

На правах рукописи



Гельтман Дмитрий Викторович

**ПОДРОД *ESULA* РОДА *EUPHORBIA*
(*EUPHORBACEAE*): СИСТЕМА, ФИЛОГЕНИЯ,
ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ**

Специальность 03.02.01 — Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва
2016

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В. Л. Комарова Российской академии наук.

Официальные оппоненты:

Князев Михаил Сергеевич,

доктор биологических наук, ФГБУН Ботанический сад УрО РАН, заведующий лабораторией

Серегин Алексей Петрович

доктор биологических наук, ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова», биологический факультет, ведущий научный сотрудник

Шмаков Александр Иванович

доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», директор УПБП «Южно-Сибирский ботанический сад»

Ведущая организация:

ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет»

Защита состоится 27 мая 2016 г. в 12 час. на заседании диссертационного совета Д 501.001.46 при Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова по адресу: 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биолого-почвенный корпус МГУ, ауд. М-1.

Факс 8(495)939-43-09.

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (Москва, Ломоносовский проспект, 27) и на сайте www.bio.msu.ru.

Автореферат разослан « » _____ 2016 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук



А. В. Щербаков

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. В комплексе вопросов, связанных с изучением биологического разнообразия растительного мира Земли, систематика, география и филогения крупнейших по численности видов родов покрытосеменных растений является самостоятельной фундаментальной научной проблемой (Frodin, 2004). Такие роды активно исследуют в различных странах мира (Berry et al., 2005; Sarkinen et al., 2013 и др.), этой тематике посвящают специальные симпозиумы на международных ботанических конгрессах. Системы и монографические обзоры крупнейших родов покрытосеменных актуальны не только для систематики и филогении, но и могут быть исходным материалом для важнейших ботанико-географических, историко-географических, эволюционных и иных обобщений (Corner, 1961).

Род *Euphorbia* L. (молочай) относится к семейству *Euphorbiaceae* Juss., включает около 2 тыс. видов (Govaerts et al., 2000) и является одним из крупнейших по числу видов среди покрытосеменных. Его виды распространены на всех континентах (кроме Антарктиды) от тропиков до высоких широт, для них характерно огромное разнообразие жизненных форм, они принимают заметное участие в сложении ряда растительных сообществ, особенно в аридных регионах. Многие из них используются как лекарственные и декоративные растения, подлежат охране, в том числе и на основании международных соглашений.

Подрод *Esula* Pers. рода *Euphorbia* включает виды, распространенные преимущественно в умеренной зоне Евразии, а также в Северной и Центральной Америке, Центральной и Южной Африке, на Мадагаскаре, островах Индийского и Тихого океанов. Разработка системы подрода, решение спорных вопросов таксономии отдельных видов, создание региональных обзоров весьма актуальны в решении амбициозной научной задачи — подготовки монографического обзора всего рода *Euphorbia*.

Степень разработанности темы. Род *Euphorbia* давно и активно изучают во многих исследовательских центрах мира (Проханов, 1949, 1964; Dressler, 1962; Jablonski, 1973–1974; Hassal, 1977; Subils, 1977; Radcliffe-Smith, 1982, 1985, 1986, 2001; Huft, 1984; Carter, 1985, 1994; Gilbert, 1987, 1994; Benedí, Orell, 1992; Ma, Wu, 1992; Steinmann, 1996; Molero et al., 1996; Park, 1998; Haevermans et al., 2004; Байков, 2007; Vinojkumar, Balakrishnan, 2009, и др.) однако подроду *Esula* уделялось меньше внимания, чем другим подразделениям рода. До проведения настоящего исследования отсутствовала полноценная система подрода в полном объеме, не был выяснен его видовой состав; отсутствовали обзоры отдельных секций, не был проведен географический анализ и т. п. Все это стало основанием для выбора подрода *Esula* рода *Euphorbia* в качестве объекта комплексного молекулярно-филогенетического, таксономического, морфологического и ботанико-географического исследования.

Цели и задачи исследования. Целью работы является разработка новой системы подрода *Esula* рода *Euphorbia* в полном объеме и проведение его географического анализа.

Для достижения целей исследования были поставлены следующие задачи:

1. Проанализировать разнообразие важнейших морфологических признаков в контексте молекулярно-филогенетических данных, уделив основное внимание жизненным формам, строению пыльцевых зерен и некоторым признакам семян.

2. Предложить деление подрода на секции с отнесением к ним всех известных в настоящее время видов в объеме мировой флоры.

3. Подготовить монографические обзоры секций *Helioscopia*, *Myrsiniteae*, *Patellares* и *Chylogala* в полном объеме.

4. Подготовить региональный обзор подрода для Восточной Европы и Кавказа.

5. Провести географический анализ подрода в полном объеме, а также специальный анализ его крупнейших географических элементов.

6. На основании комплексного анализа доступной информации предложить гипотезы о месте и времени возникновения подрода, основных путях и факторах его эволюционных преобразований.

Научная новизна. Разработана новая система подрода *Esula* рода *Euphorbia*, существенно отличающаяся от ранее принятых. Автором диссертации описаны две секции, новые для науки, сделана одна новая номенклатурная комбинация в ранге секции и одна (в соавторстве) — в ранге подсекции. Впервые подготовлены детальные обзоры 4 секций подрода, насчитывающих 167 видов, а также обзор для Восточной Европы и Кавказа (93 вида). Всего в секционные и региональные обзоры включено 210 видов (45 % видového состава подрода), при этом описаны 3 вида, новых для науки, предложены 2 новых названия в ранге вида, для 108 названий выбраны лексотипы или неотипы, проанализированы 3 сложных комплекса близких видов. Впервые проведен географический анализ подрода с выделением географических элементов, являющийся одним из немногих примеров такого анализа для крупного таксона в полном объеме. Получена новая информация по морфологии пыльцевых зерен и анатомии семян.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследования позволили сформулировать ряд гипотез, объясняющих процессы эволюции крупного подразделения одного из крупнейших по числу видов рода покрытосеменных. Полученные данные могут быть использованы (и частично уже использованы) в подготовке определителей растений различных территорий, а также в образовательном процессе, при создании лекарственных средств, в основе которых лежит применение биологически активных веществ видов рода *Euphorbia*, при разработке мероприятий по охране его отдельных видов.

Методология и методы исследования. Для работы характерно сочетание современных молекулярно-филогенетических методов исследования с

традиционным морфолого-географическим методом. Подробнее этот вопрос рассмотрен в главе 2.

Положения, выносимые на защиту.

1. Подрод *Esula* рода *Euphorbia* насчитывает 467 видов, относящихся к 21 секции, в двух из которых выделяются по 2 подсекции.

2. Система, разработанная на основе молекулярно-филогенетического подхода и при требовании монофилии секций, лишь частично совпадает с традиционными системами, в основе которых лежит морфологический метод и возможность выделения парафилетических групп. Подтверждение молекулярными данными получают, как правило, те подразделения морфологической системы, которые хорошо выделялись по комплексу признаков.

3. Наиболее распространенной и, по-видимому, первичной жизненной формой в подроде *Esula* рода *Euphorbia* являются травянистые поликарпики. Травянистые монокарпики и древесные формы возникали в ходе эволюции неоднократно в различных филогенетических линиях подрода.

4. Центром современного разнообразия подрода *Esula* рода *Euphorbia* является Древнесредиземноморское флористическое подцарство, с которым связаны основные этапы эволюции подрода.

Степень достоверности и апробация результатов. Результаты и выводы диссертации достоверны, так как основаны на применении общепризнанных подходов и методических приемов, обширном коллекционном материале (86 гербариев из 31 страны), собственных наблюдениях в различных районах мира и анализе большого числа литературных источников. Материалы исследования докладывались на следующих научных мероприятиях: XVIII Международном ботаническом конгрессе (Мельбурн, 23–30.07.2011), международной конференции «Горные системы и их компоненты» (Нальчик, 13–18.08.2007), конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея (Москва, 16–19.05.2007), всероссийской конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (Петрозаводск, 22–27.09.2008), V Балканском ботаническом конгрессе (Белград, 7–11.09.2009), XII Московском совещании по филогении растений, посвященном 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана (Москва, 2–7.02.2010), международной конференции «Изучение флоры Кавказа» (Пятигорск, 27.09–1.10.2010), всероссийской конференции «Биогеография: методология, региональный и методологический аспект», приуроченной к 80-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова (Москва, 30.01–3.02.2012), III Московской международной конференции «Молекулярная филогенетика» (Москва, 31.07–4.08.2012), II международной научно-практической конференции «Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов» (Минск, 22–26.10.2012), VIII международной конференции «Растительный мир Юго-Западной Азии» (Эдинбург, 1–5.07.2013), II Всероссийской конференции с международным участием «Карпология и репродуктивная био-

логия высших растений», посвященной памяти А. П. Меликяна (Москва, 1–3.10.2014), XIII Московском совещании по филогении растений (Москва, 2–6.02.2015).

Публикации по теме диссертации. По теме диссертации опубликовано 69 работ, в том числе 22 статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК и приравненных к ним, 7 коллективных монографий, 23 статьи в прочих изданиях, 17 тезисов докладов.

Личный вклад автора. Разработка новой системы подрода *Esula* рода *Euphorbia* проводилась в ходе работы международного коллектива, при этом роль автора диссертации состояла главным образом в таксономическом осмыслении и оценке результатов молекулярно-филогенетического анализа. Им подготовлены описания большинства секций и ключ для их определения, 2 секции описаны как новые для науки, для одной секции и подсекции сделаны новые номенклатурные комбинации. Значительная часть первичных молекулярно-филогенетических данных получена под научным руководством автора в ходе выполнения кандидатской диссертации А. А. Крюкова. Изучение морфологии пыльцевых зерен проводилось совместно с Н. А. Медведевой и А. Е. Пожидаевым, а отдельных особенностей морфологии семян — совместно с Н. А. Медведевой, Г. Е. Титовой и О. В. Яковлевой. Остальная часть работы выполнена диссертантом лично.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 348 страницах, состоит из введения, 9 глав, заключения, списка литературы, содержащего 441 источник, из них 276 на иностранных языках. В диссертации имеется 69 иллюстраций и 18 таблиц.

Благодарности. Отдельные аспекты работы с 1995 г. поддерживались Российским фондом фундаментальных исследований, Американским фондом гражданских исследований и развития, Национальным фондом научных исследований США.

Я благодарен коллегам по отделу Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, и особенно Р. В. Камелину, за постоянную помощь и поддержку в работе. Большое влияние на мое формирование как научного работника оказали И. А. Грудзинская и Н. Н. Цвелев, к светлой памяти которых я всегда буду обращаться. Импульс к созданию ботанико-географического раздела диссертации дали совместные полевые работы и творческое общение с Н. Н. Портениером, к сожалению, столь рано ушедшим из жизни. Я также благодарю А. В. Родионова за введение в курс проблематики молекулярной филогении; моего аспиранта А. А. Крюкова, с которым мы вместе осваивали многие аспекты молекулярной филогенетики; моих основных соавторов по разработке системы подрода *Esula* рода *Euphorbia* — Р. Е. Berry, R. Riina, J. Peirson, и по изучению отдельных морфологических особенностей молочаев — Н. А. Медведеву, А. Е. Пожидаева, Г. Е. Титову и О. В. Яковлеву. Отдельная большая благодарность Г. Ю. Конечной, Д. Д. Соколову и А. К. Тимонину за очень конструктивные сове-

ты, заметно улучшившие текст диссертации, а Н. В. Матвеевой и И. В. Соколовой — за ценные замечания по тексту автореферата.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Род *Euphorbia* и основные проблемы его систематики

1.1. Общая характеристика и систематическое положение

Род *Euphorbia* L. (молочай) является типовым родом семейства *Euphorbiaceae* Juss. Основным отличительным признаком рода является наличие цитатия — своеобразного парциального соцветия. Виды рода поразительно разнообразны по особенностям жизненных форм и вегетативных органов.

В разделе кратко охарактеризовано положение рода в семействе *Euphorbiaceae* и семейства — в различных системах покрытосеменных растений.

1.2. Краткая история таксономического изучения и формирования системы рода

Род *Euphorbia* был хорошо известен еще долинневским авторам. К. Линней (Linnaeus, 1753) описал 56 видов *Euphorbia*, 29 из которых, по современным представлениям, принадлежат к подроду *Esula*. В обзоре С. Н. Persoon (1806), где приведены 156 видов *Euphorbia*, род впервые был разделен на подроды, в том числе описан подрод *Esula*, к которому отнесено 70 видов.

Важнейшее значение для развития систематики рода *Euphorbia* имели работы Р.-Е. Boissier, особенно его обработка «subordo *Euphorbieae*» для «Продромуса» О. П. Декандоля (Boissier, 1862), в которой дан обзор рода в полном объеме. К роду *Euphorbia* отнесено 693 вида, разделенных на 27 секций. Большинство видов современного подрода *Esula* в этой системе принадлежит к секции *Tithymalus* (Gaertn.) Roes. (309 видов), в ее пределах выделено 11 подсекций.

Большой вклад в изучение систематики *Euphorbia* внес Я. И. Проханов (1933, 1949, 1964), который разработал вполне оригинальную и чрезвычайно удачную систему рода для территории СССР. Особое значение его работы имели для познания подрода *Esula*, в котором им выделено 10 секций (Проханов, 1949, 1964). По-видимому, в рамках морфолого-географического подхода вряд ли возможно создать что-либо принципиально лучшее, чем система Проханова, во всяком случае, для территории внетропической Евразии.

В разделе также кратко охарактеризована история создания подродового деления рода *Euphorbia*.

1.3. Основные проблемы систематики рода *Euphorbia* и его подрода *Esula* на рубеже XX—XXI вв. и пути их решения

К началу XXI в. видовой состав рода *Euphorbia* был выявлен довольно хорошо, хотя, разумеется, не полностью. В пределах рода были описаны подроды и секции, некоторые из которых иногда рассматривались как самостоятельные роды. Однако попытка создать новую систему рода в полном объеме с выявлением видовой состав подродов и секций так и не была предпринята.

Причина этого состоит не только в большом числе видов рода и их значительной изменчивости, но также, с моей точки зрения, и в определенной исчерпанности чисто морфологического подхода. В пределах рода намечались морфологически хорошо отличимые подроды и секции, однако его разнообразие не сводилось к этим группам. Выходом могло быть описание все большего числа подродов и секций, что, однако, вело к девальвации этих таксономических рангов и не решало проблему. Все сказанное относится и к подроду *Esula* и его разделению на секции. Система Проханова вполне удовлетворительно позволяла найти место в той или иной секции для видов, произрастающих в Евразии, однако сделать это для североамериканских или африканских видов было уже значительно труднее.

