

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический институт
им. В.Л. Комарова Российской академии наук

На правах рукописи



**Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-
квалификационной работы (диссертации)**

**«РОД *RHAMNUS* L. И БЛИЗКИЕ РОДЫ ВО ФЛОРЕ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ
ТЕРРИТОРИЙ»**

по направлению подготовки
06.06.01 Биологические науки
направленность (профиль)
03.02.01 Ботаника

Аспирант Юдова Дарья Андреевна

Научный руководитель д.б.н., профессор, Леонид Владимирович Аверьянов

27 июля 2023 г.

Санкт-Петербург

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования.

Семейство *Rhamnaceae* Juss. насчитывает 50-55 родов и около 900 видов. Представители семейства произрастают во всех климатических зонах мира, но наибольшее разнообразие приходится на тропики и субтропики всех континентов с преобладанием в материковой Азии. За редким исключением это древесные растения, характеризующиеся значительным разнообразием жизненных форм. Традиционно крушиновые разделяются на пять триб, две из которых представлены на территории России в количестве 20 видов. Сам род *Rhamnus* L. является крупнейшим и включает 100 видов, из которых 15 встречаются на территории России и бывшего СССР.

Вплоть до XX века ботаники не располагали достаточно полным материалом для систематизации семейства и рода. В основном, им были известны европейские и ближневосточные представители рода *Rhamnus*, которые хорошо укладывались в четыре ранее известные секции. Впоследствии, с появлением дополнительного материала из Америки и юго-восточной Азии, вновь описываемые виды помещали в уже установленные группы без критической оценки морфологических отличий в генеративных органах.

Монографический обзор рода *Rhamnus* в полном объеме был написан В.И. Грубовым в 1949 году. Он же занимался обработкой этого семейства для 14 тома «Флоры СССР» опубликованного в том же году и «Конспекта флоры Кавказа» вышедшего в 1962 г. Больше работ на эту тему, тем более с использованием данных молекулярно-филогенетических исследований, в России не проводилось, что подчеркивает актуальность данной темы. Полученные данные имеют особую ценность в практическом отношении, так как представители семейства имеют большое лекарственное значение.

Цели и задачи исследования.

Основная цель данной работы инвентаризация видов рода на территории России и стран бывшего СССР, а также разработка его систематики с использованием как классических, так и современных методов исследования. Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

1. Определить таксономический состав рассматриваемой группы на территории России и стран бывшего СССР, на основе критического изучения гербарного материала в крупнейших гербариях России и других стран.
2. Уточнить номенклатуру всех таксонов, описанных с территории России и

стран бывшего СССР и при необходимости провести их типификацию и выбрать приоритетные названия.

3. Выявить морфологические признаки рода, наиболее важные в диагностическом отношении, и составить ключ для определения всех его видов во флоре России и стран бывшего СССР.

4. Разработать в соответствии с современными данными обновленную систему рода для России и стран бывшего СССР.

5. Провести анализ последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК основных представителей рода, показывающих отличия изучаемых видов.

6. Определить экологические условия произрастания и географическое распространение видов рода *Rhamnus*.

7. На основании имеющихся данных высказать предположения о возможной эволюции и филогении рода.

Научная новизна результатов.

В ходе критического пересмотра видового состава в пределах России и сопредельных территорий в пределах бывшего СССР было установлено, что на этой территории произрастает 15 видов и 2 нотовида рода *Rhamnus*. На основе имеющегося материала разработана система рода в пределах рассматриваемой территории, включающая три секции, четыре подсекции и девять рядов. Составлен ключ для определения видов рода *Rhamnus*, описана одна новая для науки разновидность. Приведены два новых для флоры России таксона. Все названия даны с учетом последних номенклатурных изменений.

Теоретическая и практическая значимость проведенных исследований.

Сведения, полученные в результате данной работы, могут быть полезны при использовании представителей семейства *Rhamnaceae* в качестве декоративных, пищевых и лекарственных растений, при составлении «Флор», «Определителей» и «Красных книг» различных регионов России, а также в учебном процессе для чтения курсов лекций по систематике, морфологии и анатомии растений.

Методология и методы исследования.

