

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОБЗОР
ЖИМОЛОСТЕЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРАЗИИ

В. А. НЕДОЛУЖКО

Ботанический сад ДВНЦ АН СССР, Владивосток

В. Л. Комаров при исследовании дальневосточной флоры большое внимание уделял представителям семейства жимолостевых; он не только внес значительные уточнения в характеристику распространения отдельных видов, но и сделал ряд существенных таксономических изменений. В частности, им описаны новые виды калины *Viburnum arcuatum* Kom. [Комаров, 1901] и диервиллы (вейгелы) *Diervilla suavis* Kom. [Комаров, 1911], на базе разновидности установлен новый вид бузины *Sambucus coreana* (Nakai) Kom. [Комаров, Клобукова-Алисова, 1932]. В роде жимолость предложены новые таксоны: *Lonicera barbinervis* Kom., *L. vesicaria* Kom. и *Lonicera* § *Vesicaria* Kom. [Комаров, 1901].

Описание указанных таксонов, установление их родственных связей и характера распространения имеют важное значение для познания таксономического состава и истории рода *Lonicera*, обзору представителей которого на Северо-Востоке Евразии, включая Сибирь, советский Дальний Восток, север Монголии, Северо-Восточный Китай, Корейский полуостров и Японию (без о-ва Рюкю), посвящена эта работа.

В результате таксономического исследования нами установлено, что на указанной территории дико произрастает 41 вид и подвид этого рода, что составляет около 1/4 видового разнообразия жимолостей мира. Эти таксоны относятся к 3 секциям (из 5) и 13 подсекциям (из 24) в системе рода, разработанной американским дендрологом А. Редером [Rehder, 1903].

К настоящему времени накоплено много данных по жимолостям как Северо-Востока Азии, так и других регионов. Несколько работ посвящено специально жимолостям и А. Редер [Rehder, 1903, 1909a, b, 1911, 1916].

Систематикой рода жимолость занимались Т. Накаи [Na-

kai, 1938], А. И. Пояркова [1958] и Г. Н. Зайцев [1962]. Т. Накаи предложил по существу новую систему рода, не согласующуюся с системой А. Редера [Rehder, 1903]. Система Т. Накаи включала лишь виды жимолости Японии, Корейского полуострова, Тайваня, Курильских островов и Южного Сахалина. Подсекции А. Редера у Т. Накаи по большей части имеют ранг секции; им выделены 8 новых секций и 6 новых подсекций.

Значение обработки А. И. Поярковой [1958] для «Флоры СССР» (т. 23) заключается в том, что в ней рассмотрено около 25% мирового состава жимолостей, а также предложен ряд новых надвидовых таксонов (в частности, новая дальневосточная подсекция *Adenostegiae* Pojark.). В соответствии с учением В. Л. Комарова о виде А. И. Пояркова разделила большую часть подсекций на видовые ряды, которые формально оказались недействительно обнаруженными, так как при них не приводились латинские диагнозы и типы.

Г. Н. Зайцевым [1962] лексотипифицированы секции и более половины подсекций рода. Для диагностики надвидовых таксонов Г. Н. Зайцев [1958a, б, 1962] использовал признаки внешней морфологии семян, что послужило основанием для выделения им новых 2 секций и 3 подсекций в роде жимолость.

За последние 25 лет публиковались описания новых таксонов, предлагались новые номенклатурные комбинации в роде жимолость [Бондаренко, 1961; Ткаченко, 1962; Голоскоков, 1965; Airy-Shaw, 1965; Пояркова, 1966; Huber-Morath, 1971; Browicz, 1974; Бочкарникова, 1975; Kitagawa, 1979; Кунаев, 1980; и др.]. Из работ этого периода следует отметить важные для таксономии жимолостей исследования по сравнительной морфологии [Troll, Weberling, 1966; Fukuoka, 1972, 1974] и книгу Н. В. Рябовой [1980], в которой рассматриваются ботанико-географические особенности и история видов рода жимолость. В настоящее время идет подготовка обработки рода *Lonicera* для 80-томной «Флоры Китайской Народной Республики», в связи с чем уже в значительной степени ревизирован видовой состав жимолостей этой флоры [Hsu, Wang, 1984].

Система рода *Lonicera* А. Редера уже не в полной мере соответствует накопленным за последние 80 лет представлениям о роде жимолость в мировом объеме и нуждается в уточнении. Такая система должна быть по возможности построена на филогенетических принципах, поскольку система А. Редера была естественной.

Для обоснованного суждения о таксономической принадлежности, географическом распространении и истории жимолостей Северо-Востока Евразии попытаемся изложить нашу интерпретацию общей системы рода и предположим ей краткий морфолого-систематический обзор.

**Морфолого-биологические особенности жимолостей
и их значение для филогенетической систематики
рода *Lonicera* L.**

Для построения филогенетической системы любого крупного таксона необходимым условием является определение критериев примитивности и подвижности морфологических признаков [Тахтаджян, 1966].

Анализ филогенетического значения признаков жизненных форм и фенологических ритмов нами уже выполнен [Недолужко, 1982а, б, 1983а, б, 1984а, б]. Он позволил наметить для рода жимолость следующие эволюционные морфолого-биологические ряды.

Основная жизненная форма: ортотропный многоствольный кустарник → ортотропный кустарник (с выраженной главной скелетной осью); ортотропный многоствольный кустарник → плагитропный (или укореняющийся побегами) кустарник; ортотропный многоствольный кустарник → кустарниковая (многоствольная) лиана.

Феноритм: вечнозеленые разновременоцветущие → полулистопадные зимнецветущие → листопадные ранневесеннецветущие → листопадные поздневесенне-раннелетнецветущие.

Из признаков вегетативной сферы жимолостей к наиболее важным для филогенетической систематики мы относим признаки внешней морфологии зимующих почек листопадных видов. При достаточно детальном знакомстве с жимолостями становится очевидным не только большое разнообразие в типах строения их почек, но и наличие определенных групп со сходным строением. Эти группы по большей части соответствуют подсекциям в системе рода А. Редера [Rehder, 1903]. Тип строения почек обычно очень тесно коррелирует с типом устройства цветков, других органов соцветия, а также плодов и семян.

Различия в форме почек уже частично использовали для систематики рода жимолость А. Редер [Rehder, 1903], А. И. Пояркова [1958], Г. Крюсман [Krüssmann, 1962] и др., а впервые для разграничения видов последовательно использовал этот признак Э. Л. Вольф [1899], сопроводив свою работу по жимолостям России хорошими рисунками и краткими диагностическими описаниями почек, а затем использовал признаки почек и в определительных ключах [Вольф, 1908]. Однако значение морфологии почек все еще недооценивается современными систематиками и флористами.

Разнообразие в строении почек листопадных деревьев и кустарников (рис. 1), по-видимому, связано с различным строением их побегов, как развитых, так и зачаточных. Поэтому для разграничения групп и видов жимолости важно использовать признаки почек, и не только в конце вегетации, но

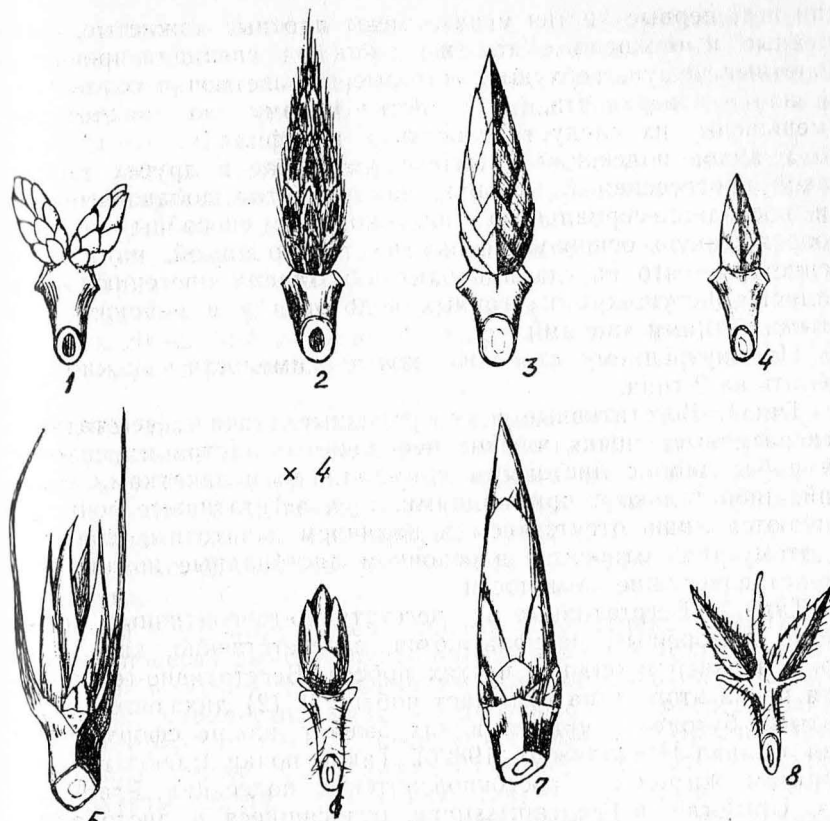


Рис. 1. Почки некоторых видов жимолости Северо-Востока Евразии: 1 — *L. ruprechtiana* Regel, 2 — *L. chrysantha* Turcz. ex Ledeb., 3 — *L. maximowiczii* (Rupr.) Regel, 4 — *L. chamissoi* Bunge ex P. Kir., 5 — *L. tolmatchevii* Pojark., 6 — *L. praeiflorens* Batal., 7 — *L. alpigena* L. subsp. *glehnii* (Fr. Schmidt) Nedoluzhko, 8 — *L. caerulea* L.

