом регионе были колебания уровня морей. В течение плейстоцена колебания

имели направленный регрессивный характер, осложненный трансгрессивно-регрессивными колебаниями мирового океана Тетис.

В плейстоцене – голоцене ухудшение климата на Дальнем Востоке усилило расчленение древней юго-восточной растительности в целом [11]. Представители гидро- и гигрофильного высокотравья, мигрировавшие из Китая, адаптировавшиеся к холодным условиям, расселялись далее к северо-востоку в Берингиду, Северную Америку и Северную Азию. Из них наиболее архаичными были популяции *T. orientalis* Presl с короткими корневищами, характерными пучками карподиев и коротко-цилиндрической или продолговато-овальной формой пестичного початка. Последняя указывает на формирование популяций в условиях жесточайшей ксерофитизации. Эволюционно популяции, по-видимому, связаны с праманьчжурско-японским комплексом. Экспансия гидрофитов этого комплекса на Дальний Восток (в Приморье и Приамурье) началась тогда, когда Японские острова отделились от материка. К этому времени, указывал В. Л. Комаров [16–18], Япония представляла осколок древнего материка с постепенно беднеющим растительным миром. Гималаи же были свободны для миграции и заселения видов, тесно связанных с флорой и растительностью Китая. Гималаи – это гигантский мост, перекинутый через Тетис и соединивший запад Евразийского материка с его более древним востоком, ранее сформировавшимся и не подвергавшимся катастрофам, связанным с колебаниями океана. Китайский массив, сохранивший благоприятные условия для жизни древних растительных типов, был, по К. Линнею, “райским островом”, с которого разошлись во все стороны растения и животные [18].

В плейстоцене популяции *T. orientalis* распались, по-видимому, на ряд узколокальных рас: северо-восточные *T. komarovii* A. Krasnova [31, 32] расселялись по берегам Берингидского моря и далее в Северную Америку. Юго-западные популяции были оттеснены в предгорья и расселялись по водотокам поднимающихся горных хребтов. Мигрируя к западу, популяции секции занимали в новых областях те же типы местообитаний, которые были ими освоены в прошлом. В этом случае они расширяли географический аре-

ал, а экоареал новых популяций сохранялся таким же, как и у исходных форм.

Современная секция *Engleria* (Leonova) Tzvel. насчитывает 5 видов – *T. laxmannii* Lerech., *T. stenophylla* Fisch. & Mey, *T. veresczaginii* Kryl. & Schischk., *T. zerovii* Klok. fil & A. Krasnova, *T. przewalskii* Skvorts. и 3 разновидности – *T. laxmannii* var. *getica* Morariu., *T. laxmannii* var. *bungei* Krasnova & Durnikin, *T. laxmannii* var. *turczaninovii* Krasnova & Durnikin [25]. Общий ареал секции – восточно-азиатский.

В начале секции мы условно поставили маньчжуро-китайский *T. przewalskii*, сохранивший наибольшее количество примитивных признаков: длинное корневище, высоту 130–217 см, пучки карподиев на соцветной оси цилиндрического пестичного початка [33]. Вероятно, это гибрид, но не *T. laxmannii* × *T. angustifolia*, а, по-видимому, *T. orientalis* × *T. japonica* Miquel × *T. australis*. Типовой вид секции *T. laxmannii* по наличию пучков карподиев также связан с японо-китайскими популяциями рогозов, которые при переходе в другую адаптивную зону (арогенез) стремительно вырабатывали формы, резко отличные от родительских. Популяции *T. laxmannii* в периоды похолоданий расселялись в непригодных для существования условиях Восточной Сибири (по пресноводным водоемам Ангарского материка). Южные трансформированные популяции *T. laxmannii* в период регрессии Тетиса, достигшие Кавказа и расселившиеся в Средиземноморском бассейне, до сих пор сохранили примитивные признаки: пучки карподиев – *T. laxmannii* var. *getica* Morariu (из Румынии). В бассейне Дуная и на берегах рек Средней Европы расселился стабилизовавшийся *T. zerovii* [34].