Изучены гербарные коллекции по данному роду в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Отдела систематики и географии растений Института

ботаники НАН Армении (ERE). В гербарии БИН РАН было просмотрено около 36500 гербарных листов, в МГУ – около 800 листов, а в Институте ботаники НАН Армении – около 600. Всего около 5000 гербарных образцов.

Для изучения гербарного материала и выявления детальных видовых отличий представителей *Rhamnaceae* был использован стандартный сравнительно-морфологический метод. Образцы изучались с помощью бинокля с камерой AxioCam MR c5 для фотографирования диагностически важных микроморфологических признаков.

Для определения видовой принадлежности представителей семейства были критически использованы ключи, приведенные в имеющихся определителях и монографиях (Флора СССР, 1949; Грубов, 1949; Деревья и кустарники СССР, 1951), а также новейшие статьи по изучаемой теме.

Основным методом исследования был морфолого-географический.

Молекулярно-генетические исследования проводились совместно с Лабораторией биосистематики и цитологии, благодаря которым были получены новейшие данные по ядерным участкам рибосомальной ДНК ITS.

Положения, выносимые на защиту.

1. Род *Rhamnus* на территории России и стран бывшего СССР представлен 15 видами и 2 нотовидами, входящих в три секции, четыре подсекции и девять рядов, подтвержденными новейшими оригинальными исследованиями.

2. Описаны новые для науки разновидности *Rhamnus davurica* var. *microphylla* Iudova и *Frangula alnus* var. *grubovii* Iudova.

3. Таксоны *Rhamnus davurica* var. *microphylla* Iudova, *Frangula alnus* var. *grubovii* Iudova и *Rhamnus* x *pissjakovii* O.A. Ророва являются эндемиками флоры России.

4. Составлен новейший ключ для определения видов рода *Rhamnus* на территории России и стран бывшего СССР.

5. Предложена новая система рода *Rhamnus*, разработанная с привлечением молекулярных данных.

6. Уменьшение листовой пластинки, усложнение соцветия, изменение строения семени, в частности, уменьшение размера семядолей, увеличение эндосперма и развитие спинной или боковой борозды являются основными направлениями морфологической эволюции рода.

Апробация результатов исследования.

Материалы диссертации были представлены на научных семинарах отдела Гербарий высших растений БИН РАН.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения рода *Rhamnus*

1.1. Разработка систематики рода

В данной главе приведены сведения об истории изучения семейства *Rhamnaceae* и, в частности, рода *Rhamnus*. Первые упоминания о представителях данного рода встречаются еще в работах Теофраста и Диоскорида. В дальнейшем многие ученые занимались систематикой *Rhamnus*, разработанные ими системы описаны в тексте главы. Зачастую исследователи объединяли в составе рода представителей других родов семейства *Rhamnaceae*, особенно это касается видов рода *Frangula*. Несмотря на серьезные отличия в строении генеративных органов, этот род часто рассматривали как одну из секций рода *Rhamnus*. Огромный вклад в изучение рассматриваемого семейства внес В.И. Грубов, который в своей монографии (1949) объединил все имеющиеся на тот момент данные в мировом масштабе.

1.2. Кариологические и цитологические исследования

Приведены данные о кариологических и цитологических исследованиях представителей рода *Rhamnus*. Для большинства видов рода *Rhamnus* числа хромосом до сих пор не установлены. Известно число хромосом *R. cathartica* L. — вида с очень широким ареалом (Хромосомные числа цветковых растений, 1969; Числа хромосом цветковых растений флоры СССР, 1990; Index to plant chromosome numbers 1998–2000, 2003; Index to plant chromosome numbers 2001–2003, 2006), *R. davurica* Pall. (Пробатова и др., 1998; Li, 1988) и *Rhamnus erythroxylum* Pall. (Екимова и др., 2010). Все эти виды имеют $2n=24$.

На основе анализа данных, полученных в результате секвенирования геномов, установлено, что многие виды, ранее считавшиеся диплоидными, на самом деле являются древними полиплоидами (Wolfe, 2001; Cui et al., 2006; Першина, 2009).

Глава 2. Материал и методика проведения исследований

Изучены гербарные коллекции по данному роду в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Отдела систематики и географии растений Института ботаники НАН Армении (ERE). В гербарии БИН РАН было просмотрено около 2300 гербарных листов, в МГУ – около 800 листов, а в Институте ботаники НАН Армении – около 600.