и во все другие периоды, так как, в отличие от почек многих листопадных древесных растений, почечные чешуи жимолостей остаются в основании побегов от нескольких месяцев до 2—3 лет (подсекция *Rhodanthae*). После разворачивания почек у части видов чешуи лишь слегка раздвигаются и не разрастаются (подсекции *Tataricae*, *Caeruleae*), а у других более или менее увеличиваются в размерах и остаются прижатыми к побегу (подсекция *Rhodanthae*), отклоняются от него (подсекции *Lonicera*, *Praeflorentes*, *Uniflorae* и др.) или отворачиваются в стороны или назад (подсекции *Alpigenae*, *Distegiae* и др.).

У видов одних подсекций (например, *Tataricae*) имеется четкая дифференциация листьев и почечных чешуй, у видов других подсекций (*Lonicera*, *Rhodanthae*) такой дифференциация

ции нет: первые листья у них имеют плотные кожистые, окрашенные и опушенные так же, как и специализированные почечные чешуи, верхушки, которые в фазе почки оказываются на ее поверхности. Эти листья к тому же значительно уменьшены; их следует относить к катафиллам.

У видов подсекций *Tataricae*, *Caeruleae* и других имеется такой прогрессивный признак, как развитые добавочные почки восходяще-сериального типа, которые способны заменить поврежденную основную почку не только зимой, но и в течение лета, что иногда приводит к позднему цветению экземпляров, растущих близ горных водотоков и в районах с частыми летними ливнями.

По внутреннему строению почек жимолости можно разделить на 2 типа.

Тип 1. Вегетативные и генеративные (точнее, вегетативно-генеративные) почки внешне неотличимы: внутри их находится побег либо с листовыми примордиями и зачатками соцветий, либо только с примордиями, т. е. вегетативные почки отличаются лишь отсутствием и наличием зачаточных соцветий. К этому типу относятся в основном листопадные поздневесенне-летнецветущие жимолости.

Тип 2. Вегетативные и вегетативно-генеративные почки резко диморфные, располагаются, соответственно, как правило, в верхней и нижней частях побега. Вегетативно-генеративная почка этого типа включает побег с 1 (2) дихазиями с развитыми бутонами, причем в них бывает вполне сформированная пыльца [Недолужко, 1982б]. Такие почки имеют главным образом жимолости восточноазиатских подсекций *Praeflorentes*, *Uniflorae* и *Fragrantissimae*, относящиеся к листопадным ранневесеннецветущим видам. Поскольку наблюдается тесная зависимость между строением почек и феноритмом, то по внутреннему строению мы рассматриваем этот тип как несколько более примитивный.

Многообразие почек жимолостей указывает на то, что листопадность у жимолостей явление довольно древнее, по крайней мере доплейстоценовое.

Из признаков стеблей, кроме основной жизненной формы, важное значение для таксономии имеют признаки формы поперечного сечения и строения сердцевинны. Форма поперечного сечения стеблей большинства жимолостей округлая, но у видов подсекции *Alpigenae* s. l. она округло-четырёхгранная, а у видов подсекции *Distegiae* — почти правильно-четырёхгранная. Этот признак следует считать специализированным, однако по другим признакам указанные подсекции довольно примитивны и изолированы от других групп рода, что скорее всего связано с гетеробатмией.

У всех жимолостей секций *Isika* и *Isoxylestem* сердцевина белая, плотная, тогда как у представителей секций *Caprifo-*

lum, *Nintooa* и *Lonicera* она рыхлая, буро-коричневая, а у годовалых побегов в ней образуется осевая полость. По данному признаку типовая секция наиболее близка современным шьющимся жимолостям. Признак рыхлой сердцевинны у жимолостей мы считаем более примитивным.

Листорасположение у всех видов жимолости супротивное (чаще перекрестное). Однако в природе нами найдены экземпляры с отдельными аномальными побегами с мутовчатым расположением листьев (по 3 листа в мутовке): у *L. purpurechtiana* Regel (Приморский край, Хорольский р-н, у с. Новодевца) и у *L. maximowiczii* (Rupr.) Regel (Приморский край, Дальнегорский р-н, 20—25 км к сев.-вост. от пос. Дальнегорск). Возможно, такое листорасположение встречалось у предков рода *Lonicera*.

Форма листовых пластинок у жимолостей довольно однотипная, цельная. По-настоящему лопастные листья встречаются лишь у описанной В. Л. Комаровым маньчжурско-корейской *L. vesicaria*, а также у видов подсекции *Alpigenae* из Центральной Азии *L. heterophylla* Decne и *L. heteroloba* Batal. Лопастность листьев мы относим к специализированным признакам.

Листья всех жимолостей лишены прилистников, однако на мощных побегах замещения видов подсекций *Caeruleae*, *Chlamydocarpi* и *Vesicariae* обычно имеются образования, нередко именуемые «прилистниками» и пригодные для распознавания видов в природе даже в зимнем состоянии. «Прилистники» имеют вид дисков, или манжетов (зимой кожистых), полностью охватывающих узлы снизу, так что образуются закрытые узлы (рис. 2). Эти диски «срастаются» с основаниями черешков, но пластинка всегда отделена от них. Наличие «прилистников» — редкое явление в роде жимолость [Sommer, 1890]. По нашему мнению, образования в узлах указанных жимолостей произошли не вследствие сращения истинных прилистников, а скорее из-за некоторой редукции пронзенных листьев характерных и для многих современных жимолостей секции *Nintooa* и *Caprifolium*, в том числе и восточноазиатских *L. affinis* Hook. et Arn., *L. japonica* Thunb. и *L. hypoglauca* Miq., а также для представителей других родов семейства *Caprifoliaceae* (*Symphoricarpos*, *Triosteum* и др.). Поэтому прилистниковидные образования у кустарниковых жимолостей следует именовать не «прилистниками», а по-видимому, «пронзенными листьями с прерванной пластинкой». Наличие таких листьев, а также сходство схем морфогенеза [Мазуренко, 1972а; Недолужко, 1984а, б] наводит на мысль, что голубые жимолости находятся в более тесном родстве с вьющимися жимолостями, чем другие подсекции секции *Isika*. Вполне возможно, что на территории Севера Евразии в третичное или даже дочетичное время существовали многочис-

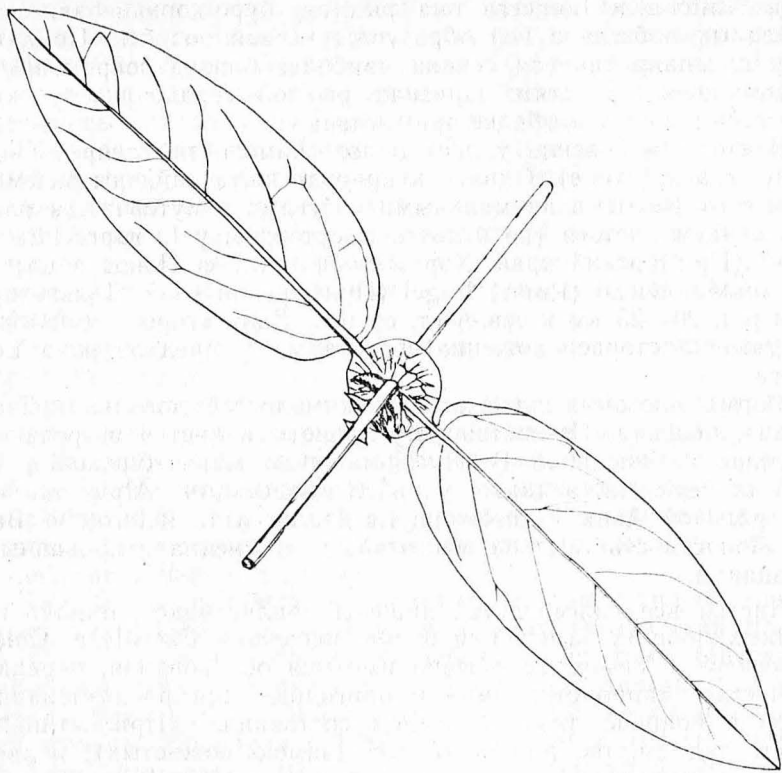


Рис. 2. Узел мощного побега замещения *L. caerulea* L.

ленные виды прямостоячих и вьющихся вечнозеленых жимолостей с пронзенными листьями, а некоторые и с тенденцией к сростанию прицветничков. При переходе к листопадности, связанной с проникновением в горные пояса растительности и на крайний север, из последних возникли предки современных голубых жимолостей. К этой же ветви филогенетического древа относятся, несомненно, и представители подсекций *Chlamydocarpi*, *Vesicariae*.