Можно выделить 3 основные группы проблем систематики рода *Euphorbia*:

- необходимость создания современного разделения рода на подроды (или ряд близких родов);
- построение современных систем подродов (или мелких родов);
- решение тех или иных спорных вопросов на уровне видов и видовых комплексов.

Если третья проблема могла быть разрешена преимущественно с использованием традиционного морфолого-географического подхода, то решение первых двух в современных условиях невозможно без применения молекулярно-филогенетических методов.

Глава 2. Материал и методы исследования

При построении системы подрода *Esula* рода *Euphorbia* я исходил из того, что система таксона надвидового ранга должна по возможности отражать филогенетические взаимоотношения входящих в него видов. Для выяснения этих взаимоотношений признано целесообразным применить молекулярно-филогенетические методы исследования.

При создании новой системы подрода использованы данные о последовательностях внутренних транскрибируемых спейсеров ядерного гена 35S рРНК (ITS) и кодирующей части хлоропластных локусов гена НАДФ-дегидрогеназы F (*ndhF*). Для каждого маркера первоначально строились собственные филогенетические деревья; затем проводился комбинированный анализ на основе обоих маркеров. При построении деревьев применены метод максимального правдоподобия и байесовский анализ.

В основу построения системы подрода положено филогенетическое дерево, полученное в результате комбинированного анализа. Топология этого дерева сопоставлялась с деревьями, полученными на основании каждого из маркеров, а в ряде случаев — и с морфологическими и географическими данными, которые привлекались, если клады комбинированного филогенетического дерева имели недостаточно высокую поддержку или при очевидной неконгруентности деревьев, построенных по отдельным маркерам.

Всего в анализ включено 273 вида (58.5 % видового состава подрода). У 264 видов исследованы внутренние транскрибируемые спейсеры (ITS), у 189 — хлоропластный ген *ndhF*.

При отнесении видов к тем или иным секциям новой системы рода в первую очередь использовали результаты молекулярно-филогенетического анализа. В случае их отсутствия принимали во внимание морфологические и географические признаки, которые позволяли экстраполировать результаты, полученные с помощью молекулярно-филогенетического метода.

В ходе подготовки обзоров отдельных секций и регионального обзора для Восточной Европы и Кавказа применен главным образом классический морфолого-географический метод. Результаты молекулярно-филогенетического анализа в этом случае использованы для выделения неформальных групп в пределах секций и определения порядка расположения видов в системе.

В данном разделе также рассмотрена проблема таксономической интерпретации комплексов близких эколого-географических рас. С моей точки зрения, в таких случаях вряд ли в принципе может быть найден адекватный таксономический язык (основанный на принципах формальной логики), поэтому любое решение (как «укрупнительское», так и «дробительское») имеет свои недостатки, поскольку «отбрасывает» определенный пласт информации. Это не означает отказ от систематики и номенклатуры (ничего лучшего не придумано!), просто надо находить иные способы максимально точного описания того, что видит исследователь.

Основным материалом для работы были фонды Гербария высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук (LE). Помимо этого, в той или иной мере изучены фонды 86 коллекций из 31 страны. В работе также использованы интернет-ресурсы, предоставляющие доступ к оцифрованным фондам важнейших гербариев мира. Сбор растений и наблюдения в природе проводились в ходе экспедиций и ботанических экскурсий в ряде районов России и в 14 зарубежных странах.

Глава 3. Построение системы подрода *Esula* рода *Euphorbia* на основе молекулярно-филогенетического подхода

3.1. Краткая история молекулярно-филогенетического изучения рода *Euphorbia*

Впервые молекулярно-филогенетические методы в изучении подрода *Esula* рода *Euphorbia* применили испанские исследователи (Molero et al., 2002). Прорывом в молекулярно-филогенетическом изучении рода *Euphorbia* стали исследования V. W. Steinmann, J. M. Porter (2002), которые установили последовательности ITS и *ndhF* у 223 видов. Важнейшим результатом этой работы стало выявление в роде *Euphorbia* четырех клад, которые получили буквенные обозначения (A, B, C, D). Разделение на 4 клады получило подтверждение в других работах; было также установлено, что клада B является сестринской по

отношению к остальным (Bruyns et al., 2006; Park, Jansen, 2007; Zimmerman et al., 2010; Horn et al., 2012). Таксономически клады были соотнесены с подкладами: клада А — subg. *Athymalus* Neck. ex Rchb. (= subg. *Rhizanthium* (Boiss.) Wheeler), клада В — subg. *Esula*, клада С — subg. *Euphorbia*, клада D — subg. *Chamaesyce* Raf. (Bruyns et al., 2006; Horn et al., 2012).

С 2007 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН под моим руководством проводилось молекулярно-филогенетическое изучение видов подклада *Esula*. В группу входили мой аспирант А. А. Крюков, а также А. В. Родионов и Э. М. Мачс. Результатом этой работы стала первая значительная публикация, специально посвященная молекулярной филогении подклада *Esula* (Крюков и др., 2010). Одновременно подклад исследовали и в других лабораториях мира (Frajman, Schönswetter, 2011; Barres et al., 2011; Salmaki et al., 2011).

Хотя каждая из исследовательских групп, занимавшихся молекулярной филогенией подклада *Esula*, добилась заметных результатов, стало очевидно, что пересмотр системы подклада можно успешно осуществить, лишь объединив усилия, что и удалось сделать в ходе проекта по изучению рода *Euphorbia* в рамках программы «Platenary biodiversity inventory». Объединение как уже опубликованных, так и неопубликованных данных (в том числе и полученных под моим руководством) позволило получить значительно более достоверные филогенетические деревья и на их основании представить новый вариант системы подклада (Riina, Peirson, Geltman et al., 2013).

3.2. Результаты молекулярно-филогенетического изучения подклада *Esula* рода *Euphorbia*. Филогенетические реконструкции

Результаты молекулярно-филогенетического анализа видов подклада *Esula* рода *Euphorbia* получены путем объединения усилий исследователей, работающих в ряде лабораторий мира (Riina, Peirson, Geltman et al., 2013). Анализ данных и их таксономическая оценка проходили в тесном контакте всех авторов. Мой вклад в эту работу состоял, главным образом, в таксономической интерпретации результатов молекулярно-филогенетического анализа и подготовке характеристик большей части секций.

Анализ данных позволил выделить 21 секцию. В качестве таковых, как правило, принимались конечные клады комбинированного филогенетического дерева (рис. 1).

Сестринское положение ко всем остальным видам подклада занимает *E. lathyris* L., составляющий монотипную секцию *Lathyris* Dumort., второе базальное ответвление образуют виды секции *Lagascae* Lázaro. Надо отметить, что в этом случае наблюдается неконгруентность деревьев, построенных на основании комбинированного анализа и *ndhF*-маркера, с одной стороны и деревом, построенным на основании ITS-маркера, с другой. Во втором случае *E. lathyris* занимает сестринское положение к секции *Pithyusa* (Raf.) Lázaro, а секция *Lagascae* — такое же положение к секции *Myrsiniteae* (Boiss.) Lojak.

Оставшиеся виды разделяются на 2 большие клады, которые, по моему мнению, соответствуют двум основным линиям эволюции подрода *Esula*. Эти клады, в свою очередь, распадаются на ряд клад, которым присвоены названия по входящим в них секциям новой системы. В нижней части дерева располагается клада *Holophyllum* — *Helioscopia*, содержащая 2 секции. Секция *Holophyllum* (Prokh.) Prokh. представляет тот редкий пример, когда молекулярные данные подтвердили объем и границы секции без каких-либо изменений и дополнений по сравнению с использованием морфологического метода. Секция *Helioscopia* Dumort. — крупнейшая из секций подрода, ее виды морфологически разнообразны и широко распространены.

Следующей на филогенетическом дереве располагается клада *Myrsiniteae* — *Pithyusa*, также содержащая 2 секции, которая в известной мере соответствует секции *Paralias* Dumort. в понимании Проханова (1949, 1964), если исключить из нее типовой вид секции *E. paralias* L. Интересной новацией, привнесенной использованием молекулярно-филогенетических методов, является то, что в эти секции, включающие в основном многолетники, вошли также несколько однолетних видов.

Затем на дереве следует града хорошо поддержанных клад, соответствующих секциям *Sclerocyathium* (Prokh.) Prokh., *Chylogala* (Fourr.) Prokh. и *Calyptratae* Geltman (града *Sclerocyathium* — *Chylogala*). На дереве, построенном по данным ITS-последовательностей, клады, соответствующие секциям *Chylogala* и *Sclerocyathium*, являются сестринскими.

Далее располагается клада *Szovitsiae* — *Aphyllis*, содержащая 8 небольших секций, включающих всего 13 % видового состава подрода. Это наиболее сложная часть системы, где с накоплением дополнительных данных возможны и иные таксономические решения. В этой части дерева имеется больше всего несогласованностей деревьев, построенных по ядерным и хлоропластным маркерам.

В терминальной части филогенетического дерева располагается клада *Paralias* — *Esula*, включающая 4 секции. В ее базальной части находится субклада, включающая секции *Paralias* и *Tithymalus*, далее следует града из ветвей, составляющих секции *Arvales* (Geltman) Geltman и *Esula* (Pers.) Dumort. Топология ITS- и *ndhF*-деревьев в данном случае, за единичными исключениями, хорошо согласована.

3.3. Сравнительный анализ систем подрода *Esula* рода *Euphorbia*

В разделе подробно рассмотрено соотношение систем Р.-Е. Boissier (1862) и Я. И. Проханова (1949, 1964) с предложенной системой подрода.

Хотя между системой Boissier (1862) и разработанной системой подрода немало различий, как ни парадоксально, между ними нет и серьезных противоречий. Так, Boissier обоснованно поместил в основание системы подсекцию *Decussatae* Boiss. с очень своеобразным видом *E. lathyris*, ему также в целом удалось совершенно правильно отразить 2 основные линии в филогении подрода, выявленные и молекулярно-филогенетическими методами.

Из подразделений системы Проханова (1949, 1964) получила полное подтверждение секция *Holophyllum* — одна из очень удачных его новаций. Также получила подтверждение секция *Helioscopia*, причем именно в широком смысле, хотя имелись попытки ее разделения (Клоков, 1955; Гельтман, 1996; Байков, 2007).

Молекулярно-филогенетические данные позволили найти место в системе для *E. sclerocyathium* Kogovin et Popov, который Проханов (1933) сначала выделял в самостоятельный род, а затем обособил как монотипную секцию (Проханов, 1949, 1964). Оказалось, что этот вид близок к некоторым видам, ранее относимым к секции *Chylogala*.

Не получило подтверждения объединение Прохановым в одну секцию *Paralias* ее типового вида *E. paralias* (в ранге монотипной секции *Paralioideae* Prokh.) и видов подсекций *Myrsiniteae* Boiss. и *Coniocarpae* (Prokh.) Prokh. Секция *Paralias*, по современным представлениям, имеет совсем иной видовой состав. В то же время другие подсекции этой секции сейчас рассматриваются в ранге секций (*Myrsiniteae* и *Pithyusa* соответственно), а их видовой состав лишь незначительно откорректирован.

Секция *Esula* в системе Проханова разделена на 3 подсекции, из которых подсекция *Patellares* Prokh. поднята в ранге до секции, а виды двух оставшихся (*Esula* Boiss. и *Sieboldianae* Prokh.) составили ядро секции в молекулярно-филогенетической системе.

Из подразделений системы Проханова наибольшие изменения затронули секцию *Peplus* Lázaro, к которой были отнесены однолетники с различной ориентацией поверхности семян. Сейчас виды этой секции принадлежат к 9 (!) секциям молекулярно-филогенетической системы.

При сравнении молекулярно-филогенетической системы подрода *Esula* с предшествующими можно отметить, что по отличительным признакам и объему лишь 3 секции из 21 полностью соответствуют ранее описанным секциям или подсекциям: монотипная *Lathyris*, а также *Holophyllum* и *Patellares* (Prokh.) Frajman.

Объем и отличительные признаки 6 секций (*Helioscopia*, *Myrsiniteae*, *Pithyusa*, *Chylogala*, *Exiguae* (Geltman) Riina et Molero, *Esula*), в целом соответствуют ранее принятым секциям или подсекциям, хотя использование молекулярных данных привнесло определенные новации. Так, выяснилось, что к секции *Helioscopia* принадлежат *E. mellifera* Aiton и *E. stygiana* H. C. Watson — макаронезийские древесные виды своеобразного облика, ранее относимые к секции *Balsamis* Webb et Berthel. В данном случае дело оказалось в инерции мышления систематиков, так как эти виды имеют важнейший отличительный признак секции *Helioscopia* — выросты на поверхности плодов.

Очень характерные по морфологическим признакам секции *Myrsiniteae* и *Pithyusa* были приняты Прохановым как подсекции и в целом сохранили свой видовой состав. Заметной неожиданностью, связанной с использованием молекулярно-филогенетических данных, стало, как уже отмечалось выше, отне-

сение к этим секциям однолетников, заметно отличающихся от их традиционных «ядер»: *E. aleppica* L. и *E. normannii* Schmalh. ex Lipsky — к секции *Myrsiniteae*, *E. falcata* L. и *E. gaillardotii* Boiss. et Blanche — к секции *Pithyusa*. Секция *Chylogala* (обоснованная как подсекция *Carunculares* Boiss.), «сохранив» основные отличительные признаки, заметно уменьшилась в числе видов. Обширная секция *Esula* сейчас включает ее «ядро» в системе Проханова, а также 21 африканский, 3 мадагаскарских и 1 новозеландский вид.

Объем и, в ряде случаев, отличительные признаки остальных 12 секций молекулярно-филогенетической системы оказались в заметном противоречии с ранее принятыми взглядами. Характерным примером может служить секция *Pachycladae* (Boiss.) Tutin, к которой отнесены кустарник *E. dendoides* L. и многолетник *E. terracina* L., резко различающиеся морфологически, но имеющие сходное географическое распространение и общее основное число хромосом. Некоторые секции описаны как новые для науки.