Кроме того, сотрудниками Ботанического института в 2018 году во время экспедиций в Армению и Крым был собран материал (20 гербарных листов) для проведения генетических исследований. Данные гербарные образцы хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Для изучения гербарного материала и выявления детальных видовых отличий представителей *Rhamnaceae* был использован классический сравнительно-морфологический метод. Образцы изучались с помощью бинокля с камерой AxioCam MR c5 для фотографирования важных микроморфологических признаков.

Для первоначального определения видовой принадлежности представителей семейства были использованы ключи в определителях и монографиях (Флора СССР, 1949; Грубов, 1949; Деревья и кустарники СССР, 1951), а также новейшие статьи по изучаемой теме.

Основным методом исследования был морфологический и морфолого-географический.

Молекулярно-генетические исследования проводились совместно с Лабораторией биосистематики и цитологии, благодаря которым были получены данные по ядерным участкам рибосомальной ДНК ITS.

Глава 3. Морфолого-анатомическая характеристика рода *Rhamnus* и некоторые вопросы молекулярной филогении

3.1. Морфологическое и анатомическое строение видов рода *Rhamnus*

3.1.1. Жизненная форма

Виды *Rhamnus* — деревья до 10 м высотой или кустарники до 5–6 м высотой. Самый низкий представитель рода - *Rhamnus depressa* Grub., распростертый кустарник до 15 см высотой. Самым высоким представителем рода является *R. davurica* Pall., достигающий в высоту 10 м.

3.1.2. Побег

В данном разделе рассматриваются особенности и характерные черты побегов видов рода *Rhamnus*. Различия в цвете покровных тканей, их текстуре, наличии или отсутствии опушения или колючек являются важным систематическим признаком.

По всей видимости, по анатомическому строению древесины виды рода *Rhamnus* не различаются.

3.1.3. Лист

Листья опадающие, вечнозеленые только у одного из представителей – *R. alaternus* L. Обычно лист несет немногочисленные дуговидные боковые жилки, иногда боковые жилки многочисленные, прямые и параллельные, отходящие под острым углом от главной жилки.

Прилистники мелкие, травянистые, шиловидные, быстро опадающие, редко остающиеся, твердеющие и образующие колючку.

3.1.4. Соцветие и цветок

Соцветия пазушные – в виде пучка, кисти или метелки. Прицветники мелкие, травянистые, шиловидные или чешуевидные, быстро опадающие, редко крупные листовидные и сохраняющиеся.

Растения раздельнополые, редко обоеполые. Цветки преимущественно раздельнополые, но часто с рудиментами тычинок или пестика, 4–, реже 5-членные, правильные. Чашечка колокольчатая или воронковидно-колокольчатая, желтовато-зеленая, с тонкими и плоскими, большей частью отогнутыми или прямыми опадающими долями, внутри с тонким диском. Лепестки прикреплены к краю трубки чашечки между ее долями, мелкие и большей частью узкие, короче тычинок, желтоватые, часто (особенно в пестичных цветках) недоразвиты или совсем отсутствуют. Тычинки с длинными филаментами и овальными двугнездными пыльниками, в пестичных цветках редуцированы, превращены в мелкие стаминодии или совершенно отсутствуют. Завязь верхняя, свободная, округлая, 2–4-гнездная с 2–4 раздельным столбиком с отогнутыми долями, в тычиночных цветках в виде рудимента.

3.1.5. Пыльца

Пыльца с шероховатой скульптурой, имеет 3 апертурные бороздно-орозового типа в экваториальном положении. Очертания пыльцевого зерна с полюса треугольные. Строение пыльцевых зерен у видов рассматриваемого рода очень сходно, поэтому этот признак является малозначимым для систематических целей.

3.1.6. Плод и семя

Плод – ягодовидный, сочный, округлый, при основании с дисковидно разросшейся трубкой чашечки, на тонкой плодоножке, преимущественно с 3, реже с 2 или 4 семенами. Иногда, из-за недоразвития семязачатков, с 1 семенем. Семена слабо между собой сросшиеся, сплюснута эллипсоидальные или яйцевидные, неясно ребристые, реже округло-пирамидальные, раскрывающиеся по внутреннему шву, с плотными деревянистыми

стенками, гладкие, со спинной или боковой, сомкнутой или открытой бороздой, редко без борозды, с толстым слоем эндосперма и тонкими изогнутыми вокруг борозды семядолями.