Замещающим видом *T. laxmannii* в северо-западном направлении является *T. stenophylla*, который в результате адаптации к высокогорным условиям потерял многие признаки типового вида. В качестве самостоятельного таксона *T. stenophylla* не признавался, однако из-за распространения в Западной Сибири, на берегах многих рек Северного Урала и дальше к северу его можно рассматривать как стабилизовавшийся вид бореальной области [34]. *T. veresczaginii*, по-видимому, оформился на берегах минерализованных озер Барабинской степи после редукции Западно-Сибирского моря-пролива [4]. Примитивными признаками *T. veresczaginii* являются короткий (до 1 мм) карпофор или почти сидячая завязь. Эти признаки популяции выработали в самый холодный период верхнего плейстоцена. Цилиндрическая форма пестичного початка *T. veresczaginii* характерна для видов “полтавской флоры”, которые смешивались с ангарскими и популяциями рогозов из Афганистана и Туркестана, мигрировавшими по “гималайскому мосту”. Таким образом, Западную Сибирь (т. е. Ангарский в прошлом материк), по-видимому, можно считать неогеновым центром видообразования в роде, что подтверждается палеоботаническими исследованиями П. И. Дорофеева [14].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Физико-географические условия, сложившиеся в плейстоцене, оказывали значительное влияние на процессы видообразования и формирование современных бесприцветничковых секций рода *Typha*. Это подтверждается редукционными рядами морфологических признаков: укорочением корневища, сужением листовой пластинки, укорочением соцветия, уменьшением числа карподиев в пестичном цветке, ножки карпофора и др.

В голоцене эволюция исследованных секций *Typha* и *Engleria* в результате хозяйственной деятельности человека происходила по линии интеграции с другими секциями рода, т. е. в стабилизационных процессах гибридогенеза бесприцветничковых секций [8] наметилась тенденция к конвергенции.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М., Л.: Наука, 1966. 611 с.
2. Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 247 с.
3. Чумаков Н. М. Теплая биосфера // Природа. 1997. № 5. С. 66–80.
4. Барабошкин Е. Ю., Найдин Д. П., Беньямовский В. Н., Герман А. Б., Ахметьев М. А. Пролиты Северного полушария в мелу и палеогене. М.: МГУ, 2007. 182 с.
5. Чумаков Н. М. Причины глобальных климатических изменений по геологическим данным // Стратигр. геол. кор. 2005. Т. 13, № 3. С. 3–25.
6. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: ЛГУ, 1954. 214 с.
7. Дорофеев П. И. Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: АН СССР, 1964. 45 с.
8. Виноградов И. С., Виноградова (Жукова) Н. А. Редукция в свете двухэтапности филогенеза // Фи-