Глава 4. Морфологическое разнообразие видов подрода *Esula* рода *Euphorbia*

4.1. Форма роста и жизненные формы

4.1.1. Побег и общее соцветие

При всем кажущемся разнообразии побегов и общих соцветий практически у всех видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* прослеживается единый план строения этих структур. Для видов подрода характерным признаком является строение монокарпического (годового) моноподиального побега. У большинства видов при его развитии из зимующих органов либо семени (у древесных форм — при формировании годового побега) образуется стебель с очередными (очень редко — супротивными) листьями. В пазухах листьев могут развиваться вегетативные веточки, а также лучи общего соцветия. Развитие моноподиального побега прекращается с формированием терминального циатия, который нередко имеет большее, чем обычно, число нектарников. В верхней части побега образуется верхушечное зонтиковидное общее соцветие.

Приведенная выше схема строения побега и общего соцветия очень стабильна для подрода. Мною выделены ее основные видоизменения: уменьшение длины верхушечных лучей вплоть до полного их отсутствия и сохранения только терминального циатия; достаточно резкий диморфизм стеблевых листьев; почти полная редукция вегетативной части моноподиального побега, образование древесных форм, формирование суккулентов.

4.1.2. Жизненные формы

При анализе жизненных форм видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* использованы категории, соответствующие отделам и типам жизненных форм в классификации И. Г. Серебрякова (1964): травянистые поликарпики (многолетники), травянистые монокарпики (однолетники и двулетники), древесные растения и суккулентные кустарники.

В подроде *Esula* заметно преобладают травянистые поликарпики (многолетники), которые составляют 75.16 % его видового состава и известны в 16 секциях из 21 (рис. 2, А). С моей точки зрения, именно эта жизненная форма является в подроде первичной, во всяком случае, именно с ней было связано формирование его разнообразия.

Травянистые монокарпики (обычно однолетники, реже — двулетники) составляют 15.20 % видового состава подрода и относятся к 13 секциям, причем лишь 4 секции (с численностью 1–6 видов) включают представителей только этой жизненной формы.

Среди древесных растений (7.07 % видового состава), которые известны в четырех секциях, преобладают кустарники, но есть также кустарнички и полукустарники. В подроде имеются и суккулентные кустарники (2.57 % видов) с так называемыми с «карандашевидными» стеблями, лишенные колючек. Все они принадлежат к секции *Aphyllis* и включены в подрод *Esula* на основании данных молекулярно-филогенетических исследований.

4.2. Особенности вегетативных органов

Подземные органы видов подрода *Esula* имеют, по-видимому, исключительно корневую природу. Для многолетних молочаев весьма характерно образование каудекса, иногда очень мощного. У некоторых видов есть клубневидные корни.

Большинство многолетних молочаев — вегетативно неподвижные растения, которые не образуют клонов и размножаются исключительно семенами. Вегетативная подвижность и образование клонов встречается главным образом у видов секций *Esula* и *Sclerocyathium*.

Стеблевые листья. У видов подрода *Esula* имеются только простые цельные листья без прилистников, обычно сидячие, лишь у некоторых есть короткий черешок. Листовая пластинка разнообразна по форме и размерам, форме основания — эти признаки широко используются в систематике на видовом уровне. Листья чаще цельнокрайные, иногда пильчатые, последние характерны для большинства видов секции *Helioscopia*. Жилкование у большинства видов перистое, иногда — пальчатое, с его типом обычно связана консистенция листьев и выраженность жилок: этот признак используется при выделении отдельных секций, например *Myrsiniteae* и *Pithyusa*.

Опушение. Вегетативные, а иногда и генеративные органы у видов подрода *Esula* могут быть опушены простыми неветвистыми волосками различной длины (чаще всего — 0.5–1.5 мм дл.), прямыми, изогнутыми или курчавыми. Опушение довольно часто является видовым признаком, но у ряда видов известны как голые, так и опушенные формы (*E. leptocaula* Boiss., *E. subtilis* (Prokh.) Prokh., *E. kaleniczenkoi* Czern. и др.), либо обилие волосков заметно варьирует (*E. illirica* Lam., *E. dulcis* L. и др.). Для видов секции *Pithyusa* известен особый тип опушения из очень мелких (0.05–0.1 мм дл.) сочковидных («хрящеватых») волосков.

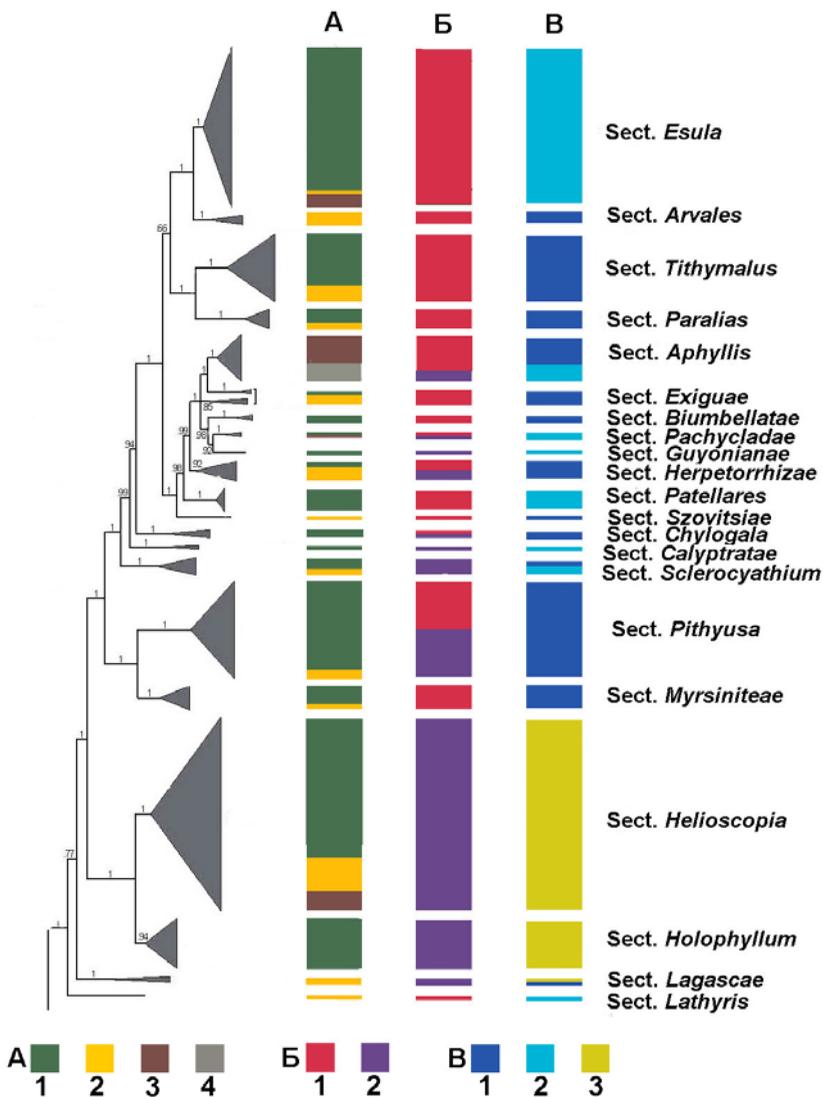


Рис. 2. Распределение некоторых морфологических признаков в секциях видов подрода *Esula* рода *Euphorbia*

А — жизненная форма (1 — травянистые поликарпники, 2 — травянистые монокарпники, 3 — древесные растения, 4 — суккулентные кустарники); Б — наличие придатков нектарников (1 — имеются, 2 — отсутствуют); В — наличие сферокристаллов в семенной кожуре (1 — имеются, выходят на поверхность семени, многочисленны, 2 — имеются, но обычно не выходят на поверхность семени, 3 — отсутствуют).

4.3. Циатий

Циатий — характернейшая структура всех видов рода *Euphorbia*, его важнейший отличительный признак. Большинство исследователей рассматривают его как парциальное соцветие, некоторые — как цветок. Я поддерживаю недавно высказанное мнение (Prenner, Rudall, 2007), что в трибе *Euphorbieae* не существует четких границ между цветком, соцветием и «флоральными органами» и, следовательно, оба термина — и цветок, и соцветие — в их классическом понимании, строго говоря, неприменимы к циатию.

У видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* циатий всегда актиноморфный, с 4 или 5 нектарниками, которые в отдельных случаях могут нести рожковидные придатки, но никогда не имеют лепестковидных придатков. Число и форма нектарников, наличие придатков (рис. 2, Б) обычно специфичны на уровне секций. Отсутствие придатков — синапоморфия для секций *Holopyllum* и *Helioscopia*.

4.4. Морфология пыльцевых зерен

Согласно литературным данным (El-Ghazaly, 1989; El-Ghazaly, Chaudhary, 1993; Park, 1997; Lee, Park, 2006; Noh, Park, 2008, и др.), пыльцевые зерна *Euphorbia* довольно однообразны. Однако, учитывая немногочисленность палинологических данных по подроду *Esula*, мною совместно с А. Е. Пожидаевым и Н. А. Медведевой предпринято изучение морфологии пыльцевых зерен (главным образом апертур и поверхности экзины) видов подрода. Предполагалось, что среди его представителей все-таки могут быть встречены виды или секции с заметными отличиями по палинологическим признакам. Всего изучено 90 видов из 20 секций.

Установлено, что пыльцевые зерна всех исследованных видов 3-бороздно-оровые, сфероидальные, в очертании с экватора округлые, с полюса округло-треугольные. Длина полярной оси обычно варьирует в пределах 25–30 мкм, иногда достигает 53 мкм. Наиболее крупные пыльцевые зерна характерны для *E. lathyris* (относящегося к монотипной секции *Lathyris*), резко отличающегося от других видов подрода по ряду морфологических признаков и занимающего базальное положение на комбинированном филогенетическом дереве, а наиболее мелкие — для североамериканского вида *E. commutata* Engelm. ex A. Gray (секция *Tithymalus*).

Апертуры пыльцевых зерен меридиональные, сложные бороздно-оровые (кольпоратные). Экзоапертуры в виде узких борозд, иногда щелевидные, даже у вполне гидратированных пыльцевых зерен; мембрана борозд мелкошероховатая, почти не видна. Конец борозды иногда остро оттянутый или узкий, тупой. По краю борозда окружена широкой гладкой каймой без какой-либо скульптуры, которая имеет небольшую ширину на экваторе, над эндоапертурой. Отличий в строении апертур на секционном уровне не выявлено.

Скульптура поверхности пыльцевых зерен варьирует от простой сетчатой, через дважды сетчатую с небольшим (2–3) числом перфораций в каждой лакуне сетки второго порядка, к дважды сетчатым вариантам с большим числом перфораций и узкими и извитыми лакунами и дважды сетчатой с широкими лакунами. Имеющиеся варианты скульптуры могут быть упорядочены в непрерывный ряд. Сопоставление структуры поверхности пыльцевых зерен с системой подрода показало (рис. 3), что этот признак в целом не коррелирует с систематическим положением видов, а размах варьирования в пределах отдельных секций различен и не всегда связан с числом видов в секции.

4.5. Плоды и семена

4.5.1. Общая характеристика

Плоды у видов подрода *Esula* рода *Euphorbia*, как и у всех видов рода и большинства растений из семейства *Euphorbiaceae* — трехчленная дробная коробочка (схизокарпий), из-за специфичного способа вскрывания получившая название «регма». Форма, размеры и другие признаки плодов широко используют в систематике при разграничении как секций, так и групп рода и даже близких видов. Особым признаком является наличие на поверхности коробочек специальных образований — бородавок, выростов, очень разнообразных по форме, размерам, густоте и т. п., которые характерны почти исключительно для секции *Helioscopia*.

Семена видов подрода *Esula* относительно мелкие (1.2–4 мм дл., 1–2.5 мм шир.), обычно слегка уплощенные в дорсовентральной плоскости. Они состоят из тесты, тегмена, массивного эндосперма, заполняющего основной объем семени, и крупного, хорошо дифференцированного на органы зародыша, занимающего в семени центрально-осевое положение. Морфологически семена очень разнообразны, и их признаки широко используют в таксономических построениях. Сравнительному изучению внешнего строения семян посвящен ряд работ (Rössler, 1943; Serwatka, 1972; Echler, 1976; Heuble, Wanner, 1996; Pahlevani, Akhiani, 2011; Salmaki et al., 2011; Pahlevani et al., 2015; Can, Küçüker, 2015), у некоторых видов изучено анатомическое строение (Mandl, 1926; Serwatka, 1972; Райлян, 1973).

Семена весьма варьируют по форме, размерам, орнаментированности внешней поверхности. Исключительно гладкие семена имеются у видов секций *Holophyllum*, *Sclerocyathium*, *Chylogala*, *Patellares*, *Pachycladae*; в секциях *Helioscopia*, *Pithyusa*, *Aphyllis*, *Esula* виды с гладкими семенами заметно преобладают, хотя у некоторых семена могут быть ямчатыми, сетчатыми, точечно-бугорчатыми или морщинистыми. В остальных секциях преобладают семена с орнаментированной поверхностью — продольно- или поперечно-бороздчатой, сетчато-ямчатой, морщинистой, мелко- и крупно-бугорчатой и т. д.

У подавляющего большинства видов подрода *Esula* семена имеют присемянник — карункулу, которая различна по форме и размерам, очень редко редуцирована.

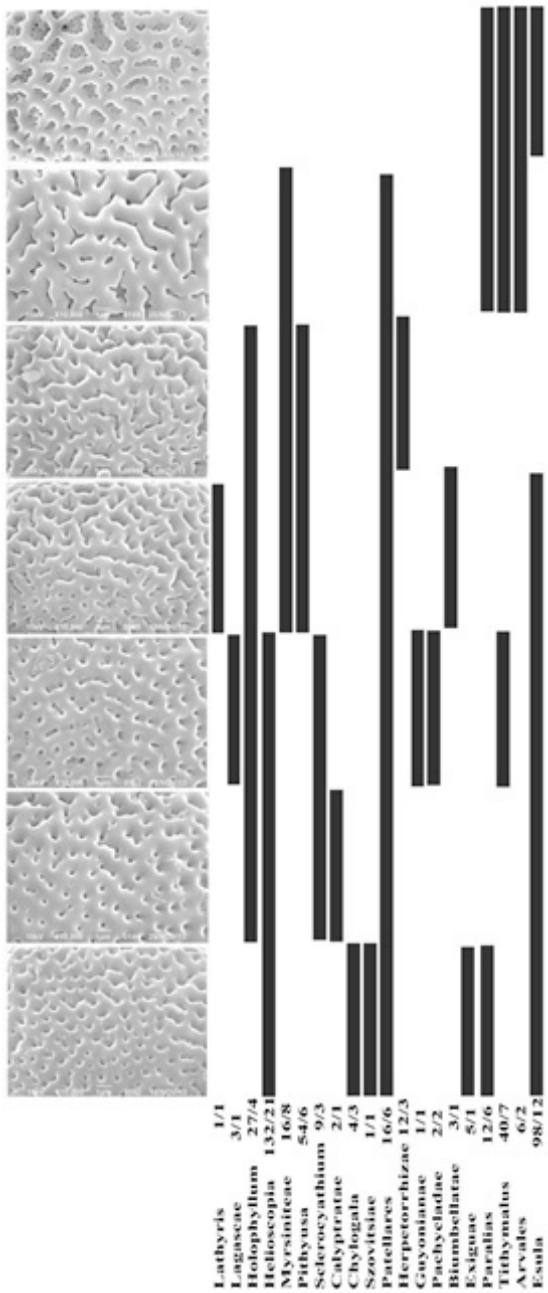


Рис. 3. Изменчивость скульптуры поверхности пыльцевых зерен в сечениях подрода *Esula* рода *Euphorbia*
 Слева — названия секций, число видов (общее и исследованных).