3.2. Анализ признаков, используемых в систематике рода *Rhamnus*

Признаки видов рода *Rhamnus* существенно различаются по степени пригодности при разграничении таксонов разного ранга. Одни из них с успехом используются для деления секций, подсекций и рядов, в то время как другие чрезвычайно важны при определении видов и разновидностей. Имеется также ряд признаков, которые мы считаем менее значимыми для использования в систематике исследуемого рода. Так, например, пыльца однообразна у всех видов рода и ее морфология мало значима для целей систематики. Как уже упоминалось, анатомия древесины тоже не является достаточно значимым признаком.

Основными признаками для определения видов рода являются жизненная форма растения, форма и жилкование листовой пластинки, наличие или отсутствие колючек на побегах, строение соцветия, характеристики строения плода и семени. Последние два признака являются наиболее существенными.

3.3. Некоторые вопросы молекулярной филогении рода *Rhamnus*

В данной главе приводится обзор молекулярно-генетических исследований семейства *Rhamnaceae*, проведенных зарубежными исследователями, а также приводятся результаты наших исследований.

Филогенетическая система рода, представленная Holmgren и Oxelman (2004), основана на изучении хлоропластных межгенных спейсеров (*trnL* и *trnF*) и ядерных участков рибосомальной ДНК ITS, которые являются наиболее информативными для изучения родства таксонов низкого уровня. В данном исследовании полученные данные анализировались как отдельно по *trnL-F* и ITS, так и в комплексе. В системе, принадлежащей Hauenschild с соавторами (2016), появляются данные о выделении рода *Oreohertzogia* W. Vent на основании тех же хлоропластных межгенных спейсеров и ядерных участков рибосомальной ДНК, однако подобный взгляд на систему рода не нашел подтверждения в исследованиях других авторов (Govaerts et al., 2021).

Дерево, построенное на основе *trnL-F*, показывает выделение клад *Alaternus* и *Frangula* с высоким бутстрап-индексом. Все остальные изученные виды рода *Rhamnus* из секции *Cervispina* также имеют большую поддержку.

Второе построенное дерево, основой которого стала последовательность ITS, также показывает хорошую поддержку клад *Frangula*, *Alaternus* и *Cervispina*. Кроме того, высокий бутстрап-индекс имеет клада *Rhamnus*.

Глава 4. Систематический обзор рода *Rhamnus* России и сопредельных территорий

4.1. Система рода *Rhamnus* во флоре России и сопредельных территорий и ее обоснование

В приведенной нами системе представлены дикорастущие виды, встречающиеся на территории России и сопредельных территорий.

Все аборигенные виды, встречающиеся на исследованной нами территории, входят в состав секций *Alaternus*, *Rhamnus* и *Cervispina*. Секция *Alaternus* представлена одним видом, *Rhamnus* — 3 видами, а *Cervispina* — 13 видами, в том числе 2 нотовидами.

В секции *Rhamnus* мы выделяем 2 ряда: *Grandifoliae* и *Microcarpae*. Секцию *Cervispina* мы делим на 4 подсекции: *Principales*, *Virgatiformes*, *Catharticiformes* и *Petrophilae*. Подсекция *Principales* делится на 2 ряда: *Utiles* и *Catharticae*. Подсекция *Virgatiformes* — на ряды *Japonicae* и *Parvifoliae*, а подсекция *Petrophilae* — на ряды *Erytroxylon* и *Pallasiana*.

Единственный представитель секции *Alaternus* — *R. alaternus* L., представляет собой вечнозеленый неколючий кустарник.

Секция *Rhamnus* объединяет неколючие кустарники с опадающими листьями с перисто-параллельным жилкованием. Для представителя ряда *Grandifoliae* (*R. imeretina* Booth) характерны крупные тонкие темно-зеленые листья. Ряд *Microcarpae* объединяет мелкие скальные кустарники и отличается очень мелкими по размеру плодами и небольшими листьями. В него входят 2 вида — *R. microcarpa* Boiss. и *R. depressa* Grub.