Для таксономии жимолостей важны и некоторые другие признаки вегетативных органов: консистенция, цвет и характер опушения листьев и побегов, морфология коры, признаки листовых черешков и др., однако эти признаки трудно интерпретировать с эволюционной точки зрения.

Анализ филогенетического значения признаков вегетативной сферы жимолостей позволяет выделить следующие эволюционно-морфологические ряды.

Сердцевина: бурая с полостью→выполненная белая. Почка: открытые→закрытые; однородные мелкие→разных разме-

ров, с разнообразными признаками; мономорфные, с не выделяющимися по размерам верхушечными почками→диморфные→мономорфные, с увеличенными верхушечными почками. Добавочные сериальные почки: неразвитые→развитые. Форма поперечного сечения побега: округлая→четырёхгранная. Листовые пластинки: цельнокрайние→лопастные. Узел: закрытый→полузакрытый (листья пронзенные с прерванной пластинкой)→открытый.

Из признаков генеративной сферы к важнейшим для понимания филогении рода без сомнения относятся признаки общего и частных соцветий. Соцветия жимолостевых очень подробно исследованы В. Троллем и Ф. Веберлингом [Troll, Weberling, 1966]; ими выделены 3 типа соцветий: метельчато-щитковидные с терминальным цветком; метельчато-кистевидные без терминальных цветков; кистевидные соцветия с терминальной меристемой. В роде *Lonicera* встречаются общие соцветия двух последних типов, причем второй тип присущ секции *Caprifolium*, третий — секциям *Isoxylosteum*, *Isika* и *Lonicera*, а секция *Nintooa* имеет переходные между ними типы. По А. П. Хохрякову [1975], эволюция у жимолостей шла от второго типа к третьему, чем подтверждается относительная древность современных лиан.

У представителей секции *Caprifolium* соцветия состоят из 3-цветковых дихазиев. У всех жимолостей других секций соцветия довольно однотипные, кисть у них разбита на пазушные 2-цветковые дихазии, и только у лиан секции *Nintooa* часть дихазиев может быть собрана на безлистной верхушке побега. Таким образом, эволюция в роде шла не только по пути утраты верхушечного цветка в общем соцветии и замены его вегетативной почкой, но и по пути редукции верхушечного цветка в дихазии. Следовательно, по крайней мере в секции *Isika* в качестве признаков соцветия, имеющих эволюционное и диагностическое значения, можно использовать количество цветков в дихазии и расположение дихазиев на побеге (в общем соцветии).

Большинство жимолостей Северо-Востока Евразии имеет 2-цветковые дихазии, но у представителей подсекций *Uniflorae* и *Monanthae* (Nakai) *Nedoluzhko* частичные соцветия («Partialinfloreszenzen», по В. Троллю и Ф. Веберлингу) редуцированы до 1-цветковых — это крайняя степень редукции дихазии жимолостей.

Положение дихазиев на вегетативно-генеративном побеге не всегда одинаково и в большой степени зависит от времени закладки зачаточных соцветий в почках, т. е. от феноритма. Так, *L. chamissoi* Bunge ex P. Kir и *L. maximowiczii* s. l., несомненно, филогенетически близки, но имеют разное географическое распространение и связанные с ним разные по длительности и характеру периоды вегетации, а следовательно, и

разное время закладки генеративных органов, влияющее на расположение дихазиев на побеге. Как уже отмечалось, по строению вегетативно-генеративных почек в секции Isika резко выделяются подсекции Praeflorentes и Uniflorae. На рис. 3 приведено внутреннее строение зимующих почек представителя этой группы *L. praeflorens* Batal. в сравнении со строением почек у *L. chrysantha* Turcz. ex Ledeb.—ординарным для остальных подсекций в секциях Lonicera и Isika. Жимолости указанных 2 типов имеют не только разное строение почек, но и разное время закладки генеративных органов: у жимолости раннецветущей, по нашим данным [Недолужко, 1982б], бутоны со сформированной пыльцой закладываются с осени. С этим связано и расположение соцветий у жимолостей — либо в пазухах почечных чешуй, либо в пазухах листьев. В общем, положение дихазиев на побеге и строение их у представителей подсекций Uniflorae и Monanthae является исключительным в роде и рассматривается нами как крайняя степень эволюционной продвинутойности общего соцветия (рис. 4).

У представителей секции Lonicera строение и положение дихазиев такое же, как у большинства представителей секции Isika. Встречающиеся иногда у представителей типовой секции 3-цветковые или обычные дихазии на верхушке побега [Зайцев, 1962; Troll, Weberling, 1966; Хохряков, 1975] показывают связь секции Lonicera с более древними типами, имевшими метельчатые соцветия с терминальными цветками.

Двухцветковый дихазий жимолости состоит из общего цветоноса, 2 прицветников на его верхушке и 2 цветков с совершенно редуцированными цветоножками, каждый из которых сидит в общей пазухе прицветничков (рис. 5). В качестве диагностических можно использовать следующие признаки цветоносов: длину, форму поперечного сечения, положение в пространстве, изогнутость, опушение. Из видов жимолости Северо-Востока Евразии по длине цветоноса заметно выделяется *L. maackii* (Rupr.) Herd. с очень короткими цветоносами, однако у многих других видов данный признак варьирует в значительной мере, а в пределах *L. chrysantha* s. l. изменчивость по этому признаку послужила главным поводом для описания вида *L. longipes* (Maxim.) Rojark. и разновидности *L. chrysantha* var. *crassipes* Nakai. По поперечному сечению выделяется группа с 4-гранными цветоносами (подсекции Distegiae, Alpigenae и Rhodanthae). Этот признак обычно коррелирует с формой поперечного сечения стебля. Возможно использовать для таксономии и признаки положения в пространстве и изогнутости цветоносов. Опушение цветоносов по его степени и строению волосков аналогично опушению черешков и остается довольно стабильным в течение вегетационного периода. Характеристика опушения цветоносов может использоваться как вспомогательный диагностический признак.

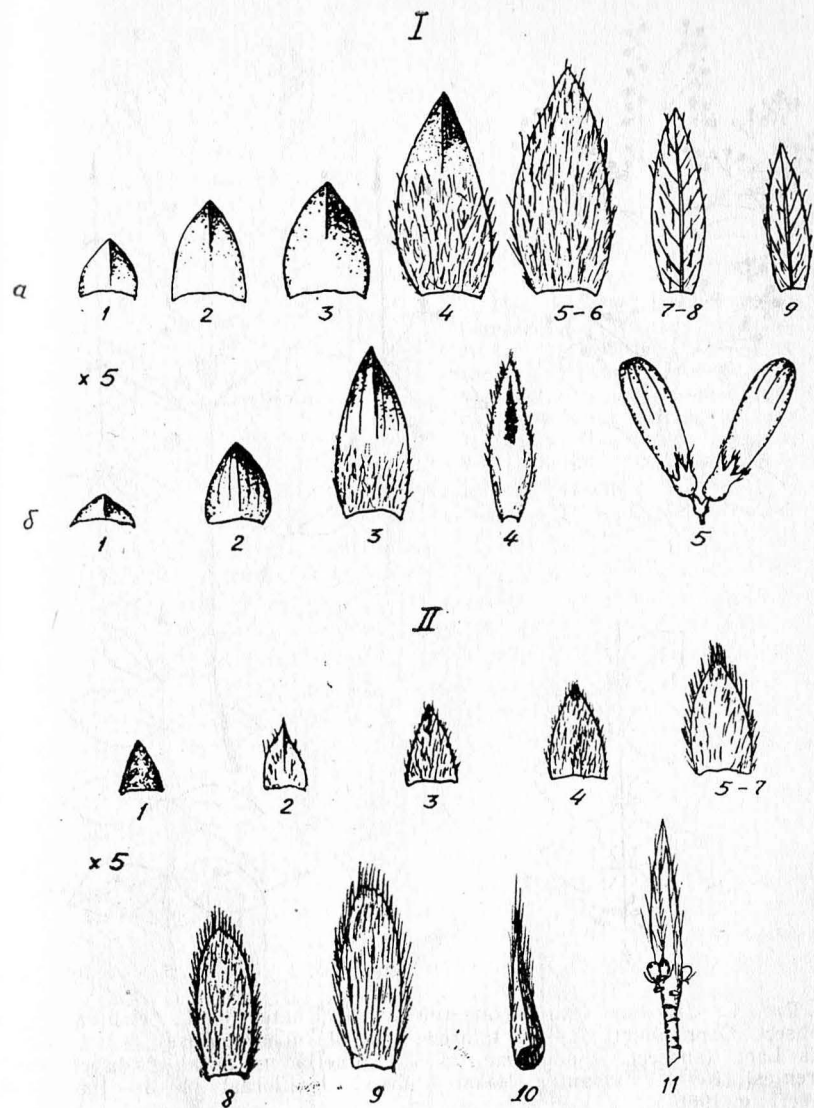


Рис. 3. Строение зимующих почек жимолостей. I—*L. praeflorens* Batal. а—вегетативная почка: 1—4—наружные чешуи, 5—6—внутренние чешуи, 7—9—зачаточные листья; б—вегетативно-генеративная почка: 1—3—наружные чешуи, 4—прицветник, 5—зачаточный дихазий. II—вегетативно-генеративная почка *L. chrysantha* Turcz. ex Ledeb.: 1—7—наружные чешуи, 8, 9—внутренние чешуи, 10—зачаточный лист, 11—зачаточный вегетативно-генеративный побег с дихазиями и листовыми придатками