4.3.2. Исследование распространения сферокристаллов в семенах

Поверхность семян у видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* бывает блестящей — черной или коричневой — и матовой, обычно серой. Этот признак довольно устойчив как на видовом, так и на секционном уровне. Предварительное изучение поверхности семян с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) показало, что матовость семян, как правило, связана с выходом на их поверхность особых сферических тел, которые можно охарактеризовать как сферокристаллы, или сфериты (рис. 4). В диссертации подробно рассмотрена история применения этого термина.

Рабочая гипотеза состояла в том, что виды с черными и коричневыми блестящими семенами, относящиеся в основном к секциям *Holophyllum* и *Helioscopia* (образующие одну из клад филогенетического дерева), по-видимому, лишены сферокристаллов, тогда как виды с преимущественно серыми или сероватыми матовыми семенами (составляющие остальную часть филогенетического дерева), их в той или иной мере имеют.

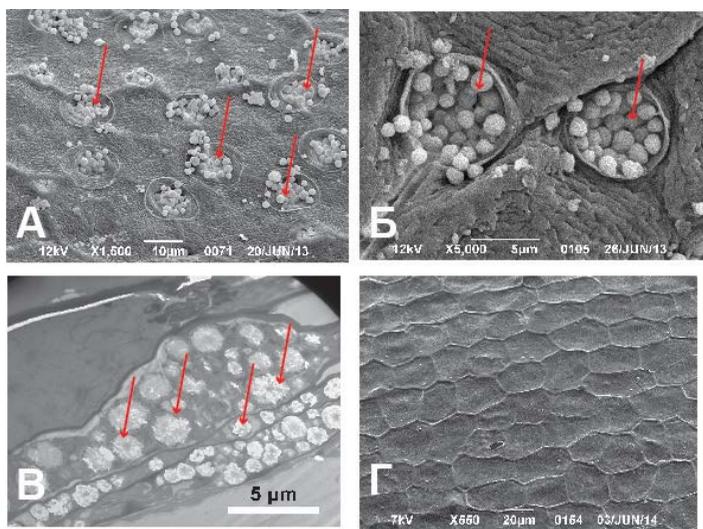


Рис. 4. Сферокристаллы (показаны стрелками) в семенах видов подрода *Esula* рода *Euphorbia*

А (*Euphorbia peplus* L.), Б (*E. szovitsii* Fisch. et C. A. Mey.) — сферокристаллы на поверхности семян, СЭМ; В (*E. paralias*) — сферокристаллы в клетках тесты, ТЭМ; Г (*E. pilosa* L.) — поверхность семян без сферокристаллов

С целью выяснения таксономического и филогенетического значения наличия сферокристаллов предпринято исследование распространения этих структур в семенах видов подрода *Esula* рода *Euphorbia*. Эта работа проведена совместно с Н. А. Медведевой, Г. Е. Титовой и О. В. Яковлевой. Всего изучены семена 76 видов, относящихся ко всем секциям подрода *Esula*. По-

верхность семян у всех видов исследована с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), а у 44 видов изучена локализация сферокристаллов в тесте с применением светового и/или трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ).

Установлено, что у большинства исследованных видов сферокристаллы локализируются в мезотесте, а иногда — в экзо- и мезотесте. На поверхность семян сферокристаллы выходят через «межклетники» или разрывы наружных клеточных стенок экзотесты (рис. 4, А, Б). Обилие сферокристаллов на поверхности семян весьма различно, причем иногда довольно заметно варьирует в пределах вида и даже у различных семян одного и того же растения. Иногда сферокристаллы не выходят на поверхность, но выявляются при анатомических исследованиях.

Сферокристаллы тем или иным способом выявлены у видов из 19 секций и не были обнаружены только у видов секций *Holophyllum* и *Helioscopia* (рис. 2, В). Таким образом, рабочая гипотеза подтвердилась: оказалось, что наличие сферокристаллов в семенной кожуре коррелирует с принадлежностью к двум крупным кладам филогенетического дерева, хотя у видов отдельных секций (*Patellares*, *Esula*) их обилие снижено.

4.6. Морфологические признаки и филогения подрода *Esula* (заключение к главе 4)

Система подрода, построенная на основании молекулярно-филогенетического подхода, позволяет по-иному взглянуть на морфологическую эволюцию его видов. Результаты молекулярно-филогенетического анализа показали большую эволюционную подвижность ряда признаков, считавшихся ранее стабильными и применявшимися в систематике на уровне секций и даже подродов, в первую очередь это относится к жизненным формам. Так, убедительно показана многократность происхождения однолетников в подроде, большую часть которого составляют многолетники (рис. 2, А). Horn et al. (2012), опираясь как на ранее высказанные гипотезы (Dressler, 1957; Webster et al., 1982; Steinmann, Porter, 2012), так и на собственные исследования, отмечали, что первичной жизненной формой в роде *Euphorbia* были несуккулентные древесные растения с очередным листорасположением и с циатиями в терминальных общих соцветиях. С моей точки зрения, первичной жизненной формой в подроде могли быть и травянистые поликарпики, так как они имеются во всех подродах *Euphorbia*, а клада В (подрод *Esula*), где такие формы наиболее обычны, занимает на филогенетическом дереве сестринское положение к остальным кладам.

Целый ряд морфологических признаков оказались вполне согласованными с филогенетическим деревом или, по крайней мере, его отдельными частями. Так, для *E. lathyris* — единственного вида секции *Lathyris*, занимающей базальное положение на филогенетическом дереве, — давно известны отличия по ряду морфологических признаков, в частности, очередному перекрестнопарному листорасположению и плодам с губчатым

перикарпом. Согласно нашим данным, этот вид также заметно отличается размерами пыльцевых зерен и морфологией сферокристаллов.

Разделение большей части видов подрода на 2 основные клады поддерживается рядом морфологических синапоморфий (рис. 3). В нашем исследовании для характеристики этих клад удалось привлечь признак наличия/отсутствия сферокристаллов в тесте семян, который оказался хорошо согласованным с топологией филогенетического дерева.

Наполнение новой молекулярно-филогенетической системы подрода и рода в целом морфологическим содержанием остается актуальной научной задачей.

Глава 5. Система подрода *Esula* рода *Euphorbia*

В главе дана характеристика подрода *Esula*, входящих в него секций и подсекций и ключ для их определения. Для каждого внутривидового таксона приведена подробная синонимика с типификацией всех названий, морфологическое описание, полный перечень входящих видов, краткие сведения об их географическом распространении и местообитаниях, необходимые примечания. В автореферате приведены только принятые названия секций и подсекций и относящиеся к ним виды.

Euphorbia subg. *Esula* Pers.

Sect. 1. *Lathyris* Dumort.: *E. lathyris* L.

Sect. 2. *Lagascae* Lázaro: *E. hyrcana* Grossh., *E. lagascae* Spreng., *E. phymatosperma* Boiss. et Gaill.

Sect. 3. *Holophyllum* (Prokh.) Prokh.: *E. blepharophylla* Ledeb., *E. ebracteolata* Hayata, *E. ferganensis* B. Fedtsch, *E. fischeriana* Steud., *E. griffithii* Hook. f., *E. himalayensis* (Klotzsch) Boiss., *E. isatidifolia* Lam., *E. jacquemontii* Boiss., *E. kansuensis* Prokh., *E. kingdon-wardii* Binojkumar et N. P. Balakr., *E. komaroviana* Prokh., *E. lipskyi* (Prokh.) Prokh., *E. luteoviridis* D. G. Long, *E. megalocarpa* Rech.f., *E. mongolica* (Prokh.) Prokh., *E. monocyathium* (Prokh.) Prokh., *E. rapulum* Kar. et Kir., *E. rosularis* Fed., *E. rupestris* Ledeb., *E. sarawachanica* Regel, *E. sharmae* Battacharyya, *E. sikkimensis* Boiss., *E. stracheyi* Boiss., *E. thomsoniana* Boiss., *E. tianshanica* (Prokh.) Popov, *E. wallichii* Hook. f., *E. yaroslavii* Poljakov.

Sect. 4. *Helioscopia* Dumort. Перечень видов см. с. 25–26.

Sect. 5. *Myrsiniteae* (Boiss.) Lojac. Перечень видов см. с. 27.

Sect. 6. *Pithyusa* (Raf.) Lázaro: *E. acanthodes* Akhani, *E. antilibanotica* Mouterde, *E. barrelieri* Savi, *E. boetica* Boiss., *E. bupleuroides* Desf., *E. cassia* Boiss., *E. chaborasia* Gomb., *E. cheiradenia* Boiss. et Hohen., *E. cuspidata* Bertol., *E. erythradenia* Boiss., *E. erythrodon* Boiss. et Heldr., *E. falcata* L., *E. gaillardotii* Boiss. et Blanche, *E. gedrosiaca* Rech. f., Aellen et Esfand., *E. glareosa* Pall. ex M. Bieb., *E. gypsicola* Rech. f. et Aellen, *E. hercegovina* Beck, *E. humilis* Ledeb., *E. iranshahri* Pahlevani, *E. kernerii* Huter ex A. Kern., *E.*

khorasanica Saeidi et Ghayormand, *E. kopetdaghi* (Prokh.) Prokh., *E. macroclada* Boiss., *E. malleata* Boiss., *E. malurensis* Rech. f., *E. matritensis* Boiss., *E. microsciadia* Boiss., *E. minuta* Loscos et Pardo, *E. nicaeensis* All., *E. niciana* Borbás ex Novák, *E. obovata* Decne., *E. orphanidis* Boiss., *E. panjutinii* Grossh., *E. pannonica* Host, *E. pestalozzae* Boiss., *E. petrophila* C. A. Mey., *E. pisidica* Hub.-Mor. et M. S. Khan, *E. pithyusa* L., *E. plebeia* Boiss., *E. polycaula* Boiss. et Hohen., *E. prolifera* Buch.-Ham. ex D. Don, *E. sahendii* Bornm., *E. sanctae-catarinae* Fayed, *E. saxatilis* Jacq., *E. saxicola* Radcl.-Sm., *E. seguieriana* Neck., *E. smirnovii* Geltman, *E. sogdiana* Popov, *E. spartiformis* Mobayen, *E. stepposa* Zoz ex Prokh., *E. teheranica* Boiss., *E. thessala* (Formánek) Degen et Dörfel., *E. transtagana* Boiss., *E. triflora* Schott, Nyman et Kotschy.

Sect. 7. *Sclerocyathium* (Prokh.) Prokh.: *E. altotibetica* Paulsen, *E. bungei* Boiss., *E. caeladenia* Boiss., *E. grossheimii* (Prokh.) Prokh., *E. kozlovii* Prokh., *E. schugnanica* B. Fedtsch., *E. sclerocyathium* Korovin et Popov, *E. tibetica* Boiss., *E. turkestanica* Regel.

Sect. 8. *Calyptratae* Geltman: *E. calyptrata* Coss. et Durieu, *E. connata* Boiss.

Sect. 9. *Chylogala* (Fourr.) Prokh. Перечень видов см. с. 27.

Sect. 10. *Szovitsiae* Geltman: *E. szovitsii* Fisch. et C. A. Mey.

Sect. 11. *Patellares* (Prokh.) Frajman. Перечень видов см. с. 27.

Sect. 12. *Herpetorrhizae* (Prokh.) Prokh.:

Subsect. 12a. *Aucheriae* Geltman et Pahlevani: *E. aucheri* Boiss., *E. deltobracteata* (Prokh.) Prokh.

Subsect. 12b. *Oppositifoliae* Boiss.: *E. aserbajdzhanica* Bordz., *E. consanguinea* Schrenk, *E. densa* Schrenk, *E. densiuscula* M. Pop., *E. densiusculiformis* (Pazij) Botsch., *E. inderiensis* Less. ex Kar. et Kir., *E. kanaorica* Boiss., *E. sororia* Schrenk, *E. triodonta* (Prokh.) Prokh., *E. turczaninowii* Kar. et Kir.

Sect. 13. *Guyoniana* Molero et Riina: *E. guyoniana* Boiss. et Reut.

Sect. 14. *Pachycladae* (Boiss.) Tutin: *E. dendroides* L., *E. terracina* L.

Sect. 15. *Biumbellatae* Molero et Riina: *E. biumbellata* Poir., *E. briquetii* Emb. et Maire, *E. megalatlantica* Ball.

Sect. 16. *Exiguae* (Geltman) Riina et Molero: *E. dracunculoides* Lam., *E. exigua* L., *E. medicaginea* Boiss., *E. nurae* P. Fraga et Rossello, *E. rimarum* Coss. et Balansa.

Sect. 17. *Aphyllis* Webb et Berthel.:

Subsect. 17a. *Macaronesicae* Molero et Barres: *E. anachoreta* Svent., *E. aphylla* Brouss. ex Willd., *E. atropurpurea* Brouss., *E. berthelotii* Bolle ex Boiss., *E. bourgaeana* J. Gay ex Boiss., *E. bravoana* Svent., *E. lamarckii* Sweet, *E. pedroi* Molero et Rovira, *E. piscatoria* Aiton, *E. regis-jubae* Webb et Berthel., *E. tuckeyana* Steud. ex Webb.