Главная отличительная черта представителей секции *Cervispina* — наличие колючих побегов. Преимущественно это кустарники, иногда небольшие деревья с опадающими листьями с дуговидно изогнутыми жилками. Для определения видов этой секции важным систематическим признаком является строение плода и семени. Подсекция *Principales* включает в себя деревья и крупные кустарники умеренной лесной зоны Восточной Азии. Для них характерно наличие семян с неразвитой кожурой и простой сомкнутой боковой бороздой в тонкой нераскрывающейся оболочке. Ряд *Utiles* включает в себя *R. davurica* Pall.,

R. ussurensis J. Vass. и гибридный вид *R. x pissjakovii* О.А. Попова. Для них характерны плоды с 2 уплощенными семенами. Ряд *Catharticae*, с одним представителем *R. cathartica* L., отличается наличием плодов с 3-4 яйцевидными или сферическими семенами с острым носиком и листовыми пластинками с 3 парами боковых жилок.

Подсекция *Virgatiformes* представлена горными кустарниками Восточной Азии, имеющими плоды с 2 семенами. Семя с боковой бороздой, раскрывающейся в нижнем конце, и растрескивающейся после созревания плода оболочкой. Ряд *Japonicae* объединяет растения с гладкими черными или темно-бурыми семенами с простой сомкнутой бороздой, раскрывающейся в нижнем конце неширокой щелью. В этот ряд входит вид *R. diamantiaca* Nakai – колючий кустарник с шаровидными плодами с яйцевидными семенами с щелью на базальном полюсе. Ряд *Parvifoliae* представлен мелкими колючими ксерофильными кустарниками с коричневыми семенами с глубокой окаймленной бороздой, в оболочке, раскрывающейся широкой щелью. Единственный представитель этого ряда на территории России – *R. parvifolia* Bunge.

Подсекция *Catharticiformes*, к которой относится вид *R. dolichophylla* N. Gontsch., характеризуется наличием плодов с 3–4 семенами, которые обладают открытой окаймленной спинной бороздой и крепкой раскрывающейся оболочкой.

В подсекции *Petrophilae* объединяются колючие ксерофильные кустарники с узкими листьями, несущими 4 пары жилок. Плоды, как правило, с 2–3 семенами, которые имеют открытую окаймленную спинную борозду с придатком в верхнем конце. В ряд *Erythroxylo* входит только один вид – *R. erythroxyllum* Pall. Это колючий кустарник до 2 м высотой с длинными узкими листьями. Ряд *Pallasiana* наиболее многочисленный из всех рассмотренных выше. К нему относятся растения с мелкими листьями различной формы и высыхающими ягодовидными плодами с 2–4 глянцевитыми семенами с раздвоенной в апикальном полюсе бороздой. В ряд входят следующие 6 видов – *R. pallassii* Fisch. et Mey., *R. x spathulifolia* Fisch. et Mey., *R. sintensii* Rech.f., *R. songorica* N. Gontsch., *R. grubovii* I.M. Turner, *R. baldschuaniaca* Grub.

4.2. Ключ для определения видов рода *Rhamnus* России и сопредельных территорий

В данной главе представлен ключ для определения принятых нами видов рода *Rhamnus* на территории России и стран бывшего СССР. Ранее, в главе, посвященной признакам, используемых в систематике рода *Rhamnus*, были перечислены основные диагностические признаки видов, используемые при составлении определительного ключа.

4.3. Таксономический обзор и аннотированный конспект видов рода *Rhamnus* на территории России и стран бывшего СССР.