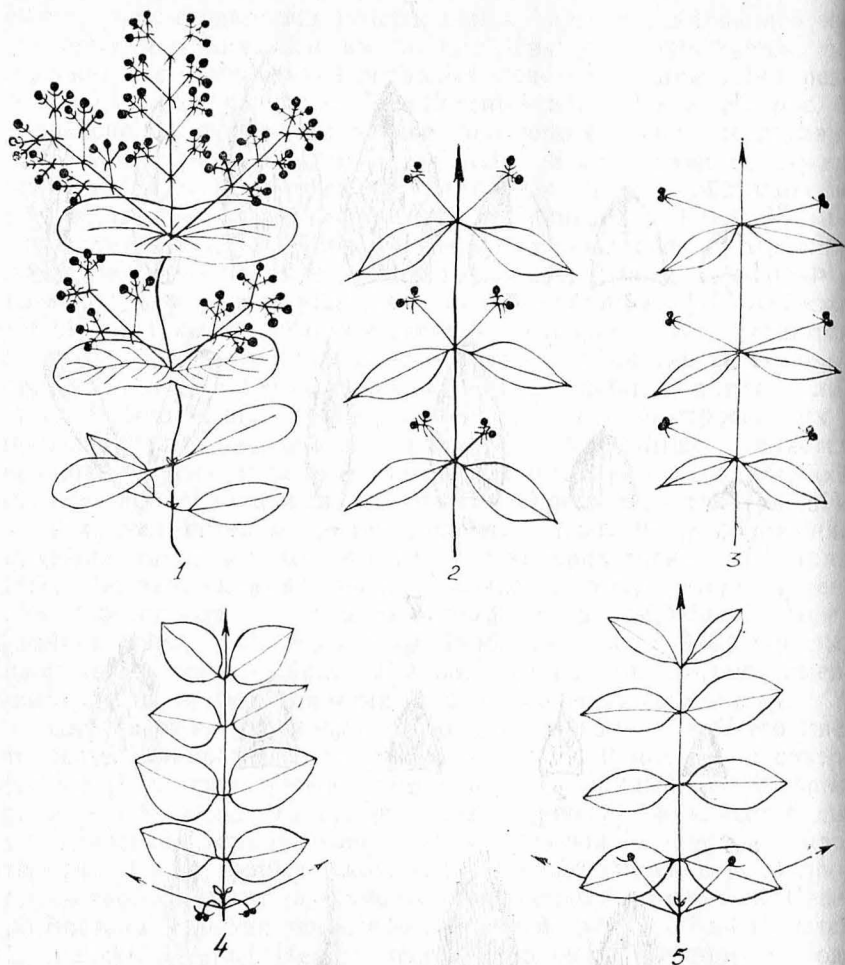


Рис. 4. Строение общих соцветий у жимолостей: 1—*L. etrusca* Santi (subsect. *Caprifolium*), 2—*L. tatarica* L. (subsect. *Tataricae*), 3—*L. orientalis* Lam. (subsect. *Rhodanthae*), 4—*L. praeflorens* Batal. (subsect. *Praeflorentes*), 5—*L. monantha* Nakai (subsect. *Uniflorae*) (1—3— [по: Troll, Weberling, 1966])

У видов секции *Lonicera* строение прицветников и прицветничков довольно однообразно; и те и другие обычно представляют собой небольшие, свободные, узкие листообразные органы. В то же время в секции *Isika*, в том числе у дальневосточных представителей, наблюдается высокая специализация этих органов. Так, у *L. tolmachevii* Rojark. листовидные прицветники, оставаясь свободными, образуют общую чашу, охватывающую соцветие, а прицветнички сильно или полно-

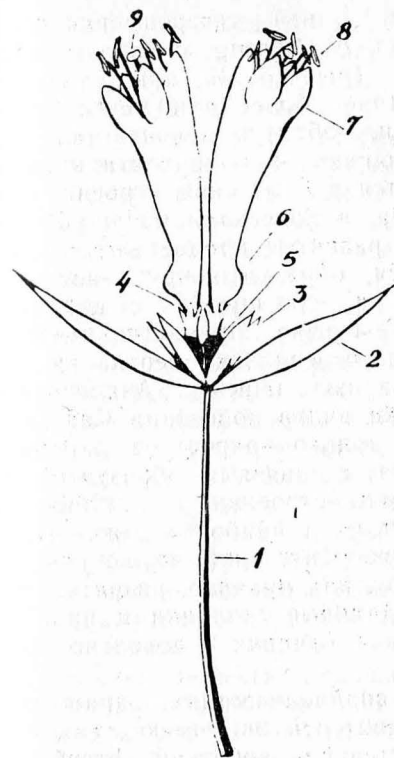


Рис. 5. Обобщенная схема 2-цветкового дихазия жимолостей: 1—цветонос, 2—прицветник, 3—прицветничек, 4—чашечка, 5—завязь, 6—трубка венчика с нектарниковым горбиком, 7—отгиб венчика, 8—пыльник тычинки, 9—рыльце пестика

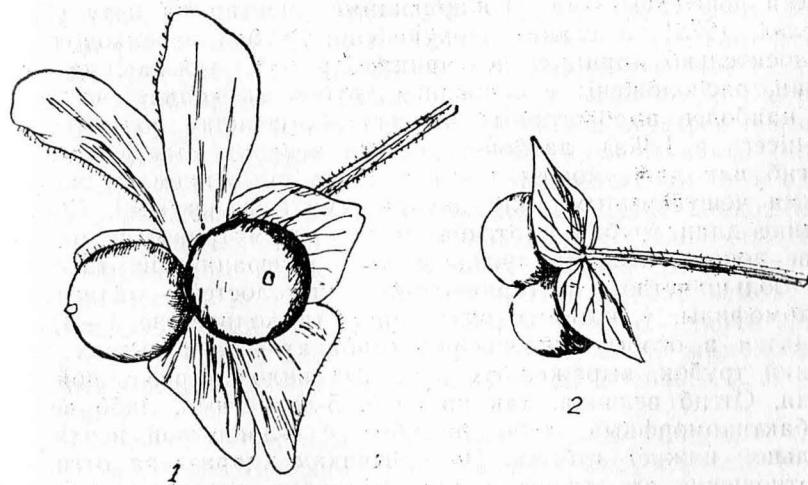


Рис. 6. Дихазии жимолостей подсекции *Distegia*: 1.—*L. involucrata* (Richards.) Banks ex Spreng, 2—*L. tolmachevii* Rojark.

стью редуцированы. У близкой к ней североамериканской *L. involucrata* (Richards.) Banks. ex Spreng. сильно развиты и прицветники и прицветнички (рис. 6). У представителей подсекций *Alpigenae* и *Rhodanthae* более или менее значительно срastaются прицветнички, образуя цельную или 2—4-лопастную обертку, охватывающую нижние части завязей. У ряда видов секции наблюдаются и иные типы строения рассматриваемых органов, например, в подсекции *Chlamydosagridiazii* несут в разной степени развитые прицветники, а прицветнички полностью срastaются, образуя вокруг завязей и ягод пузыревидную обертку, не сросшуюся с цветками. У представителей подсекции *Vesicariae* прицветники всегда очень крупные, листовидные, а пузыревидная обертка из прицветничков прирастает к основанию чашечек. Аналогичным образом срastaются прицветнички видов подсекции *Caeruleae*, однако у них такая обертка не только прирастает к чашечкам, но и сильно срастается снизу с завязями, образуя общий мясистый псевдокарпий. Признаки строения прицветничков и прицветничков в целом мы относим к наиболее важным для диагностики, связанным с приспособительной эволюцией.

Цветки в роде *Lonicera* имеют, как правило, развитые венчики, малоразвитые чашечки, длинные столбики и прикрепленные изнутри к стенкам венчика тычинки с довольно крупными пыльниками.

Венчики у всех жимолостей спайнолепестные, окрашенные или белые. У выющихся представителей они имеют, как правило, длинную трубку и сравнительно короткий отгиб, что служит приспособлением к орнитофилии или опылению крупными чешуекрылыми, собирающими нектар на лету [Гринфельд, 1978]. В секции *Isoxylosteum* трубки венчиков также относительно длинные, нектарники у них так же, как и у лиан, расположены у основания трубок (в количестве 3—5). В наиболее высокогорных и северных секциях рода (секции *Lonicera* и *Isika*), наоборот, трубка венчика едва превышает отгиб или даже короче его в связи с опылением их некрупными чешуекрылыми или двукрылыми насекомыми. Соотношение длин трубки и отгиба может рассматриваться в качестве дополнительного признака для разграничения таксонов.