Subsect. 2. *Africanae* Molero et Barres: *E. berotica* N. E. Br., *E. calamiformis* P. R. O. Bally et S. Carter, *E. gossypina* Pax, *E. lateriflora* Schumach., *E. mauritanica*

L., *E. nubica* N. E. Br., *E. orthoclada* Baker, *E. pachyclada* S. Carter, *E. papilionum* S. Carter, *E. schimperii* C. Presl, *E. stolonifera* Marloth, *E. usambarica* Pax.

Sect. 18. *Paralias* Dumort.: *E. azorica* Hochst., *E. celerieri* (Emb.) Emb. ex Vindt, *E. deflexa* Sibth. et Sm., *E. maresii* Knoche, *E. ledebourii* Boiss., *E. mazi-cum* Emb. et Maire, *E. paralias* L., *E. portlandica* L., *E. reuteriana* Boiss., *E. sege-talis* L., *E. taurinensis* All., *E. trichotoma* Kunth.

Sect. 19. *Tithymalus* (Gaertn.) Roep.: *E. austrotexana* M. H. Mayfield, *E. beamanii* M. C. Johnst., *E. brachycera* Engelm., *E. caudiculosa* Boiss., *E. chamaepeplus* Boiss. et Gaill., *E. chamaesula* Boiss., *E. chiribensis* V. W. Steinm. et Felger, *E. commutata* Engelm. ex A. Gray, *E. correllii* M. C. Johnst., *E. creberrima* McVaugh, *E. crenulata* Engelm., *E. cressoides* M. C. Johnst., *E. eggersii* Urb., *E. esuliformis* S. Schauer ex Nees et S. Schauer, *E. furcillata* Kunth, *E. georgiana* M. H. Mayfield, *E. greggii* Engelm. ex Boiss., *E. helleri* Millsp., *E. herniariifolia* Willd., *E. hieroglyphica* Coss. et Durieu ex Boiss., *E. isaurica* M. S. Khan, *E. ivanjohnstonii* M. C. Johnst., *E. longecornu-ta* S. Watson, *E. longicurris* Scheele, *E. lurida* Engelm., *E. mcvaughiana* M. C. Johnst., *E. neilmuelleri* M. C. Johnst., *E. nesomii* M. H. Mayfield, *E. orizabae* Boiss., *E. ouachitana* M. H. Mayfield, *E. peplidion* Engelm., *E. peplus* L., *E. pinkavana* M. C. Johnst., *E. promecocarpa* Davis, *E. punctata* Delile, *E. roe-meriana* Scheele, *E. schizoloba* Engelm., *E. tetrapora* Engelm., *E. tuerckheimii* Urb., *E. yaquiiana* (Cockerell) Tidestr.

Sect. 20. *Arvales* (Geltman) Geltman: *E. arvalis* Boiss. et Heldr., *E. aulaco-sperma* Boiss., *E. franchetii* B. Fedtsch., *E. heptapotamica* Golosk., *E. maddenii* Boiss., *E. sulcata* Lens ex Loisel.

Sect. 21. *Esula* (Pers.) Dumort.: *E. agraria* M. Bieb., *E. albanica* N. E. Br., *E. andrachnoides* Schrenk, *E. androsaemifolia* Willd. ex Schlecht., *E. astrachani-ca* C. A. Mey. ex Trautv., *E. borbonica* Boiss., *E. borealis* Baikov, *E. borodinii* Sambuk, *E. brevicornu* Pax, *E. buhsei* Boiss., *E. buschiana* Grossh., *E. caesia* Kar. et Kir., *E. citrina* S. Carter, *E. crebrifolia* S. Carter, *E. cyparissias* L., *E. cyparis-soides* Pax, *E. cyrtophylla* (Prokh.) Prokh., *E. daghestanica* Geltman, *E. dahurica* Peschkova, *E. daviesii* E. A. Bruce, *E. dubovikiae* Oudejans, *E. emimensis* Baker, *E. epicyparissias* (E. Mey. ex Klotzsch et Garcke) Boiss., *E. ericoides* Lam., *E. erythrina* Link, *E. esula* L., *E. filicina* Port., *E. foliosa* N. E. Br., *E. furcatifolia* M. G. Gilbert, *E. gayi* Salis, *E. genistoides* P. J. Bergius, *E. glauca* G. Forst., *E. glo-merulans* (Prokh.) Prokh., *E. gmelinii* Steud., *E. graminifolia* Vill., *E. gulestanica* Podlech, *E. guntensis* (Prokh.) Prokh., *E. hebecarpa* Boiss., *E. iberica* Boiss., *E. imperfoliata* Vis., *E. irgisensis* Litv., *E. jaxartica* (Prokh.) Krylov, *E. kaleniczenkoi* Czern., *E. kansui* S. L. Liou, *E. kirimjulica* Stepanov, *E. korshinskyi* Geltman, *E. kraussiana* Bernh. ex Krauss, *E. latifolia* C. A. Mey. ex Ledeb., *E. lenensis* Bai-kov, *E. leptocaula* Boiss., *E. lioui* C. Y. Wu et J. S. Ma, *E. lucida* Waldst. et Kit., *E. lunulata* Bunge, *E. mandshurica* Maxim., *E. microcarpa* (Prokh.) Krylov, *E. muraltioides* N. E. Br., *E. nakaii* Hurus., *E. natalensis* Bernh. ex Krauss, *E. nevadensis* Boiss. et Reut., *E. octoradiata* H. Lév. et Vaniot, *E. oidorrhiza* Pojark., *E.*

osyridea Boiss., *E. ovata* (E. Mey. ex Klotzsch et Garcke) Boiss., *E. pamirica* (Prokh.) Prokh., *E. pancicii* Beck, *E. pauciradiata* Blatt., *E. poecilophylla* (Prokh.) Prokh., *E. potaninii* Prokh., *E. pseudagraria* P. A. Smirn., *E. reineckeii* Pax, *E. repetita* Hochst. ex A. Rich., *E. rossica* P. A. Smirn., *E. rothiana* Spreng., *E. rusci-folia* (Boiss.) N. E. Br., *E. salicifolia* Host, *E. sareptana* Becker, *E. saurica* Baikov, *E. schimperiana* Scheele, *E. sclerophylla* Boiss., *E. sendaica* Makino, *E. sewerzowii* (Prokh.) Pavlov, *E. sieboldiana* C. Morren et Decne., *E. subcordata* Ledeb., *E. subtilis* (Prokh.) Prokh., *E. striata* Thunb., *E. talaina* Radcl.-Sm., *E. thyrsoidea* Boiss., *E. tongchuanensis* C. Y. Wu et J. S. Ma, *E. tristis* Besser, *E. tshuiensis* (Prokh.) Serg. ex Krylov, *E. undulata* M. Bieb., *E. uralensis* Fisch. ex Link, *E. valliniana* Belli, *E. variabilis* Ces., *E. virgata* Waldst. et Kit., *E. wellbyi* N. E. Br., *E. whyteana* Baker f., *E. yanjinensis* W. T. Wang.

Глава 6. Обзоры отдельных секций подрода *Esula* рода *Euphorbia*

Глава содержит обзоры 4 секций подрода *Esula* рода *Euphorbia* в полном объеме, насчитывающих 167 видов — 35.7 % видового состава подрода. Для каждой секции приведена краткая история изучения и конспект входящих в нее видов, для трех (кроме секции *Helioscopia*) — ключ для определения видов. Для каждого вида даны принятое название и основная синонимика, типы большинства названий, условия обитания, географическое распространение, необходимые примечания.

В автореферате приводятся только списки видов, отнесенных к каждой секции (в систематическом порядке), а для секции *Helioscopia* — также неформальные внутрисекционные группы, выделенные на основании как молекулярно-филогенетических, так и морфологических данных.

Euphorbia L. sect. *Helioscopia* Dumort.

1. *E. coniosperma* Boiss. et Buhse.

2–5. Группа *E. arguta*: 2. *E. eriophora* Boiss.; 3. *E. fistulosa* M. L. S. Khan; 4. *E. physocaulos* Mouterde; 5. *E. arguta* Banks et Sol.

6–11. Группа *E. helioscopia*: 6. *E. rhabdotosperma* Radcl.-Sm.; 7. *E. helioscopia* L.; 8. *E. oxyodonta* Boiss.; 9. *E. sintenisii* Boiss. ex Freyn; 10. *E. berythea* Boiss. et Blanche; 11. *E. cossoniana* Boiss.

12–21. Группа *E. hirsuta*: 12. *E. carniolica* Jacq.; 13. *E. altaica* Ledeb., 14. *E. pterococca* Brot., 15. *E. cumeifolia* Guss., 16. *E. gaditana* Coss., 17. *E. hirsuta* L., 18. *E. nereidum* Jahand. et Maire, 19. *E. polygalifolia* Boiss. et Reut., 20. *E. uliginosa* Welw. ex Boiss., 21. *E. grisophylla* M. S. Khan.

22–26. Группа *E. apios*: 22. *E. condylocarpa* Bieb., 23. *E. pseudoapios* Maire et Weiller, 24. *E. apios* L., 25. *E. anthula* Lavrent. et Papan., 26. *E. dimorphocaulon* P. H. Davis.

27–32. Группа *E. platyphyllos*: 27. *E. haussknechtii* Boiss., 28. *E. akenocarpa* Guss., 29. *E. microsphaera* Boiss., 30. *E. platyphyllos* L., 31. *E. valerianifolia* Lam., 32. *E. stricta* L.

33–35. Группа *E. spinosa*: 33. *E. spinosa* L., 34. *E. austroanatolica* Hub.-Mor. et M. S. Khan, 35. *E. glabriflora* Vis.

36–43. Группа *E. bivonae*: 36. *E. bivonae* Steud., 37. *E. melitensis* Parl., 38. *E. papillaris* (Boiss.) Raffaelli et Ricceri, 39. *E. gebelica* Brullo, 40. *E. acanthothamnos* Heldr. et Sart. ex Boiss., 41. *E. erinacea* Boiss. et Kotschy, 42. *E. sultan-hassei* Å. Strid et al., 43. *E. hierosolymitana* Boiss.

44. *E. rhytidosperma* Boiss. et Balansa.

45–48. Группа *E. verrucosa*: 45. *E. verrucosa* L., 46. *E. flavicomma* DC., 47. *E. wittmannii* Boiss., 48. *E. pyrenaica* Jordan.

49. *E. squamigera* Loisel., 50. *E. margalidiana* Kuhbier et Lewej.

51–54. Группа *E. paniculata*: 51. *E. paniculata* Desf., 52. *E. clementei* Boiss. 53. *E. corallioides* L., 54. *E. ceratocarpa* Ten.

55–56. Группа *E. mellifera*: 55. *E. mellifera* Aiton, 56. *E. stygiana* H. C. Watson.

57. *E. orientalis* L., 58. *E. oblongata* Griseb., 59. *E. capitulata* Reichenb.

60–63. Группа *E. spathulata*: 60. *E. alta* Norton, 61. *E. spathulata* Lam., 62. *E. texana* Boiss., 63. *E. philippiana* (Klotzsch et Garcke) Boiss.

64. *E. purpurea* (Raf.) Fernald.

65–69. Группа *E. depauperata*: 65. *E. depauperata* Hochst. ex A. Rich., 66. *E. dumalis* S. Carter, 67. *E. ugandensis* Pax et K. Hoffm., 68. *Euphorbia petitiana* A. Rich., 69. *E. sareciana* M. G. Gilbert.

70–78. Группа *E. hyberna*: 70. *E. macrocarpa* Boiss. et Buhse, 71. *E. hyberna* L., 72. *E. insularis* Boiss., 73. *E. canuti* Parl., 74. *E. squamosa* Willd., 75. *E. czerepanovii* Geltman, 76. *E. mazandaranica* Pahlevani, 77. *E. djimilensis* Boiss. 78. *E. scripta* Somm. et Levier.

79. *E. ardonensis* Galushko, 80. *E. schottiana* Boiss., 81. *E. eugeniae* Prokh., 82. *E. alata* Boiss.

83–88. Группа *E. epithymoides*: 83. *E. epithymoides* L., 84. *E. gasparrinii* Boiss., 85. *E. gregersenii* K. Maly ex Beck, 86. *E. fragifera* Jan, 87. *E. montenegroina* (Bald.) K. Maly, 88. *E. serpentini* Novák.

89–91. Группа *E. dulcis*: 89. *E. dulcis* L., 90. *E. duvalii* Lecoq et Lamotte, 91. *E. angulata* Jacq.

92–100. Группа *E. adenochlora*: 92. *E. jolkini* Boiss., 93. *E. adenochlora* C. Morren et Decne., 94. *E. togakusensis* Hayata, 95. *E. micractina* Boiss., 96. *E. heishuiensis* W. T. Wang, 97. *E. pekinensis* Rupr., 98. *E. lucorum* Rupr., 99. *E. fauriei* H. Lévl. et Vaniot, 100. *E. maoershanensis* F. N. Wei et J. S. Ma.

101. *E. hylonoma* Hand.-Mazz., 102. *E. blatteri* Oudejans.

103–108. Группа *E. cashmeriana*: 103. *E. cornigera* Boiss., 104. *E. cashmeriana* Royle, 105. *E. khasyana* Boiss., 106. *E. pseudosikkimensis* (Hurus. et Yu. Tanaka) Radcl.-Sm., 107. *E. edgeworthii* Boiss., 108. *E. transoxana* (Prokh.) Prokh.

109. *E. mucronulata* (Prokh.) Pavlov, 110. *E. kudrjashevii* (Pazij) Prokh.

111–114. Группа *E. buchtormensis*: 111. *E. talastavica* (Prokh.) Prokh., 112. *E. buchtormensis* Ledeb., 113. *E. subamplexicaulis* Kar. et Kir., 114. *E. pachyrhiza* Kar. et Kir.

115–118. Группа *E. pilosa*: 115. *E. pilosa* L., 116. *E. alpina* Ledeb., 117. *E. jennisseiensis* Baikov, 118. *E. macrorrhiza* Ledeb.

119–132. Группа *E. palustris*:

119–122. *E. aggr. soongarica*: 119. *E. soongarica* Boiss., 120. *E. lamprocarpa* (Prokh.) Prokh., 121. *E. aristata* Schmalh., 122. *E. velenovskyi* Bornm.

123. *E. palustris* L., 124. *E. altissima* Boiss.

125–132. *E. aggr. illirica*: 125. *E. carpatica* Wołoszcz., 126. *E. austriaca* A. Kern., 127. *E. sojakii* (Chrtek et Křisa) Dubovik, 128. *E. tauricola* Prokh., 129. *E. procera* M. Bieb., 130. *E. valdevillosocarpa* Arvat et Nyár., 131. *E. illirica* Lam., 132. *E. semivillosa* (Prokh.) Krylov.