Аннотированный конспект видов рода *Rhamnus* на территории России и стран бывшего СССР включает следующие данные:

- Принятое название,
- Цитирование региональных флор и наиболее значимых публикаций,
- Информация о типе и месте его хранения,
- Морфологическое описание,
- Сведения о экологии
- Сведения о биологии
- Сведения о распространении
- Примерный охранный статус
- Использование в народном хозяйстве
- Таксономические примечания

Глава 5. Некоторые вопросы эволюции рода *Rhamnus*

Существует огромное количество описаний ископаемых видов, относимых к роду *Rhamnus*, сделанных по найденным отпечаткам вегетативных органов растений (Unger, 1850; Neer, 1859; Lesquereux, 1892; Криштофович, Байковская, 1960 и др.). Определение этих окаменелостей в подавляющем числе случаев вызывает сомнения в их достоверности на что обращают внимание и другие исследователи, исследовавшие систематику данного рода (Грубов, 1949). Дело в том, что представители рода *Rhamnus* обладают очень распространенным типом листа без характерных, бросающихся в глаза признаков.

По этой причине перед тем, как использовать имеющийся палеоботанический материал для построения выводов о филогенетической системе рода, необходимо было для начала выделить основные характерные признаки представителей семейства, в частности, генеративных органов.

Для всех представителей рода *Rhamnus* присущи 5-членные обоеполые цветки с не всегда развитыми лепестками и 3-гнездной завязью. Такой тип цветка является исходным. Любое изменение в цветочной формуле, в том числе редукция частей цветка, является вторичным явлением. Соответственно, первичным можно считать и трехмерное строение плода. Для понимания характера эволюции рода крайне важен анализ строения семени, так как семена представителей родов семейства проявляют широкий полиморфизм в своем строении, даже внутри у секций рода *Rhamnus*. Изначально для семейства *Rhamnaceae* было

характерно плоское семя с крупными плоскими семядолями (Грубов, 1949). Такой тип семени наиболее распространен среди представителей семейства и именно он закрепился у рода *Frangula*. У рода *Rhamnus* в процессе эволюции увеличение запаса питательных веществ происходило за счет образования эндосперма, усиление защитных покровов путем развития специализированных покровов семени, причем окончательное формирование этих признаков продолжалось в момент дивергенции рода по другим признакам. Появление и развитие эндосперма коррелировало с уменьшением размеров семядолей и формированием продольной борозды в семенной кожуре, что, возможно, способствовало развитию зародыша и прорастанию семян.

Необходимо отметить такой важный признак, как строение соцветия, различающегося как у родов семейства, так и у секций рода *Rhamnus*. Исходной формой здесь был пазушный пучок цветков. Все сложные формы соцветий, такие как метельчатое или кистевидное, появились в результате трансформации побегов, несущих в пазухах листьев цветки. Такой вывод можно сделать на основании наличия соцветий промежуточного типа у современных видов, относящихся к разным родам *Rhamnaceae* (Грубов, 1949).

Характеристики листовой пластинки, такие как форма, величина, опушенность, характер жилкования имеют существенное значение для установления секций и рядов внутри рода, а также для понимания их сходства. Для *Rhamnus* первичным типом листа считается крупный эллиптический лист с перисто-параллельным жилкованием. Именно такой тип листа присущ реликтовым видам, ограниченным в распространении рефугиумами древне-третичной флоры. От этого типа листовой пластинки существуют все степени перехода к мелким ксероморфным листьям с небольшим количеством дуговидно изогнутых жилок, которые можно наблюдать у ксерофильных более молодых видов.

В результате исследования становится понятно, что центром возникновения и формирования рода является восточная Азия. Именно там находится центр разнообразия *Rhamnus* s.s. и наиболее древние секции. Оттуда, после обособления от рода *Frangula*, *Rhamnus* дал две ветви распространения на запад. Первая, более древняя, дала три центра видообразования в области древнего Средиземноморья. Вторая, относительно молодая, положила начало наиболее прогрессивной секции *Cervispina*.

Глава 6. Практическое значение видов рода *Rhamnus*

6.1. Декоративное и техническое значение

В XIX веке плоды представителей родов *Rhamnus* и *Frangula* использовались для получения естественных красителей. Плоды практически всех видов *Rhamnus* Европы и

Ближнего Востока использовались в качестве желтой краски. Во второй половине 1890-х огромную популярность приобрела «китайская зелень» или «зеленое китайское индиго» - локао, представлявший из себя сухие, ломкие и скрученные листочки. Кора видов рода *Rhamnus* содержит значительное количество танинов и использовалась в качестве дубителя, а семена видов *Rhamnus* и *Frangula* содержат много жиров, которые во многих странах использовались как технические масла.