Большинство кустарниковых жимолостей — облигатные энтомофилы, у которых нектарники (в количестве 1—3) находятся в особых медоносных горбиках — во вздутых оснований трубок, выраженных у разных видов в различной степени. Отгиб венчика, как правило, 5-лопастный, либо венчик субактиноморфный, либо двугубый с 4-лопастной верхней и цельной нижней губами. По признакам характера отгиба и соотношения его длины с длиной трубки кустарниковые жимолости можно разбить на 2 группы. В первую входят виды с торчащими в сторону от листьев и осей побегов или с пони-

жающими цветоносами и субактиноморфными венчиками. Опыляются они легкими насекомыми, использующими в качестве опоры все органы цветка, или бабочками, берущими взлеток на лету (*L. caerulea* s. l., *L. tolmatchevii*, *L. praeflorens*, *L. monantha* и др.). Во вторую группу мы относим виды с цветоносами, ориентированными вдоль главных жилок листьев и с явно двугубыми венчиками. Нижняя губа у них опирается на лист и служит мостиком-опорой для тяжелых и малолетающих насекомых: это *L. xylosteum* L., *L. chrysantha*, *L. tatarica*, *L. ruprechtiana*, *L. maackii*, *L. maximowiczii* s. l., *L. alpigena*, *L. subsp. glehnii* (Fr. Schmidt) Nedoluzhko, *L. chamissoi* и др. Двугубые венчики имеются также и у многих лиан из секций *Nintooa* и *Caprifolium*, опыляющихся крупными бабочками. Двугубость здесь можно объяснить приспособительной эволюцией, обеспечивающей бабочке свободу движений крыльями в плоскости разреза зева, необходимую для зависания ее в воздухе в позиции сбора нектара [Недолужко, 1984б]. Таким образом, с мнением Ал. А. Федорова [1951] о прогрессивном характере двугубости цветков у жимолостей можно согласиться лишь отчасти, так как форма отгиба несомненно является специализацией к конкретному составу опылителей, и разные типы отгиба встречаются во всех секциях рода.

Признаки чашечек использовать как диагностические затруднительно. Наиболее крупные чашечки имеют виды ряда *Maackianae* секции *Tataricae*, однако даже у них чашечки не превышают 3 мм длины.

Плод жимолостей — нижняя, чаще 2—3-гнездная ягода [Артюшенко, 1951; Fukuoka, 1972]. Плоды могут быть свободными (подсекции *Lonicera*, *Melanospermae*, *Tataricae*, *Americanae*, *Distegiae*, *Pararhodanthae*, *Praeflorentes*), могут срastаться в синкарпии боковыми стенками (подсекции *Purpurascens*, *Alpigenae*, *Rhodanthae* и др.) или срastаться в псевдокарпии вместе с оберткой из мясистых прицветничков (подсекция *Caeruleae*), а могут быть, как отмечалось выше, и одиночными (подсекции *Uniflorae*, *Monanthae*). Цвет плодов может быть красным или оранжево-красным (большинство видов), черно-синим (*L. caerulea*) или черным (*L. nigra* L., *L. tolmatchevii* и др.). Для представителей средиземноморско-центральноазиатской подсекции *Melanospermae* характерны плоды белого цвета, однако на Дальнем Востоке жимолостей с такими плодами, вопреки указанию А. Д. Воейкова [Зайцев, 1969], нет.

Все перечисленные признаки плодов имеют большое значение и в диагностическом и в эволюционном смысле. Роль цвета плодов в качестве приспособительного признака не совсем ясна [Рябова, 1980]; родственные виды нередко имеют ягоды разного цвета. Срastание же ягод в синкарпии и псев-

докарпии мы склонны считать прогрессивным явлением; без сомнения, оно имеет важное биологическое значение, так как улучшает защиту семезачатков от механических повреждений, холода и иссушения. Развитость кутикулярного слоя у ряда представителей секции *Isika* также нельзя назвать случайной. Следовательно, виды секции *Isika* по признакам плодов являются наиболее эволюционно продвинутыми в сравнении с другими жимолостями.

На важность использования признаков семян для целей филогенетической систематики рода обратил внимание Г. Н. Зайцев [1958а, 1958б, 1962], использовавший признаки формы, блеска и макроструктуры поверхности семян. Сравнительно-морфологический обзор семян позволил ему внести ряд изменений в систему рода, а также сделать очень интересные филогенетические предположения. Так, близость видов подсекции *Alpigenae* по морфологии семян к лианам секции *Nintooa* указывает на относительную древность видов подсекции. Для идентификации жимолостей признаки морфологии семян могут использоваться как вспомогательные, однако лианы и представители подсекции *Alpigenae* s. l., имеющие самые крупные семена, по этому признаку различаются хорошо. На наш взгляд, эволюция в роде шла по пути увеличения числа семян в ягоде и соответственного уменьшения их размера.

Анализ филогенетического значения признаков генеративной сферы жимолостей позволяет составить следующие эволюционно-морфологические ряды.

Общее соцветие: метельчато-кистевидное с терминальным цветком → кистевидное с терминальной меристемой. Частное соцветие: 3-цветковый дихазий → 2-цветковый дихазий → 1-цветковое соцветие (редуцированный дихазий). Расположение дихазиев на побеге: на безлистной верхушке и в пазухах всех листьев → в пазухах всех листьев → в пазухах катафиллов. Развитие генеративных органов (у листопадных видов): в сезон цветения → главным образом в сезон, предшествующий цветению. Прицветники и прицветнички: мономорфные → гетероморфные и редуцированные. Способ опыления: лепидоптерофилия → орнитофилия; лепидоптерофилия → диптерофилия. Трубка венчика: значительно длиннее отгиба → незначительно длиннее отгиба → короче отгиба. Отгиб венчика: актиноморфный → зигоморфный. Число нектарников в цветке: 3—5 → 1—3. Размещение нектарников: на стенках трубки → в медоносном горбике. Плоды: свободные → в синкарпиях → в псевдокарпиях. Семена: крупные → мелкие.

Применение перечисленных критериев примитивности и подвинутости морфологических признаков дает основание судить о филогении крупных групп рода *Lonicera* (рис. 7). Эти критерии являются также инструментом для пересмотра общей системы рода, изложение которой приводится ниже.

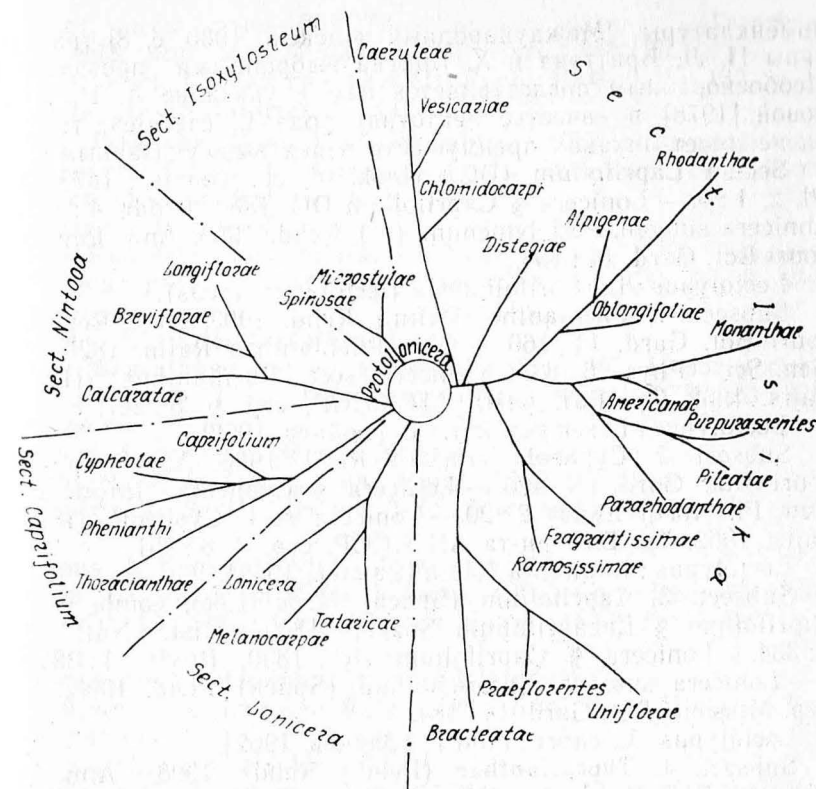


Рис. 7. Схема возможных эволюционных взаимоотношений в роде *Lonicera* L.

Критический конспект системы рода *Lonicera* L.

Genus *Lonicera* L. 1753, Sp. Pl.: 173; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5: 80.

Lectotypus: *L. xylosteum* L. [Hitchcock, Green, 1929].

Вопрос о типе рода *Lonicera* спорен. Ввиду того что в начале XX в. метод типов еще не был обязательным для ботанической номенклатуры, в монографии А. Редера [Rehder, 1903] тип рода не указывался. Впервые в качестве типа рода Н. Бриттон и Х. Браун [Britton, Brown, 1913] предложили *L. caprifolium* L. Однако затем А. С. Хичкок и М. Л. Грин [Hitchcock, Green, 1929] указали в качестве лектотипа *L. xylosteum*. Этот вид позднее рассматривали как типовой и А. Редер [Rehder, 1949] и большинство современных ботаников. Однако Г. Н. Зайцев [1962] и П. Венделбо [Wendelbo, 1965] восстановили для рода лектотип *L. caprifolium*, который имеет неоспоримый приоритет. Однако правила ботанической

номенклатуры [Международный кодекс..., 1980, с. 8] тракуют типы И. Л. Бриттона и Х. Брауна выбранными произвольно. Необоснованным представляется нам и указание А. И. Поярковой [1978] в качестве лектотипа рода *L. caerulea*, так как он не имеет никаких преимуществ перед вышеуказанными.