***Euphorbia* L. sect. *Myrsiniteae* (Boiss.) Lojac.**

1. *E. aleppica* L., 2. *E. normanii* Schmalh. ex Lipsky, 4. *E. veneris* M. L. S. Khan, 5. *E. oxyphylla* Boiss., 6. *E. monostyla* Prokh., 7. *E. armena* Prokh., 8. *E. marschalliana* Boiss., 9. *E. spinidens* Bornm. ex Prokh., 10. *E. myrsinites* L., 11. *E. anacampseros* Boiss., 12. *E. fontqueriana* Greuter, 13. *E. rechingeri* Greuter, 14. *E. corsica* Req., 15. *E. denticulata* Lam.

***Euphorbia* sect. *Chylogala* (Fourr.) Prokh.**

1. *E. retusa* Forssk., 2. *E. heteradena* Jaub. et Spach, 3. *E. serrata* L., 4. *E. alaica* (Prokh.) Prokh.

***Euphorbia* sect. *Patellares* (Prokh.) Frajman**

1. *E. macroceras* Fisch. et C. A. Mey., 3. *E. semiperfoliata* Viv., 4. *E. helldreichii* Orph. ex Boiss., 5. *E. glaberrima* K. Koch, 6. *E. orjeni* Beck, 7. *E. amygdaloides* L., 8. *E. davisii* M. S. Khan, 9. *E. meuselii* Geltman, 10. *E. erubescens* Boiss., 11. *E. kotschyana* Fenzl, 12. *E. characias* L., 13. *E. wulfenii* Hoppe ex W. D. J. Koch, 14. *E. melapetala* Gasp. ex Guss., 15. *E. thompsonii* Holmboe.

Глава 7. Обзор видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* Восточной Европы и Кавказа

7.1. Краткая история исследований

Охарактеризованы основные работы по систематике и географии рода *Euphorbia* для Восточной Европы (в пределах европейской части бывшего СССР) и Кавказа.

7.2. Систематика отдельных видовых комплексов

7.2.1. *Euphorbia esula*, *E. virgata* и близкие к ним виды

Приведена аргументация в пользу рассмотрения *Euphorbia esula* и *E. virgata* в качестве самостоятельных видов. Среди таксонов, близких к *E. esula*, признаны *E. kaleniczenkoii* и *E. tristis*, к *E. virgata* — *E. uralensis*. Как синоним *E. virgata* рассматривается *E. boissieriana*.

7.2.2. Комплекс *Euphorbia illirica* s. l.

Рассмотрен в полном объеме комплекс видов, близких к *E. illirica* (ранее для этого вида чаще всего применялось название *E. villosa* Waldst. et Kit. ex Willd.). Имеются различные взгляды на число видов в этом комплексе: от одного полиморфного вида (Smith, Tutin, 1964) до 11 (Дубовик и др., 1972; Дубовик, 1976; Дубовик, Клоков, 1977). Мною признано 8 видов, из них для Восточной Европы и Кавказа — 7.

7.2.3. Комплекс *Euphorbia nicaeensis* — *E. glareosa* s. l.

В пределах комплекса признаны: *E. nicaeensis* (Средиземноморье), *E. panonica* (Средняя Европа, Малая Азия, Кавказ), *E. glareosa* (Восточная и Юго-Восточная Европа, Кавказ, Малая Азия), *E. stepposa* (Восточная Европа, Кавказ).

7.3. Система подрода *Esula* рода *Euphorbia* Восточной Европы и Кавказа

В диссертации приведены ключ для определения видов и система подрода *Esula* рода *Euphorbia* для Восточной Европы и Кавказа. Для каждого вида дается синонимика, по возможности — типы принятого названия и синонимов, сведения о местообитаниях, распространение в регионе, общее распространение, необходимые примечания. В автореферате приведен конспект системы.

Sect. 1. *Lathyris* Dumort.: 1. *E. lathyris* L.

Sect. 2. *Lagascae* Lázaro: 2. *E. hircana* Grossh.

Sect. 3. *Helioscopia* Dumort.: 3. *E. coniosperma* Boiss. et Buhse, 4. *E. eriophora* Boiss., 5. *E. rhabdotosperma* Radcl.-Sm., 6. *E. helioscopia* L.: 6a. subsp. *helioscopia*, 6b. subsp. *helioscopioides* (Loscos et Pardo) Nyman, 7. *E. carniolica* Jacq., 8. *E. hirsuta* L., 9. *E. condylocarpa* Bieb., 10. *E. microsphaera* Boiss., 11. *E. platyphyllos* L., 12. *E. stricta* L., 13. *E. hierosolymitana* Boiss., 14. *E. wittmannii* Boiss., 15. *E. orientalis* L., 16. *E. macrocarpa* Boiss. et Buhse, 17. *E. squamosa* Willd., 18. *E. czerepanovii* Geltman, 19. *E. djimilensis* Boiss., 20. *E. scripta* Sommier et Levier, 21. *E. ardonensis* Galushko, 22. *E. eugeniae* Prokh., 23. *E. epithymoides* L., 24. *E. dulcis* L., 25. *E. angulata* Jacq., 26. *E. soongarica* Boiss., 27. *E. aristata* Schmalh., 28. *E. palustris* L., 29. *E. carpatica* Wołoszcz., 30. *E. sojakii* (Chrtek et Křisa) Dubovik, 31. *E. tauricola* Prokh., 32. *E. procera* M. Bieb., 33. *E. valdevillosocarpa* Arvat et Nyár., 34. *E. illirica* Lam., 35. *E. semivillosa* (Prokh.) Kryl.

Sect. 4. *Myrsinitae* (Boiss.) Lojac.: 36. *E. aleppica* L., 37. *E. normannii* Schmalh. ex Lipsky, 38. *E. rigida* M. Bieb., 39. *E. armena* Prokh., 40. *E. marschalliana* Boiss., 41. *E. myrsinites* L.

Sect. 5. *Pithyusa* (Raf.) Lazaro: 42. *E. falcata* L., 43. *E. seguieriana* Necker, 44. *E. macroclada* Boiss., 45. *E. panonica* Host, 46. *E. stepposa* Zoz ex Prokh., 47. *E. glareosa* Pall. ex M. Bieb., 48. *E. xgoldei* Prokh., 49. *E. smirnovii* Geltman, 50. *E. petrophila* C. A. Mey., 51. *E. erythron* Boiss. et Heldr., 52. *E. panjutinii* Grossh.

Sect. 6. *Sclerocyathium* (Prokh.) Prokh.: 53. *E. grossheimii* (Prokh.) Prokh.

Sect. 7. *Chylogala* (Fourr.) Prokh.: 54. *E. heteradena* Jaub. et Spach.

Sect. 8. *Szovitsiae* Geltman: 55. *E. szovitsii* Fisch. et C. A. Mey.

Sect. 9. *Patellares* (Prokh.) Frajman: 56. *E. macroceras* Fisch. et C. A. Mey., 57. *E. oblongifolia* (K. Koch) K. Koch, 58. *E. glaberrima* K. Koch, 59. *E. amygdaloides* L.

Sect. 10. *Herpetorrhizae* (Prokh.) Prokh.: 60. *E. aserbajdzhanica* Bordz.

Sect. 11. *Pachycladae* (Boiss.) Tutin: 61. *E. terracina* L.

Sect. 12. *Exiguae* (Geltman) Riina et Molero: 62. *E. exigua* L.

Sect. 13. *Paralias* Dumort.: 63. *E. paralias* L., 64. *E. taurinensis* All., 65. *E. ledebourii* Boiss.

Sect. 14. *Tithymalus* (Gaertn.) Roep.: 66. *E. peplus* L.

Sect. 15. *Arvales* (Geltman) Geltman: 67. *E. arvalis* Boiss. et Heldr., 68. *E. aulacosperma* Boiss.

Sect. 16. *Esula* (Pers.) Dumort.: 69. *E. iberica* Boiss., 70. *E. dubovikiae* Oudejans, 71. *E. agraria* Bieb., 72. *E. salicifolia* Host, 73. *E. borodinii* Sambuk, 74. *E. lucida* Waldst. et Kit., 75. *E. esula* L., 76. *E. tristis* Bess. ex Bieb., 77. *E. kaleniczenkoi* Czern., 78. *E. korshinskyi* Geltman, 79. *E. virgata* Waldst. et Kit., 80. *E. uralensis* Fisch. ex Link, 81. *E. cyparissias* L., 82. *E. rossica* P. Smirn., 83. *E. pseudagraria* P. Smirn., 84. *E. gmelinii* Steud., 85. *E. caesia* Kar. et Kir., 86. *E. daghestanica* Geltman, 87. *E. sareptana* Becker, 88. *E. subtilis* (Prokh.) Prokh., 89. *E. × zhiguliensis* (Prokh.) Prokh., 90. *E. leptocaula* Boiss., 91. *E. astrachanica* C. A. Mey. ex Trautv., 92. *E. undulata* M. Bieb., 93. *E. buschiana* Grossh.

Всего во флоре Восточной Европы и Кавказе насчитывается 93 вида подрода *Esula* рода *Euphorbia* (20 % видового состава), принадлежащих к 16 секциям из 21. Только на Кавказе встречаются 39 видов из 13 секций, только в Восточной Европе — 27 видов из 2 секций. Как в Восточной Европе, так и на Кавказе распространены 28 видов из 8 секций.

Глава 8. Географический анализ видов подрода *Esula* рода *Euphorbia*

8.1. Задачи и принципы географического анализа таксонов

Рассмотрены задачи и принципы географического анализа таксонов, особое внимание уделено трактовке термина «географический элемент». Мною принят классический подход, берущий начало от работ J. Braun-Blanquet (1919, 1923) и A. Eig (1931), а в недавнее время применительно к флоре Кавказа развитый Н. Н. Портениером (2000а, б), согласно которому «географический элемент того или иного фитохориона — это совокупность видов, составляющих специфичное ядро флоры этого фитохориона, являющихся характерным компонентом специфичных (т. е. определяющих индивидуальность данного фитохориона) формаций растительности». Б. А. Юрцев и Р. В. Камелин (1991) называли такой подход «хориономическим».

Выбор базового фитохориона при географическом анализе зависит от задач исследования. При проведении географического анализа подрода *Esula* в полном объеме в качестве базового принят ранг флористической области, а

при детальном анализе ирано-туранских и средиземноморских видов — флористической провинции. Географические элементы выделены на основании соответствия тем или иным фитохорионам (иногда — нескольким) и затем объединены в группы элементов на основании их соответствия фитохорионам более высокого ранга. В диссертации приведены списки видов, отнесенных к каждому из географических элементов.

8.2. Географический анализ видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* в полном объеме

В анализ включены все виды подрода, кроме *E. lathyris*, первичный ареал которого определить затруднительно. Как базовая схема флористического районирования принята система флористических областей А. Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1996) с изменениями, предложенными главным образом Р. В. Камелиным (2010, 2012).

Всего выделено 29 географических элементов, объединенных в 10 групп. Результаты анализа (табл. 1) показали, что в подрode *Esula* доминируют виды, относящиеся к древнесредиземноморской группе. Наиболее многочисленными оказались виды, принадлежащие к ирано-туранскому и средиземноморскому элементам; вместе они составляют 73.07 % общей численности древнесредиземноморской группы и 40.77 % видового состава подрода. Именно эти виды детально проанализированы ниже. Древнесредиземноморские виды присутствуют во всех 20 секциях, включенных в анализ (рис. 5). Представители 10 секций (*Lagascae*, *Sclerocyathium*, *Calyptratae*, *Chylogala*, *Szovitsiae*, *Herpetorrhizae*, *Guyoniana*, *Pachycladae*, *Biumbellatae*, *Exiguae* — всего 39 видов), принадлежат исключительно к древнесредиземноморской группе, а трех (*Patellares*, *Paralias*, *Arvales*) — за одним или немногими исключениями. Только в секциях *Holophyllum*, *Aphyllis*, *Tithymalus* и *Esula* древнесредиземноморские виды составляют менее 50 %. Ирано-туранские виды присутствуют в 12 секциях, средиземноморские — в 11.

В бореальной группе, второй по численности, доминируют виды, отнесенные к евро-сибирскому элементу. Также имеются виды, распространенные в Новом Свете и отнесенные к атлантическо-североамериканскому и североамериканскому элементам. Третьей по численности является восточноазиатская группа.

Всего к древнесредиземноморской, восточноазиатской и бореальной группам (13 географических элементов) отнесены 383 вида, или 82.19 % видового состава подрода. Очевидно, что Древнесредиземноморское, Бореальное (евразийская часть) и Восточноазиатское флористические подцарства являются основной территорией современного разнообразия подрода *Esula* рода *Euphorbia*.

Остальные группы элементов содержат значительно меньше видов, но их распространение дает много информации, полезной для понимания филогении подрода. Эти вопросы специально рассмотрены в диссертации.