Также некоторые виды обоих родов, являющиеся деревьями до 10 м высоты и до 20 см в ДВН, имеют ценную деловую древесину.

Большинство видов *Rhamnus*, характеризуются неприхотливостью и выносливостью, хорошо выдерживают стрижку и формовку, легко размножаются как семенами, так и черенками, а потому представляют собой прекрасный озеленительный материал. Виды, имеющие колючие побеги, подходят для использования в качестве живых изгородей. Кроме того, представители семейства являются медоносами. Однако необходимо отметить тот факт, что некоторые виды являются растениями-хозяевами для корончатой ржавчины в эцидиальной стадии, поражающей овес и наносящей ощутимый вред посевам.

6.2. Лекарственное значение

Представители родов *Rhamnus* и *Frangula* с древности известны как лекарственные растения, повсеместно применявшиеся в народной медицине и принятые научной медициной с начала ее зарождения.

Плоды *Rhamnus* (*fructus rhamni cathartici*, *bacca spinae cervinae*) фигурируют в качестве рвотного и слабительного средства с середины XVI века, а кора *Frangula alnus* Mill. (*cortex frangulae*) – как легкое слабительное широко применялась в европейской медицине вплоть до начала XX века. В 1877 году была введена в медицину так называемая «священная кора» (*Cascara sagrada*) – кора североамериканской крушины *Frangula purshiana* Кооп., более активная в лечебном отношении, которая до сих пор используется в медицине. Плоды *Rhamnus cathartica* L. в виде сиропа, настойки и отвара (*Siropus rhamni cathartici*, *siropus spinae cervinae*), часто применялись в большинстве европейских стран против водянки, подагры и хронических кожных болезней.

В связи с поисками витаминоносных растений, выяснилось, что некоторые виды рода *Rhamnus* содержат в листьях значительное количество витамина С (Гроссгейм, 1945; Фурсаев, 1946).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные результаты и выводы:

1. Род *Rhamnus* на территории России и стран бывшего СССР представлен 15 видами и 2 нотовидами, входящих в три секции, четыре подсекции и девять рядов.

2. Род состоит из трех секций (sect. *Rhamnus*, sect. *Alaternus* и sect. *Cervispina*). Ряды ser. *Grandifoliae* и ser. *Microcarpae* включены в состав типовой секции *Rhamnus*. Описаны новые для науки разновидности (*Frangula alnus* var. *grubovii* Iudova, *Rhamnus davurica* var. *microphylla* Iudova). Три таксона впервые приведены для флоры России (*Rhamnus davurica* var. *microphylla* Iudova, *Frangula alnus* var. *grubovii* Iudova и *Rhamnus* x *pissjakovii* O.A. Popova).

3. Важнейшими при выделении секций является общее строение вегетативных побегов, колючек, размер и форма листа, количество и расположение листовых жилок, наличие прилистников, строение соцветия, характеристики плода (размер, цвет, сочность) и строение семени. Решающее значение на уровне видов имеют признаки зрелых плодов в совокупности с признаками листовой пластинки.

4. Молекулярно-генетические данные по хлоропластным межгенным спейсерам (trnL и trnF) и ядерным участкам рибосомальной ДНК ITS дают четкое деление *Rhamnus* на три группы, соответствующие выделяемым нами секциям: 1) sect. *Rhamnus*, в которую входят неколючие кустарники с опадающими листьями с перисто-параллельным жилкованием, 2) sect. *Alaternus*, объединяющая вечнозеленые неколючие кустарники и 3) sect. *Cervispina*, для которой характерно наличие колючих побегов. Преимущественно это кустарники, иногда небольшие деревья с опадающими листьями с дуговидно изогнутыми жилками. Для определения видов этой секции важным систематическим признаком является строение плода и семени.

5. Наиболее важными признаками для прослеживания эволюции рода являются строение цветка, соцветия, семени и листовой пластинки.