- логения высших растений. МОИП. М.: Наука, 1982. С. 25–28.
9. Цвелев Н. Н. О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1973. Т. 78, № 2. С. 71–82.
  10. Клеопов Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Мат-лы по истор. флоры и растительности СССР. М.; Л.: АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 183–256.
  11. Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографии плейстоцена // Сов. ботаника. 1937. Вып. 4. С. 16–45.
  12. Криштофович А. Н. Миоценовая флора Украины и ее связь через Урал с третичной флорой Азии // Збірник, присвячений пам'яті акад. О. В. Фоміна. Київ, 1938. С. 73–105.
  13. Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: АН СССР. 1946. Вып. 2. С. 21–86.
  14. Дорофеев П. И. Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области // Там же. М., Л.: АН СССР, 1963. С. 5–180.
  15. Негру А. Г. Раннепонтическая флора южной части Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев: Штиинца, 1979. 112 с.
  16. Комаров В. Л. *Typha orientalis* Presl и *Caldesia parnassifolia* Parl. в их географическом распространении // Тр. СПб. общества естествоиспытателей. СПб., 1901. Т. XXXII, вып. 1. С. 269–280.
  17. Комаров В. Л. По поводу моего сообщения о *Typha orientalis* Presl и *Caldesia parnassifolia* Parl. // Тр. ботан. сада Юрьевского университета. 1902. Т. 3, вып. 3. С. 183–184.
  18. Комаров В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии // Избр. соч. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1947. Т. 2. 377 с.
  19. Краснова А. Н. К филогении рода *Typha* L. // Мат-лы V Моск. совещ. по филогении. М.: МГУ, 1975. С. 20–22.
  20. Краснова А. Н. Эволюция секции *Typha* рода *Typha* L. // Филогения высших растений. М.: МОИП, 1982. С. 75.
  21. Краснова А. Н. Структура гидрофильной флоры техногенно-трансформированных водоемов Северодвинской водной системы. Рыбинск: ОАО “Рыбинский Дом печати”, 1999. 200 с.
  22. Graebner P. Typhaceae ud Sparganiaceae // Das Pflanzenreich. Leipzig: In Engler A., 1900. Bd. 2. IV, 8. 18 S.
  23. Kronfeld M. Monographie der Gattung *Typha* Tourn. // Verb. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1889. 192 p.
  24. Riedl H. Typhaceae. Flora Iranica // Austria. In Rechinger K. fil. 1970. Vol. 71. P. 8–14.
  25. Краснова А. Н., Дурникин Д. А. К систематике сибирских таксонов секции *Engleria* (Leonova) Tzvel. рода *Typha* L. // Turczaninowia. 2003. Т. 6, вып. 2. С. 8–15.
  26. Большая советская энциклопедия (Пигменты). Изд. 3. М.: Сов. энциклопедия, 1975. Т. 19. С. 520.
  27. Большая медицинская энциклопедия (Пигменты). М.: Сов. энциклопедия, 1982. Т. 19. С. 194–195.
  28. Кузьмичев А. И. Гидрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 215 с.
  29. Пачоский И. К. Основные черты развития флоры Юго-Западной России. Херсон, 1910. 430 с.
  30. Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 256 с.
  31. Краснова А. Н. К систематике рогоза широколистного *Typha latifolia* L. // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. С. 43–59.
  32. Краснова А. Н. Гидрофильный род Рогоз (*Typha* L.) (в пределах бывшего СССР). Ярославль, 2011. 182 с.
  33. Краснова А. Н. Центральнo-азиатские связи видов секции *Engleria* (Leonova) Tzvel. рода *Typha* L. // Аридные экосистемы. 2009. Т. 15, № 1 (37). С. 50–55.
  34. Краснова А. Н. К систематике секции *Engleria* (Leonova) Tzvel. гидрофильного рода *Typha* L. // Биология внутренних вод. 2010. Т. 3, № 3. С. 229–233.

## Ecological Evolution of Ebracteates Section of Hydrophilic Genus *Typha* L.

A. N. KRASNOVA

I. D. Papanin Institute of Biology of Internal Waters RAS  
152742, Borok, Yaroslavl Region. Nekouz District  
E-mail: krasa@ibiw.yaroslavl.ru

Ecological evolution of the species of ebracteatae section of *Typha* L. genus since eozen is proposed. *Typha* and *Engleria* (Leonova) Tzvel. sections were formed in different geological periods and in different regions of Eurasia. The bloom of section *Typha* contacts the Poltava flora, while section *Engleria* was formed under the severe conditions of Arcto-Tertiary flora of East Siberia. A noticeable role in the ecological evolution of the sections was played by the West Siberian Sea.

Taxonomic variety and the sizes of areas of the investigated sections, with cold snaps outlined in Pliocene, came to the end in Pleistocene with depletion and insularization. The tendency to convergence in the evolution of the sections of *Typha* genus was outlined in Holocene.

**Key words:** ecological evolution, Tertiary period, Pleistocene, the Poltava flora, the Turgay flora, section *Typha*, section *Engleria* (Leonova) Tzvel., genus *Typha* L.