Табл. 1. Распределение видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* по географическим элементам и группам элементов

Группа географических элементов	Число видов в группе	% от общего числа видов	Географический элемент	Число видов	% от общего числа видов	% от числа видов в группе элементов
Бореальная	91	19.54	Западно-палеарктический	2	0.43	2.20
			Евро-сибирский	81	17.38	89.01
			Атлантическо-североамериканский	5	1.08	5.49
			Североамериканский	3	0.64	3.30
Восточноазиатская	40	8.58	Сино-японский	20	4.29	50.00
			Сино-гималайский	20	4.29	50.00
Древнесредиземноморская	260	55.79	Общедревнесредиземноморский	2	0.43	0.77
			Европейско-древнесредиземноморский	8	1.72	3.08
			Макаронезийский	14	3.00	5.39
			Средиземноморский	85	18.24	32.69
			Макаронезийско-средиземноморский	7	1.50	2.70
			Субсредиземноморский	32	6.87	12.31
			Сахаро-аравийский	3	0.86	1.54
			Ирано-туранский	105	22.53	40.38
			Синогималае-ирано-туранский	3	0.65	1.15
Мадреанская	26	5.58	Мадреанский	18	3.86	69.23
			Субмадреанский	8	1.72	30.77
Палеотропическая	23	4.94	Панпалеотропический	1	0.22	4.35
			Судано-замбезийский	22	4.72	95.65
Мадагаскарская	3	0.64	Мадагаскарский	3	0.64	100
Индомалезийская	2	0.43	Индомалезийский	1	0.22	50
			Фиджийский	1	0.22	50
Неотропическая	3	0.64	Карибский	3	0.64	100
Южноафриканская	16	3.43	Карру-намибский	1	0.22	6.25
			Узумбаро-зулулэндский	4	0.86	25.00
			Капский	4	0.86	25.00
			Южноафриканский	7	1.50	43.75
Голантарктическая	2	0.43	Чилийско-патагонский	1	0.22	50
			Новозеландский	1	0.22	50

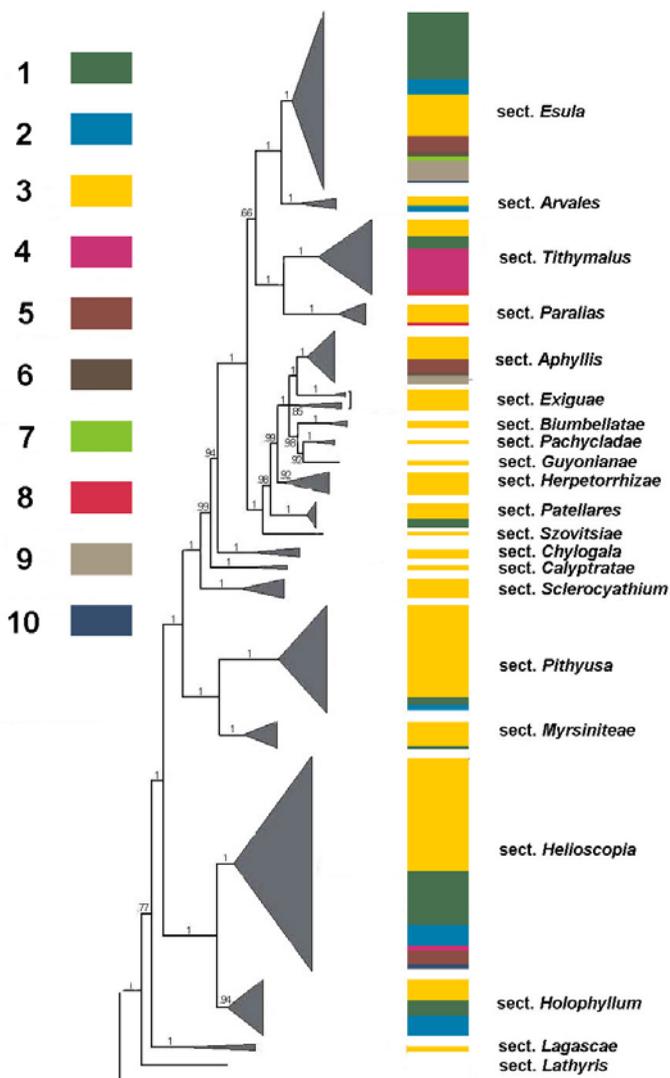


Рис. 5. Распределение групп географических элементов в секциях подрода *Esula* рода *Euphorbia*

Группа элементов: 1 — бореальная, 2 — восточноазиатская, 3 — древнесредиземноморская, 4 — мадреанская, 5 — палеотропическая, 6 — мадагаскарская, 7 — индомалезийская, 8 — неотропическая, 9 — южноафриканская, 10 — голантарктическая.

Цветовая заливка примерно соответствует проценту видов, относящихся к группе элементов. Секция *Lathyris* в анализ не включена.

8.3. Географический анализ ирано-туранских видов

Ирано-туранские элементы преобладают среди видов подрода *Esula* рода *Euphorbia*, поэтому проведен их специальный, более детальный, географический анализ, для которого в качестве базового фитохорона принята флористическая провинция. Примененное для целей этого анализа провинциальное разделение Ирано-Туранской области заметно отличается от такового, приведенного в работах А. Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986). За основу взята схема флористических провинций Срединной Евразии Р. В. Камелина (2010).

Выделены 23 географических элемента, объединенных в 6 групп (табл. 2).

Табл. 2. Распределение ирано-туранских видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* по географическим элементам и группам элементов

Группа географических элементов/ число видов/ % от общего числа	Географический элемент	Число видов	% от общего числа видов	% от числа видов в группе элементов
Западноазиатская / 29/ 27.62	Месопотамский	7	6.67	24.14
	Атропатено-месопотамский	2	1.90	6.90
	Анатолийский	1	0.95	3.45
	Армянский	1	0.95	3.45
	Атропатенский	6	5.71	20.69
	Западноазиатский	11	10.48	37.93
	Горнотуркестано-западноазиатский	1	0.95	3.45
Иранская / 31/ 29.52	Копетдаг-хоросанский	6	5.71	19.35
	Горносреднеазиатско-копетдаг-хоросанский	2	1.90	6.45
	Курдистано-загросский	3	2.86	9.68
	Центральноиранский	6	5.71	19.35
	Кохрудский	2	1.90	6.45
	Пуштуно-белуджистанский	7	6.67	22.58
	Ирано-пуштуно-белуджистанский	5	4.76	16.13
Горнотуркестанская / 24/ 22.86	Горносреднеазиатский	13	12.38	54.17
	Джунгаро-тяньшане-алайский	5	4.76	20.83
	Общегорносреднеазиатский	6	5.71	25.00
Туранская / 15/ 14.29	Туранский	2	1.90	13.33
	Горнотуркестано-туранский	7	6.67	46.67
	Ирано-кашгаро-туранский	3	2.86	20.00
	Субтуранский	3	2.86	20.00
Памиро-тибетско-гобийская / 6/ 5.71	Памиро-тибетский	5	4.76	83.33
	Гобийский	1	0.95	16.67

Результаты географического анализа показали, что среди ирано-туранских представителей подрода заметно доминируют виды, отнесенные к трем группам элементов — западноазиатской, иранской и горнотуркестанской, а видов туранской и памиро-тибетской групп заметно меньше. Хорошо прослеживается снижение разнообразия подрода при продвижении с запада на восток.

8.4. Географический анализ средиземноморских видов

Виды, относящиеся к средиземноморскому элементу, — вторые по численности в подрode *Esula* рода *Euphorbia*. При их детальном географическом анализе за базовый фитохорион принята флористическая провинция. Границы и провинциальное разделение Средиземноморской области для целей данного анализа приняты согласно работам А. Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1996), но Крымско-Новороссийская провинция, следуя Н. Н. Портениеру (2000б), исключена из нее.

Выделено 13 географических элементов, объединенных в 3 группы (табл. 3).

Табл. 3. Распределение средиземноморских видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* по географическим элементам и группам элементов

Группа географических элементов/ число видов/ % от общего числа	Географический элемент	Число видов	% от общего числа видов	% от числа видов в группе элементов
Общесредиземноморская/ 1/ 1.18	Общесредиземноморский	1	1.18	100
Западносредиземноморская/ 50/ 58.82	Западносредиземноморский	8	9.41	16
	Юго-западносредиземноморский	7	8.24	14
	Южносредиземноморский	5	5.88	10
	Иберийский	6	7.06	12
	Иберо-североафриканский	3	3.53	6
	Балеарский	4	4.71	8
	Лигурийско-тирренский	12	14.12	24
	Балеаро-лигурийско-тирренский	1	1.18	2
	Лигурийско-тиррено-североафриканский	2	2.35	4
Восточносредиземноморская/ 34/ 40	Адриатическо-восточно-средиземноморский	4	4.71	11.76
	Восточносредиземноморский	30	35.29	88.24

Большая часть анализируемых видов достаточно ясно разделилась на 2 группы— западсредиземноморскую и восточсредиземноморскую; виды, относящиеся к первой, несколько преобладают. Среди элементов западсредиземноморской группы по численности заметно выделяются виды, относенные к лигурийско-тирренскому элементу, большая часть которых связана с островами Средиземного моря.

Глава 9. Основные черты эволюции представителей подрода *Esula* рода *Euphorbia*

Палеоботанические данные о видах рода *Euphorbia* очень скудны и не позволяют даже косвенно судить ни о времени возникновения рода, ни об основных событиях в его эволюционном развитии. Современные молекулярно-филогенетические методы позволяют осуществить привязку филогенетических деревьев, полученных в результате кладистического анализа последовательностей нуклеотидов, к хорошо датированным ископаемым находкам, что, в свою очередь, дает основания для предположений о возрасте клад филогенетического дерева — происходит их своеобразная калибровка. Недавно J. W. Hohn et al. (2014) осуществили такую калибровку для филогенетического дерева рода *Euphorbia*, построенного на основе 10 маркеров, которая показала, что отделение рода *Euphorbia* от близких клад *Euphorbiaceae* произошло в период 41.0–54.7 млн лет назад, т. е. в эоцене. Отделение же кланды В (соответствующей подроду *Esula*) произошло 33.2–47.7 млн лет назад, в верхнем эоцене — олигоцене. Такая датировка, по моему мнению, в целом согласуется с имеющейся информацией о развитии флоры в третичном периоде и данными по экологии и географии современных видов.

Место возникновения рода *Euphorbia* неизвестно, однако широкое распространение его современных видов в тропиках дает основание, по крайней мере, не отрицать его тропическое происхождение. Становление же линии развития, приведшей к подроду *Esula*, с моей точки зрения, было связано с завоеванием видами рода более высоких широт и формированием флор субтропического и теплоумеренного типа. Зональная дифференциация флоры Северного полушария имела место еще в меловом периоде, а в конце позднего мела уже существовала обширная Бореальная область с господством умеренной флоры из преимущественно мезофильных листопадных деревьев и кустарников. Южнее нее располагалась Древнесредиземноморская (Гетисовая) область позднего мела с субтропическим климатом (Тахтаджян, 1966). Такая же, еще более выраженная зональность имела место и в третичном периоде (Лавренко, 1951; Ахметьев, Запорожец, 2009, и др.).

Географический анализ подрода *Esula* рода *Euphorbia* убедительно показал, что основное разнообразие его современных видов сконцентрировано в Евразии, главным образом — в Древнесредиземноморском флористическом подцарстве, и в меньшей степени — в Бореальном и Восточноазиатском. Есть основания считать, что эволюция подрода в течение длительного времени про-

исходила на этой же территории, во всяком случае, сейчас нет каких-либо фактов, которые давали бы серьезные основания для иных гипотез.

E. lathyris, единственный вид секции *Lathyris*, занимающей базальное положение на филогенетическом дереве, резко отличается от всех других видов подрода по комплексу признаков. По-видимому, он представляет эволюционную линию, очень рано отделившуюся от других клад подрода и сейчас почти полностью вымершую. Сближение его по ITS-маркерам с видами секции *Pithyusa* может быть связано со сравнительно поздней интрогрессивной гибридизацией, которая, однако, существенно не повлияла на его морфологические особенности. Ситуация с видами второй базальной секции — *Lagascae* — по-видимому, иная. По морфологическим признакам они существенно не отличаются от большей части видов подрода. Скорее всего, эта линия долгое время развивалась в рамках основного «ядра» подрода, а затем ее представитель гибридизировал с ныне вымершим видом базальной линии, при этом такая гибридизация существенно не повлияла на морфологические особенности, но «оставила след» в геноме.

Остальные виды отчетливо делятся на 2 крупные клады («суперклады»): одна из них включает секции *Holophyllum* и *Helioscopia*, другая — все остальные. Эти клады, несмотря на значительное разнообразие входящих в них видов, в большинстве случаев удается достаточно уверенно разделить и по морфологическим признакам. Есть основания предполагать, что разделение на эти клады, которые определили 2 важнейшие линии развития в подрode *Esula*, произошло в результате приспособления к различным ботанико-географическим областям, существовавшим в эоцене — олигоцене.

Формирование линии развития, приведшей к секциям *Holophyllum* и *Helioscopia*, было связано с умеренно-теплолюбивой флорой мезофильного типа, которую А. Н. Криштофович (1957) называл тургайской. В составе секции *Helioscopia* в настоящее время имеются виды, связанные с листовными лесами Северного полушария, которые, согласно Криштофовичу, являются дериватами третичных «тургайских» лесов (*E. squamosa*, *E. hyberna*, *E. gregersenii*, *E. purpurea* и др.). Эволюция остальных секций по большей части связана с территорией, названной М. Г. Поповым (1927, 1963) Древним Средиземьем.

В диссертации приведены соображения относительно времени возникновения и эволюции секций подрода *Esula*, особое внимание уделено наиболее крупным по численности видов.

Выделение основных направлений эволюционного развития, соответствующих кладам и секциям, происходило преимущественно на территории Евразии, в основном Древнего Средиземья. Затем имели место миграции в Новый Свет, тропическую и Южную Африку, а также на океанические острова. Такие миграции, особенно на острова, осуществлялись, по всей вероятности, благодаря дальнему переносу диаспор, в первую очередь морскими течениями и перелетными птицами.

Заключение

Основные результаты и выводы проведенного исследования следующие.

1. Подрод *Esula* рода *Euphorbia* насчитывает 467 видов. Его система, разработанная на основе молекулярно-филогенетического подхода, включает 21 секцию, в двух из которых выделяются по 2 подсекции. Две секции описаны как новые для науки, сделана одна новая номенклатурная комбинация в этом ранге.

2. Система, разработанная на основе молекулярно-филогенетического подхода и при требовании монофилии секций, лишь частично совпадает с традиционными системами, в основе которых лежит морфологический подход и возможность выделения парафилетических групп. Из 21 предложенных секций новой системы подрода 3 полностью соответствуют по признакам и объему ранее описанным секциям или подсекциям, 6 — соответствуют ранее принятым внутривидовым таксонам с некоторыми изменениями и дополнениями; объем и отличительные признаки 12 секций существенно отличаются от принятых ранее. Подтверждение молекулярными данными получили, как правило, те подразделения морфологической системы, которые хорошо выделялись по комплексу признаков.

3. Наиболее распространенной и, по-видимому, первичной жизненной формой в подроде *Esula* рода *Euphorbia* являются травянистые поликарпики. Травянистые монокарпики, а также древесные формы возникали в ходе эволюции неоднократно в различных филогенетических линиях подрода. Для секции *Aphyllis* характерно образование суккулентов с «карандашевидными» стеблями — жизненной формы, известной также в других подродах рода *Euphorbia* и в иных таксонах, для которых характерны явления суккулентности. Выделение секций и подсекций по признаку жизненной формы, характерное для морфологического подхода, в целом не оправдало себя при использовании молекулярно-филогенетического метода.

4. Морфология пыльцевых зерен видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* не может быть применена в систематике подрода на уровне секций, хотя отдельные виды возможно идентифицировать по комплексу признаков. Имеющиеся варианты скульптуры поверхности пыльцевых зерен упорядочены в непрерывный ряд, который не коррелирует с системой подрода.