6. Крупнейшим центром видообразования и формирования рода является восточная Азия. Именно оттуда род *Rhamnus* дает две ветви распространения на запад.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Brizicky, G. K. 1964. The genera of *Rhamnaceae* in the Southeastern United States. *J. Arnold Arb.* 45: 439–463.
2. Cui L., Wall P. K., Leebens-Mack J. H. et al., 2006. Widespread duplications throughout the history of flowering plants // *Genome Research*. Vol. 16. P. 738–749.
3. Govaerts, R., Nic Lughadha, E., Black, N., Turner, R. & Paton, A. 2021. The World Checklist of Vascular Plants, a continuously updated resource for exploring global plant diversity.
4. Grubov, V. I. 1949. Monography of *Rhamnus* L. s.l. Pp. 14-425 in: Schischkin, B. K. (ed.). *Flora et Systematica Plantae Vasculares*. Academiae Scientiarum USSR, Leningrad.
5. Hauenschild F., Favre A., Salazar G. A., Muellner-Riehl A. N. Analysis of the cosmopolitan buckthorn genera *Frangula* and *Rhamnus* s.l. supports the description of a new genus, *Ventia* // *Taxon*, 65 (1). 2016. Pp. 65–78.
6. Heer, O. 1859. *Flora Tertiaria Helvetiae III*, 377 pp.
7. Holmgren, K. & Oxelman, B. 2004. Generic limits in *Rhamnus* L. s.l. (*Rhamnaceae*) inferred from nuclear and chloroplast DNA sequence phylogenies. *Taxon* 53: 383–390.
8. Index to plant chromosome numbers 1998–2000, 2003. Ed. P. Goldblatt, D. E. Johnson. *Monograph in Systematic Botany*. Vol. 94. Missouri Botanical Garden Press, 297 p.
9. Index to plant chromosome numbers 2001–2003, 2006. Ed. P. Goldblatt, D. E. Johnson. *Monographs in Systematic Botany*. Vol. 106. Missouri Botanical Garden Press, 242 p.
10. Iudova D. A. 2023. About taxonomic status of *Oreherzogia* W.Vent // *Phytokeys* (in print)
11. Lesquereux, L. 1892. The flora of the Dakota Group. U.S. Geological Survey Monograph, 17. 400.
12. Li S., 1988. Chromosome number report // *International Organization of Plant Biosystematists Newsletter*. Vol. 10. P. 11.
13. Unger, F. 1850. *Genera et species plantarum fossilium* // *Sumptibus Academiae Caesareae Scientiarum*. 627 p.
14. Wolfe K. H. 2001. Yesterday's polyploidization and mystery of diploidization // *Nat. Rev. Genet.* Vol. 2. P. 333–341.

15. Екимова Н. В., Муратова Е. Н., Силкин П. П. Роль полиплоидии в адаптации и расселении степных кустарников в Центральной Азии // Генетика популяций и эволюция. 2010. Т. IX, № 1. С. 15-20.
16. Комаров В. Л. 1950. Избранные сочинения. Т. 5. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Список растений Маньчжурской флористической области. Покрытосеменные (двудольные). Окончание. С. 17–21.
17. Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. 1960. Меловая флора Сахалина. Л., Изд-во АН СССР. 122 с.
18. Першина Л. А. 2009. О роли отдаленной гибридизации и полиплоидии в эволюции растений // Вестник ВОГиС. Т. 13. № 2. С. 336–344.
19. Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. 1998. Числа хромосом сосудистых растений с острова Залива Петра Великого и полуострова Муравьева Амурского (Приморский край) // Ботан. журн. Т. 83. № 5. С. 125–130.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АСПИРАНТОМ ПО ТЕМЕ НКР

1. Юдова Д. А. Семейство *Rhamnaceae* Boiss. // Конспект флоры Кавказа, т. 3 (3) (в печати).
2. Юдова Д. А. 2023. *Rhamnus cathartica* L. // Список растений гербария флоры России и сопредельных государств, издаваемого Ботаническим институтом им. В.Л. Комарова Российской академии наук (в печати).
3. Юдова Д. А. 2023. *Rhamnus microcarpa* Boiss. // Список растений гербария флоры России и сопредельных государств, издаваемого Ботаническим институтом им. В.Л. Комарова Российской академии наук (в печати).
4. Iudova D. A. 2023. Taxonomic revision of *Rhamnaceae* from Caucasus // Phytokeys (in print).
5. Iudova D. A. 2023. About taxonomic status of *Oreherzogia* W.Vent // Phytokeys (in print).