Sect. I. **Caprifolium** (DC.) Hook. fil. et Thoms. 1873, Gen. Pl. 2, 1 : 5. — *Lonicera* § *Caprifolium* DC. 1830, Prodr. 4 : 331. — *Lonicera* subgen. *Periclymenum* (L.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 164.

Lectotypus : *L. caprifolium* L. (lectotypus novus).

Subsect. 1. **Phenianthi** (Rafin.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 166. — Gen. *Phenianthus* Rafin. 1820, Ann. Gen. Sci. Phys. 6 : 83. — *Lonicera* sect. *Phenianthus* (Rafin.) Zajts. 1962, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 6, 8 : 257.

Lectotypus : *L. sempervirens* L. [Зайцев, 1962].

Subsect. 2. **Cypheola** (Rafin.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 261. — *Lonicera* § *Cypheola* Rafin. 1838, New Fl. North Amer. 2 : 20. — *Lonicera* sect. *Cypheola* (Rafin.) Zajts. 1962, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 6, 8 : 261.

Lectotypus : *L. hirsuta* Eaton [Зайцев, 1962].

Subsect. 3. **Caprifolium** (Spach) Nedoluzhko, comb. nov. — *Caprifolium* § *Eucaprifolium* Spach, 1839, Hist. Nat. Veg. 8 : 334. — *Lonicera* § *Caprifolium* DC. 1830, Prodr. 4 : 331, p. p. — *Lonicera* subsect. *Eucaprifolium* (Spach) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 184.

Lectotypus : *L. caprifolium* L. [Зайцев, 1962].

Subsect. 4. **Thoracianthae** (Rehd.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 200. — *Lonicera* § *Thoracianthae* Rehd. 1902, in Sargent, Trees and Shrubs, 1 : 47. — *Lonicera* sect. *Thoracianthus* (Rehd.) Zajts. 1962, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 6, 8 : 273.

Typus : *L. griffitii* Hook. fil. et Thoms.

Sect. II. **Lonicera**. — *Lonicera* sect. *Coeloxystium* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 124; Пояркова, 1958, Фл. СССР, 23 : 544. — *Lonicera* § *Chamaecerasi* (Duham.) DC. 1830, Prodr. 4 : 335, p. p. — Gen. *Chamaecerasus* Duham. 1755, Trait. Arb. Arbust. 1 : 153.

Typus : generis lectotypus.

Subsect. 5. **Lonicera**. — *Lonicera* subsect. *Ochranthae* (Zabel) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 133, p. p. — *Lonicera* groupe *Ochranthae* Zabel in Beissner, Schelle et Zabel, 1903, Handb. Laubholz-Ben. : 458, p. p. — *Lonicera* sect. *Ochranthae* auct. : Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 365, p. p. — *Lonicera* subsect. *Euochranthae* Nakai, 1938, l. c. : 365, p. p. — *Lonicera* ser. *Chrysanthae* Pojark. 1958, Фл. СССР, 23 : 555, descr. ross.

Typus : generis lectotypus.

Subsect. 6. **Tataricae** Rehd. emend. Nedoluzhko. 1983, Ново-

сти сист. высш. раст. 20 : 178. — *Lonicera* subsect. *Tataricae* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 125, p. p. — *Lonicera* subsect. *Ochranthae* (Zabel) Rehd. 1903, l. c. : 133, p. p. Lectotypus : *L. tatarica* L. [Зайцев, 1962].

Ser. **Tataricae** (Rehd.) Nedoluzhko, 1983, Новости сист. высш. раст. 20 : 178. — *Lonicera* subsect. *Tataricae* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 125, p. p.

Typus : *L. tatarica* L.

Ser. **Ruprechtianae** Pojark. ex Nedoluzhko, 1983, Новости сист. высш. раст. 20 : 178; Пояркова, 1958, Фл. СССР, 23 : 563, descr. ross.

Typus : *L. ruprechtiana* Regel.

Ser. **Maackianae** Pojark. ex Nedoluzhko, 1983, Новости сист. высш. раст. 20 : 179; Пояркова, 1958, Фл. СССР, 23 : 565, descr. ross.

Typus : *L. maackii* (Rupr.) Herd.

Subsect. 7. *Melanospermae* Zajts. 1962, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 6, 8 : 274; он же, 1958, Бот. журн. 43, 6 : 839, sine typo.

Typus : *L. nummulariifolia* Jaub. et Spach.

Sect. III. *Nintooa* (Sweet) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 144. — Gen. *Nintooa* Sweet, 1830, Hort. Brit. ed. 2 : 258.

Lectotypus : *L. japonica* Thunb. [Зайцев, 1962].

Subsect. 8. *Calcaratae* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 145.

Typus : *L. calcarata* Hemsl.

Subsect. 9. *Breviflorae* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 145. — *Lonicera* subsect. *Volubilis* Hsu et H. J. Wang, 1984, Acta Phytotax. Sinica, 22, 1 : 30.

Lectotypus : *L. aelseusmoides* Graebn. [Зайцев, 1962].

Subsect. 10. *Longiflorae* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 151.

Lectotypus : *L. japonica* Thunb. [Зайцев, 1962].

Sect. IV. *Isoxylostium* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 42.

Lectotypus : *L. myrtillus* Hook. fil. et Thoms. [Зайцев, 1962].

Subsect. 11. *Microstylae* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 43. — *Lonicera* subsect. *Cupulatae* Hsu et H. J. Wang, 1984, Acta Phytotax. Sinica, 22, 1 : 22.

Lectotypus : *L. myrtillus* Hook. fil. et Thoms. [Зайцев, 1962].

Subsect. 12. *Spinosa* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 48.

Typus : *L. spinosa* Jacq. ex Walp.

Sect. V. *Isika* (Adans.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 49. — Gen. *Isika* Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 501.

Lectotypus : *L. alpigena* L. (lectotypus novus).

Subsect. 13. Ramosissimae (Nakai) Nedoluzhko, comb. nov.—*Lonicera* sect. Ramosissimae Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 359.

Typus : *L. ramosissima* Franch. et Savat. ex Maxim.

Subsect. 14. Monanthae (Nakai) Nedoluzhko, comb. nov.—*Lonicera* sect. Monanthae Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 364, excl. *L. monantha* Nakai et synn.

Typus : *L. gracilipes* Miq.

Subsect. 15. Purpurascens Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 51, p. p., quoad pl. euro-asiaticarum.—*Lonicera* subsect. Pyrenaicae Rehd. 1903, l. c. : 96.

Lectotypus : *L. purpurascens* Walp. [Зайцев, 1962].

Ser. Purpurascens (Rehd.) Nedoluzhko, comb. nov.—*Lonicera* subsect. Purpurascens Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 51, p. p., quoad pl. euro-asiaticarum.

Typus : *L. purpurascens* Walp.

Ser. Pyrenaicae (Rehd.) Nedoluzhko, comb. nov.—*Lonicera* subsect. Pyrenaicae Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 96.

Typus : *L. pyrenaica* L.—series monotypica.

Subsect. 16. Americanae Nedoluzhko, subsect. nov.—*Lonicera* subsect. Purpurascens Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 51, p. p., quoad pl. americanum.—Gemmae minimae. Ovarii biloculati, liberi. Bracteolae praesentiae. Baccae rubrae, liberae. Почки мелкие. Завязи 2-гнездные, свободные. Прицветнички имеются. Ягоды красные, свободные.

Typus : *L. canadensis* Marsh.

Subsect. 17. Pararhodanthae (Nakai) Nedoluzhko, comb. nov.—*Lonicera* sect. Pararhodanthae Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 360.

Typus : *L. linderifolia* Maxim.

Subsect. 18. Pileatae Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 75.—*Lonicera* subsect. Gynochlamideae Zajts. 1962, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 6, 8 : 274.

Lectotypus : *L. pileata* Oliv. (lectotypus novus).

Subsect. 19. Fragrantissimae Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 80.—*Lonicera* sect. Fragrantissimae (Rehd.) Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 364.

Typus : *L. fragrantissima* Lindl. ex Paxton [Nakai, 1938].

Subsect. 20. Oblongifoliae Rehd. Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 101.

Typus : *L. oblongifolia* Hook.

Subsect. 21. Alpigenae Rehd. emend. Nedoluzhko.—*Lonicera* subsect. Alpigenae Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 102; Пояркова, 1958, Фл. СССР, 23 : 530.—*Lonicera* subsect. Cerasinae Rehd. 1903, l. c. : 74.—*Lonicera* sect. Macrospermae Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 368.

Lectotypus : *L. alpigena* L. [Зайцев, 1962].

При монографической обработке рода *Lonicera* A. Редер [Rehder, 1903] столкнулся с трудностями при отнесении *L. cerasina* Maxim. к какой-либо подсекции, в связи с чем выделил ее в отдельную подсекцию *Cerasinae* Rehd., заметив, что все же это «seems not to be the most satisfactory arrangement» (p. 74). По форме венчика, голому столбику и раннему цветению А. Редер сближал *L. cerasina* с представителями подсекции *Fragrantissimae* Rehd., отмечая однако, что по листьям, строению плодов и семян вид близок к подсекции *Alpigenae*, но отличается 2-гнездной, а не 3-гнездной завязью и по этому признаку сходен с видами подсекции *Purpurascens*.