5. Наличие сферокристаллов в семенной кожуре у видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* в целом коррелирует с разделением подрода на 2 крупные клады.

6. Осуществлены монографические обзоры четырех секций подрода *Esula* рода *Euphorbia*: *Helioscopia* (132 вида), *Myrsiniteae* (16 видов), *Chylogala* (4 вида), *Patellares* (15 видов).

7. В результате проведенного регионального обзора видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* для Восточной Европы и Кавказа установлено, что в указан-

ном регионе обитают 93 вида (20 % видового состава подрода), принадлежащих к 16 из 21 секции.

8. Всего в таксономические и региональные обзоры включено 210 видов (45 % видового состава подрода), при этом описаны 3 вида, новых для науки, предложены два новых названия в ранге вида, основанные на внутривидовых названиях, для 108 названий выбраны лектотипы или неотипы. Проанализированы 3 комплекса близких видов, для которых предложены оригинальные решения.

9. Центром современного разнообразия подрода *Esula* рода *Euphorbia* является Древнесредиземноморское флористическое подцарство. К древнесредиземноморской группе географических элементов относится 55.79 % видового состава подрода, а ведущими географическими элементами являются ирано-туранский (22.53 % видового состава) и средиземноморский (18.24 %). Заметно также участие видов, относящиеся к бореальной (19.54 %), меньшую — к восточноазиатской (8.58 %), мадреанской (5.58 %), палеотропической (4.94 %) и южноафриканской (3.43 %) группам элементов.

10. Среди ирано-туранских представителей подрода преобладают виды, относящиеся к иранской и западноазиатской группе географических элементов, также значительно участие горнотуркестанской группы элементов. Среди средиземноморских видов западнесредиземноморская группа элементов несколько более многочисленна, чем восточнесредиземноморская.

11. Обособление подрода *Esula* от остальных клад рода *Euphorbia* было, по-видимому, связано с его продвижением в высокие широты и формированием флор субтропического и теплоумеренного типа и произошло, скорее всего, в среднем — позднем эоцене.

12. В подрode *Esula* рода *Euphorbia* как по молекулярным данным, так и по некоторым морфологическим признакам выделяются 2 филогенетические линии, каждой из которых соответствует ряд секций. Обособление этих линий происходило в эоцене — олигоцене и связано с приспособлением к достаточно резко обособившимся уже в то время ботанико-географическим областям: Бореальной и Древнесредиземноморской.

13. Центром видообразования подрода *Esula* является область Древнего Средиземья (по М. Г. Попову), где происходили основные события в эволюционной истории подрода. В дальнейшем происходили миграции представителей уже сформировавшихся групп родства в Америку, тропическую и Южную Африку и на океанические острова. В ряде случаев, особенно при освоении океанических островов, такие миграции происходили благодаря дальнему переносу диаспор.

Список работ по теме диссертации

Коллективные монографии

1. Флора Восточной Европы. — СПб.: Мир и семья-95, 1996. — Т. 9 / Ю. Е. Алексеев, И. В. Васильев, И. Т. Васильченко, **Д. В. Гельтман** и др. — 456 с.
2. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. — Изд. 10-е, исп. и доп. / Л. В. Аверьянов, К. И. Александрова, Ю. Е. Алексеев..., **Д. В. Гельтман** и др. — М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. — 600 с.
3. Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области / Л. В. Аверьянов, А. Л. Буданцев, **Д. В. Гельтман** и др. — М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. — 799 с.
4. Flora of Russia: the European part and bordering regions. — London, Leiden, New York et al.: Taylor & Francis/Balkema, 2006. — Vol. 9 / Yu. Alexeev, **D. V. Geltman**, A. E. Grabovskaja (Borodina) et al. — 669 p.
5. Конспект флоры Восточной Европы. — М.; СПб.: Т-во науч. изданий КМК, 2012. — Т. 1 / В. В. Бялт, И. В. Васильева, **Д. В. Гельтман** и др. — 630 p.
6. Конспект флоры Кавказа. — СПб.; М.: Т-во науч. изданий КМК, 2012. — Т. 3, ч. 2 / С. В. Бондаренко, В. В. Бялт, И. М. Васильева ..., **Д. В. Гельтман** и др. — 623 с.
7. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. — Изд. 11-е, исп. и доп. / Л. В. Аверьянов, Е. Е. Алексеев, И. А. Бузунова..., **Д. В. Гельтман** и др. — М.: Т-во науч. изданий КМК, 2014. — 635 с.

Статьи в периодических изданиях, рекомендуемых ВАК для публикации результатов диссертаций

Статьи в периодических изданиях, реферируемых
системами «Сеть науки» (Web of Science) и «Скопус» (Scopus)

1. **Geltman D. V.** Taxonomic notes on *Euphorbia esula* (Euphorbiaceae) with special reference to its occurrence in the east part of the Baltic region // Ann. Bot. Fennici. — 1998. — Vol. 35, № 2. — P. 113–117.
2. **Geltman D. V.** Typification of *Euphorbia pilosa* L. (Euphorbiaceae) // Taxon. — 2007. — Vol. 56, № 3. — P. 947–948.
3. **Geltman D. V.**, Berry P. E., Riina R., Peirsson J. Typification and synonymy of the species of *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae) native to the United States and Canada // J. Bot. Res. Inst. Texas. — 2011. — Vol. 5, № 1. — P. 143–151.
4. Pahlevani A., **Geltman D. V.**, Riina R. Taxonomic revision of *Euphorbia* subsect. *Myrsiniteae* in Iran // Ann. Bot. Fennici. — 2011. — Vol. 48, № 6. — P. 483–493.
5. Sennikov A. N., **Geltman D. V.** (2119) Proposal to conserve the name *Euphorbia retusa* Forssk. against *E. retusa* (L.) Forssk. (Euphorbiaceae) // Taxon. — 2013. — Vol. 62, № 1. — P. 178–179.

6. Riina R., Peirson J. A., **Geltman D. V.**, Molero J., Frajman B., Pahlavani A., Barres L., Morawetz J. J., Salmaki Y., Zarre S., Kryukov A., Bruyns P. V., Berry P. E. A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurges, *Euphorbia* subgenus *Esula* (*Euphorbiaceae*) // *Taxon*. — 2013. — Vol. 62, № 2. — P. 316–342.

7. **Geltman D. V.** Revision of *Euphorbia* sect. *Chylogala* (*Euphorbiaceae*) // *Willdenowia*. — 2013. — Vol. 43, № 1. — P. 5–12.

8. **Geltman D. V.** Phytogeographical analysis of *Euphorbia* subgenus *Esula* (*Euphorbiaceae*) // *Polish Bot. J.* — 2015. — Vol. 60, № 2. — P. 147–161.

Статьи в других периодических изданиях из списка ВАК

1. **Гельтман Д. В.** О двух новых для флоры СССР видах рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) // *Ботан. журн.* — 1991. — Т. 76, № 6. — С. 896–899.

2. **Гельтман Д. В.** Систематические заметки о видах подсекции *Esulae* рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) // *Ботан. журн.* — 1996. — Т. 81, № 9. — С. 73–89.

3. **Гельтман Д. В.** Новые данные о распространении видов рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) на Кавказе // *Ботан. журн.* — 1996. — Т. 81, № 11. — С. 100–103.

4. **Гельтман Д. В.** Два новых вида рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) из Дагестана // *Ботан. журн.* — 1997. — Т. 82, № 3. — С. 122–125.

5. **Гельтман Д. В.** Виды подсекции *Conicocarphae* секции *Paralialis* рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) во флоре Средней Азии и Иранского нагорья // *Ботан. журн.* — 2006. — Т. 91, № 7. — С. 1126–1135.

6. Пунина Е. О., **Гельтман Д. В.** Кариология видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) // *Ботан. журн.* — 2007. — Т. 92, № 7. — С. 1078–1081.

7. **Гельтман Д. В.** К систематике комплекса видов из родства *Euphorbia illirica* (*Euphorbiaceae*) // *Ботан. журн.* — 2009. — Т. 94, № 7. — С. 921–937.

8. Крюков А. А., **Гельтман Д. В.**, Мачс Э. М., Родионов А. В. Филогения видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) по результатам сравнительного анализа последовательностей района ITS1-5.8S рДНК-ITS2 // *Ботан. журн.* — 2010. — Т. 95, № 6. — С. 801–819.

9. Букреева Т. В., Шаварда А. Л., Антимонова О. И., Морозкина С. Н., **Гельтман Д. В.** Лупенон, 24-метиленициклоартанол и эллаговая кислота в надземной части *Euphorbia aristata* (*Euphorbiaceae*) // *Растит. ресурсы*. — 2011. — Т. 47, вып. 1. — С. 106–111.

10. Букреева Т. В., Шаварда А. Л., Антимонова О. И., **Гельтман Д. В.** Эллаговая кислота, ее 2,7-диметиловый и минорный 2-метиловый эфиры из корней *Euphorbia lamprocarpa* (*Euphorbiaceae*) // *Растит. ресурсы*. — 2011. — Т. 47, вып. 3. — С. 93–97.

11. **Гельтман Д. В.** Заметки о некоторых азиатских видах рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // *Turczaninowia*. — 2012. — Т. 15, № 3. — С. 5–8.

12. **Geltman D. V.** *Euphorbia edgeworthii* Boiss. (*Euphorbiaceae*), a novelty for the flora of China // *Turczaninowia*. — 2012. — Т. 15, № 4. — Р. 19–21.

13. Лазьков Г. А., **Гельтман Д. В.**, Невераев У. А., Турдуматова Н. К. Новые и редкие для Киргизии виды из Памиро-Алая (Алайский и Туркестанский хребты) // *Ботан. журн.* — 2013. — Т. 98, № 5. — С. 638–644.

14. **Гельтман Д. В.** Молочаи (*Euphorbia* L., *Euphorbiaceae*) Восточной Европы и Кавказа в зеркале новой системы рода // *Turczaninowia*. — 2013. — Т. 16, № 2. — С. 30–40.

Статьи в других периодических и продолжающихся изданиях

1. **Гельтман Д. В.** Заметки о кавказских видах рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) // *Новости систематики высших растений*. — 1991. — Т. 28. — С. 110–116.

2. **Гельтман Д. В.** Заметки о некоторых видах *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) Западной Европы // *Новости систематики высших растений*. — 1998. — Т. 31. — С. 187–197.

3. **Гельтман Д. В.** Типификация названий некоторых таксонов рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) // *Новости систематики высших растений*. — 1998. — Т. 31. — С. 198–202.

4. **Гельтман Д. В.** Род *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) во флоре Крыма, Кавказа и Малой Азии. I. Секция *Peplus* Lázaro // *Новости систематики высших растений*. — 2000. — Т. 32. — С. 96–108.

5. **Гельтман Д. В.** Новый ряд подсекции *Esula* Boiss. рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) // *Новости систематики высших растений*. — 2000. — Т. 32. — С. 108–110.

6. **Гельтман Д. В.** Об объеме секции *Esula* Dumort. рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) и ее подсекциях // *Новости систематики высших растений*. — 2001. — Т. 33. — С. 151–157.

7. **Гельтман Д. В.** Ряды подсекции *Esula* Boiss. рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) // *Новости систематики высших растений*. — 2001. — Т. 33. — С. 157–163.

8. **Гельтман Д. В.** Род *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) во флоре Крыма, Кавказа и Малой Азии. II. Секция *Esula* Dumort. // *Новости систематики высших растений*. — 2002. — Т. 34. — С. 102–124.

9. **Geltman D. V.** A synopsis of the subsection *Patellares* Prokh. (section *Esula* Dumort.) of the genus *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) // *Komarovia*. — 2002. — Vol. 2. — P. 19–27.

10. **Гельтман Д. В.** Новая подсекция секции *Paralias* Dumort. рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // *Новости систематики высших растений*. — 2003. — Т. 35. — С. 133–134.

11. Гельтман Д. В. Обзор подсекции *Myrsiniteae* Boiss. секции *Paralias* Dumort. рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) // Новости систематики высших растений. — 2004. — Т. 36. — С. 159–169.
12. Гельтман Д. В. Род *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) во флоре Крыма, Кавказа и Малой Азии. III. Секция *Paralias* Dumort. // Новости систематики высших растений. — 2005. — Т. 37. — С. 134–151.
13. Гельтман Д. В. Новая подсекция секции *Tulocarpa* (Rafin.) Prokh. рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // Новости систематики высших растений. — 2005. — Т. 37. — С. 152–154.
14. Гельтман Д. В. Лектотипификация некоторых видовых и внутривидовых названий в роде *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // Новости систематики высших растений. — 2006. — Т. 38. — С. 152–154.
15. Гельтман Д. В. Конспект системы подрода *Esula* Pers. рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) внетропической Евразии // Новости систематики высших растений. — 2007. — Т. 39. — С. 224–240.
16. Гельтман Д. В. Конспект секции *Chamaebuxus* Lázaro рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // Новости систематики высших растений. — 2008 (опубл. 2009). — Т. 40. — С. 109–158.
17. Geltman D. V., Till W. The Eurasian steppe species *Euphorbia caesia* Kar. & Kit. (*Euphorbiaceae*) — a new member of the flora of Austria // Ann. Naturhist. Mus. Wien. — Ser. B. — 2009. — Bd 110. — S. 159–168.
18. Гельтман Д. В. Молочай (*Euphorbia* L., *Euphorbiaceae*) бореальной Евразии. I. Секция *Paralias* Dumort. // Новости систематики высших растений. — 2009. — Т. 41. — С. 166–191.
19. Гельтман Д. В. Заметки о некоторых видах рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) Восточной Европы // Новости систематики высших растений. — 2011. — Т. 42. — С. 185–191.
20. Geltman D. V. About three forgotten *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) species names from the Caucasus // Takhtajania. — 2011. — Vol. 1. — P. 120.
21. Гельтман Д. В. Заметки о молочаях (*Euphorbia* L., *Euphorbiaceae*) Средней Азии // Новости систематики высших растений. — 2012. — Т. 43. — С. 91–95.
22. Гельтман Д. В., Шатко В. Г. Находка *Euphorbia hirsuta* L. (*Euphorbiaceae*) в Крыму // Укр. ботан. журн. — 2012. — Т. 69. — № 4. — С. 604–606.
23. Geltman D. V. Typification of some specific and infraspecific names in *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) // Новости систематики высших растений. — 2015. — Т. 46. — С. 126–133.