Видимо, именно строение завязи не позволило А. Редеру отнести *L. cerasina* к подсекции *Alpigenae*. В частности, почки рассматриваемого вида по морфологическому строению не отличаются от почек *Alpigenae*. Несмотря на то, что в эволюционном плане и для таксономии признак количества гнезд в завязи у жимолостей несомненно важен [Vidal, 1897; Wilkinson, 1948; Артюшенко, 1951; Weberling, 1957; Troll, Weberling, 1966; Fukuoka, 1972], 2-гнездная завязь видов из родства *Cerasinae* скорее всего возникла (в историческом смысле) из 3-гнездной совсем недавно, в связи с чем у них изредка встречается и 3-гнездная завязь.

Японский ботаник Т. Накаи [Nakai, 1938] впервые отнес *L. cerasina* и описанный им вид *L. cerasoides* Nakai в одну группу с видами подсекции *Alpigenae*, возведя эту группу в ранг секции *Macrospermae* Nakai с 2 подсекциями—*Alpigenae* Rehd. и *Cerasinae* Rehd. К подсекции *Cerasinae* Т. Накаи отнес еще и *L. vidalii* Franch. et Savat. Такая система выглядит логично сама по себе, но принятие ее требовало бы переработки системы всей секции *Isika*, объединяющей большинство жимолостей мира. В 1962 г. Г. Н. Зайцев поступил подобно Т. Накаи, поместив подсекции *Alpigenae* и *Cerasinae* в секцию *Cerasopsis* Zajts., название которой, таким образом, является излишним. Мы, в целом принимая схему Т. Накаи, понижаем все его надвидовые таксоны на один ранг. В ряд *Cerasinae* мы включаем еще китайский вид *L. hesleyana* (O. Kuntze) Rehd., сходный по морфологии с другими видами ряда и сравниваемый с *L. cerasina* самим А. Редером [Rehder, 1903].

Ser. Alpigenae (Rehd.) Blečić et Mayer, 1973, Feddes Rep. 84, 9—10 : 651, p. p.—*Lonicera* subsect. Alpigenae Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 102, p. p.; Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 368, cum auct. Nakai.

Typus : *L. alpigena* L.

Ser. Cerasinae (Rehd.) Nedoluzhko, comb. nov.—*Lonicera* subsect. Cerasinae Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 74; Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 368, cum auct. Nakai.—*Lonicera* subsect. Alpigenae Rehd. 1903, l. c. : 102, p. p.

Typus : *L. cerasina* Maxim.

Subsect. 22. *Rhodanthae* (Maxim.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 113; Недолужко, 1984, Новости сист. высш. раст. 21 : 146. — *Lonicera* sect. I. *Rhodanthae* Maxim. 1878, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 24 : 38, p. p., excl. *L. glehnii* Fr. Schmidt.

Lectotypus : *L. maximowiczii* (Rupr.) Regel [Зайцев, 1962].

Ser. *Maximowiczianae* Pojark. ex Nedoluzhko, 1984, Новости сист. высш. раст. 21 : 146; Пояркова, 1958, Фл. СССР, 23 : 535, descr. ross.

Typus : *L. maximowiczii* (Rupr.) Regel.

Ser. *Orientalis* Pojark. ex Nedoluzhko, 1984, Новости сист. высш. раст. 21 : 146; Пояркова, 1958, Фл. СССР, 23 : 540, descr. ross.

Typus : *L. orientalis* Lam.

Ser. *Nervosae* Nedoluzhko, 1984, Новости сист. высш. раст. 21 : 146.

Typus : *L. nervosa* Maxim.

Ser. *Tetramerae* (Nakai) Nedoluzhko, 1984, Новости сист. высш. раст. 21 : 147. — *Lonicera* subsect. *Tetramerae* Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 367.

Typus : *L. subsessilis* Rehd. — series monotypica.

Ser. *Nigrae* Pojark. ex Nedoluzhko, 1984, Новости сист. высш. раст. 21 : 148; Пояркова, 1958, Фл. СССР, 23 : 538, descr. ross.

Typus : *L. nigra* L.

Ser. *Conjugiales* Nedoluzhko, 1984, Новости сист. высш. раст. 21 : 148.

Typus : *L. conjugialis* Kellog — series monotypica.

Subsect. 23. *Distegiae* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 98. — *Lonicera* subsect. *Adenostegiae* Pojark. 1958, Фл. СССР, 23 : 735. — *Lonicera* sect. *Lonicerastrum* Zajts. 1962, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 6, 8 : 274.

Typus : *L. involucrata* (Richards.) Banks ex Spreng.

Subsect. 24. *Bracteatae* (Hook. fil. et Thoms.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 84, p. p. — *Lonicera* § *Bracteatae* Hook. fil. et Thoms. 1858, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 2 : 165.

Lectotypus : *L. hispida* Pall. ex Roem. et Schult. [Зайцев, 1962].

Subsect. 25. *Praeflorentes* (Nakai) Nedoluzhko, 1983, Бот. журн. 69, 3 : 368. — *Lonicera* sect. *Praeflorens* Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 363. — *Lonicera* subsect. *Bracteatae* (Hook. fil. et Thoms.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 84, p. p. — *Lonicera* ser. *Praeflorentes* Pojark. 1958, Фл. СССР, 23 : 515, descr. ross. — *Lonicera* subsect. *Fragrantissimae* auct. non Rehd. : Hsu et H. J. Wang, 1984, Acta Phytotax. Sinica, 22 (1) : 27, p. p.

Typus : *L. praeflorens* Batal.

Subsect. 26. *Uniflorae* Nedoluzhko, subsect. nov. — *Lonicera* subsect. *Bracteatae* (Hook. fil. et Thoms.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 84, p. p. — *Lonicera* sect. *Monanthae* Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 364, excl. typo (*L. gracilipes* Miq.). — *Lonicera* ser. *Subhispidae* Pojark. 1958, Фл. СССР, 23 : 511, descr. ross. — *Frutices praeflorentes*, diffuse ramosae. *Inflorescentiae monanthae*, *monobraceatae*. *Pedunculae e axillis squamarum*. *Squamae gemmae* 2—3-paribae. *Ovarii trilobulati*.

Раскидистые раноцветущие кустарники. Соцветия с 1 цветком и 1 прицветником. Цветоносы расположены в пазухах почечных чешуй. Зимующие почки с 2—3 наружными чешуями. Завязи 3-гнездные.

Typus : *L. monantha* Nakai.

При первоописании *L. monantha* Nakai и *L. subhispidae* Nakai автор видов отнес их к секции *Bracteatae*, однако затем на основании различного устройства соцветий выделил вместе с другими видами, имеющими редуцированные до 1-цветковых дихазии, в особую группу, которой придал ранг секции — *sect. Monanthae* Nakai. В качестве типа секции он указал *L. gracilipes* Miq. Однако типовой вид секции *Monanthae* Nakai по всем другим признакам, несомненно, ближе к подсекции *Purpurascens* Rehd., чем к подсекции *Bracteatae*, что говорит лишь о независимости феномена редукции дихазия в различных группах растений.

Subsect. 27. *Vesicariae* (Kom.) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 77. — *Lonicera* § *Vesicaria* Kom. 1901, Acta Horti Petropol. 18 : 427. — *Lonicera* subsect. *Chlamydocarpi* auct. non Jaub. et Spach : Hsu et H. J. Wang, 1984, Acta Phytotax. Sinica, 22 (1) : 26, p. p.

Lectotypus : *L. vesicaria* Kom. (lectotypus novus).

Subsect. 28. *Chlamydocarpi* (Jaub. et Spach) Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 78. — *Lonicera* § *Chlamydocarpus* Jaub. et Spach, 1847, Ill. Fl. Or. 1 : 137.

Lectotypus : *L. iberica* Bieb. (lectotypus novus).

Subsect. 29. *Caeruleae* Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14 : 66.

Typus : *L. caerulea* L.

В связи со значительным пересмотром системы рода жимолость считаем необходимым привести ключ для определения его секций и подсекций, тем более что такой полный ключ на русском языке еще не публиковался.

1. Стебли с белой, буро-коричневой сердцевинкой 2
- + Стебли с белой плотной сердцевинкой 4
2. Дихазии 3-цветковые Sect. I. *Caprifolium* . . . 5
- + Дихазии 2-цветковые 3
3. Крупные кустарники; трубка венчика короткая (не более 10 мм дл.) Sect. II. *Lonicera* 8

- + Деревянистые лианы; трубка венчика более длинная Sect. III. Nintooa 10
4. Нектарников 5; венчик актиноморфный, трубчато-колокольчатый Sect. IV. Isoxylosteum 12
- + Нектарников 1—3; венчик зигоморфный или субактиноморфный Sect. V. Isika 13
5. (от 2). Тычинки прикреплены у основания отгиба; венчик двугубый, нижняя губа отогнутая или отвернутая 6
- + Тычинки прикреплены ниже основания отгиба, венчик субактиноморфный или двугубый со слабо отстоящей нижней губой Subsect. 1. Phenianthi
6. Прицветнички каждой цветочной мутовки сростаются в оберточку, равную по длине завязям Subsect. 4. Thoracianthae
- + Прицветнички свободные 7
7. Венчик 1,5—2,5 (3,5) см дл., столбик обычно волосистый Subsect 2. Cypheola
- + Венчик 4—8 см дл., столбик обычно голый Subsect. 3. Caprifolium
8. (от 3). Чешуи зимующих почек голые или почти голые; венчик белый или розовый, по отцветании не желтеющий; ягода красная или оранжевая; семена коричневые Subsect. 6. Tataricae
- + Чешуи зимующих почек более или менее опушенные; венчики желтые, белые или розоватые, по отцветании интенсивно желтеющие 9
9. Чешуи зимующих почек по краям густо и длинно белопушенные; ягоды красные или оранжевые; семена коричневые Subsect. 5. Lonicera
- + Чешуи зимующих почек более или менее равномерно опушенные; ягоды белые, семена черные или черно-фиолетовые Subsect. 7. Melanospermae
10. (от 3). Венчик у основания с длинными шпорцами; завязи и ягоды сростшиеся; прицветнички попарно сростшиеся; завязи 5-гнездные Subsect. 8. Calcaratae
- + Венчик без шпорцев; завязи, плоды и прицветнички свободные; завязи 3 (4—5)-гнездные 11
11. Венчик обычно до 3 см дл., трубка его равна отгибу или едва длиннее его Subsect. 9. Breviflorae
- + Венчик (2,5) 4—16 см дл., трубка его длиннее отгиба Subsect. 10. Longiflorae
12. (от 4). Тычинки прикреплены посередине трубки венчика, столбик значительно короче трубки; завязи 2—3-гнездные; ягоды красные или черно-синие Subsect. 11. Microstylae
- + Тычинки прикреплены у основания отгиба; столбик по длине почти равен отгибу; завязи 3-гнездные; ягоды от белых до бледно-фиолетовых Subsect. 12. Spinosae

13. (от 4). Дихазии редуцированные, 1-цветковые 14
- + Дихазии 2-цветковые 15
14. Завязи 2-гнездные; зимующие почки с 1 парой наружных чешуй; цветоносы 10—17 мм дл. Subsect. 12. Monanthae
- + Завязи 3-гнездные; зимующие почки с 2—3 парами наружных чешуй; цветоносы 4—7 (10) мм дл. Subsect. 26. Uniflorae
15. Плоды синие или черные 16
- + Плоды красные, оранжевые или желтые 18
16. Прицветнички полностью охватывают пару завязей и сростаются с ними, образуя ягодовидный синий псевдокарпий; зимующие почки с 1 (2) парами наружных чешуй Subsect. 29. Caeruleae
- + Прицветнички свободные или сростшиеся, но тогда не столь развитые; зимующие почки с 3—5 парами наружных чешуй 17
17. Внешние чешуи зимующих почек отстоящие, превышающие по длине внутренние; побеги 4-гранные; прицветнички листовидные; ягоды свободные; семена серые Subsect. 23. Distegiae
- + Внешние чешуи зимующих почек прижатые, всегда короче внутренних; побеги почти округлые; прицветнички шиловидные или мечевидные; ягоды обычно слиты в синкарпии; семена буро-коричневые Subsect. 22. Rhodanthae
18. Цветоносы расположены в пазухах почечных чешуй; цветение — в безлистном состоянии Subsect. 25. Praeflorentes
- + Цветоносы расположены в пазухах нормальных или уменьшенных листьев (катафиллов) 19
19. Прицветнички сростаются в оберточку, полностью заключающую свободные ягоды 20
- + Прицветнички не столь развитые; ягоды только частично сростшиеся, свободные или одна из них вовсе редуцирована 22
20. В основании венчика имеется чашеобразный вырост, обращенный к завязи и частично закрывающий ее; прицветнички шиловидные Subsect. 18. Pileatae
- + Выростов в основании венчика нет; прицветнички листообразные 21
21. Оберточка приросшая к основанию чашечек (вокруг завязей и ягод дихазия образуется «пузырь») Subsect. 27. Vesicariae
- + Оберточка не сростается с основаниями чашечек Subsect. 28. Chlamydocarpi
22. (от 19). Верхушечные зимующие почки крупные, 7—20 мм дл.; семена желтоватые, 3—6 мм дл. Subsect. 21. Alpigenae

- + Верхушечные зимующие почки обычно более мелкие, семена бурые или коричневые, 2—3 (4) мм дл. 23
23. Завязи 2-гнездные 24
- + Завязи 3-гнездные 27
24. Прицветнички сростаются в лопастную оберточку, более или менее равную завязям, прицветники в 2 раза длиннее завязей; листья мелкие, до 2 см дл. Subsect. 13. Ramosissimae
- + Прицветнички парные, значительно короче завязей; прицветники более короткие; взрослые листья более крупные 25
25. Завязи и ягоды в разной мере сросшиеся Subsect. 15. Purpurascentes
- + Завязи и ягоды свободные 26
26. Прицветнички имеются Subsect. 16. Americanae
- + Прицветнички отсутствуют Subsect. 17. Pararhodanthae
- 27 (от 23). Побеги обычно заканчиваются 2 зимующими почками 28
- + Апикальные зимующие почки одиночные 29
28. Завязи и плоды более или менее сросшиеся; прицветники шиловидные или мечевидные Subsect. 19. Fragrantissimae
- + Завязи и ягоды свободные; прицветники широкие, крупные, чаще длиннее завязей и ягод Subsect. 24. Bracteatae
29. Венчики субактиноморфные, белые Subsect. 15. Purpurascentes (ser. Pyrenaicae)
- + Венчики двугубые, розово-фиолетовые или желтоватые 30
30. Прицветники и прицветнички мелкие или даже редуцированы; венчики желтоватые Subsect. 20. Oblongifoliae
- + Прицветники и прицветнички обычно хорошо развиты; венчики розово-фиолетовые Subsect. 22. Rhodanthae

Конспект видов рода жимолость Северо-Востока Евразии

GENUS LONICERA L.

Sect. Lonicera

Subsect. Lonicera

1. *L. demissa* Rehd. 1920, Journ. Arn. Arbor. 2, 2: 127.— Ж. скромная.— Япония (о-в Хонсю).
2. *L. chrysantha* Turcz. ex Ledeb. 1844, Fl. Ross. 2, 1: 388; Turcz. 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 11: 93. nom. nud.; Недолужко, 1983, Бот. журн. 69, 3: 369.— *L. gibbiflora* (Rupr.) Dipp. 1899, Handb. Laubholz. 1: 237.— *L. chrysantha* subsp. *gibbiflora* (Rupr.) Kitag. 1979, Neo-Lin. Fl. Mansh.: 587.— *Xylosteum gibbiflorum* Rupr. in Rupr. et

Maxim. 1856. Bull. Phys. Math. Acad. Sci. Pétersb. 15: 136.— *Lonicera longipes* (Maxim.) Pojark. 1958, Фл. СССР 23: 55.— *L. chrysantha* var. *longipes* Maxim. 1878, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 24: 44.— Ж. золотистоцветковая, ж. золотистая.— Вост. Сибирь (Забайкалье), СДВ (Приморье, Приамурье, о-в Сахалин, Курильские острова), Монголия (крайний вост.), Сев.-Вост. Китай, Корейский полуостров, Япония (острова Хоккайдо и Хонсю).— Сев. Китай.

3. *L. xylosteum* L. 1753, Sp. Pl. 1: 174.— Ж. обыкновенная.— Зап. Сибирь (южн.)— Европейская часть СССР, Кавказ; Скандинавия, Средняя и Атлантическая Европа, Средиземноморье, Малая Азия.

Subsect. Tataricae Rehd. emend. Nedoluzhko

Ser. Maackianae Pojark. ex Nedoluzhko.

4. *L. maackii* (Rupr.) Herd. 1864, Bull. Soc. Nat. Moscou, 37, 1: 204; Недолужко, 1984, Бот. журн. 69, 3: 370.— *Xylosteum maackii* Rupr. 1857, Bull. Phys. Math. Acad. Sci. Pétersb. 15: 369.— Ж. Маака.— СДВ (Приморье, Приамурье), Сев.-Вост. Китай, Корейский полуостров, Япония (о-в Хонсю).— Сев., Центр. и Южн. Китай.

Ser. Ruprechtianae Pojark. ex Nedoluzhko

5. *L. ruprechtiana* Regel, 1870, Gartenflora, 19: 68 Недолужко, 1983, Бот. журн. 69, 3: 369.— *Xylosteum chrysanthum* var. *subtomentosum* Rupr. et Maack, 1857, Bull. Phys. Math. Acad. Sci. Pétersb. 15: 369.— *Lonicera chrysantha* var. *subtomentosa* (Rupr. et Maack) Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur.: 136.— *L. insularis* Nakai, 1917, Tokyo Bot. Mag. 31: 30.— Ж. Рупрехта.— СДВ (Приморье, Приамурье), Сев.-Вост. Китай, Корейский полуостров.— Сев. Китай.
6. *L. morrowii* A. Gray, in Perry, 1856, Narrat. Exped. China Jap.: 313.— Ж. Морроу.— Япония (острова Хоккайдо, Хонсю, Сикоку и, видимо, Кюсю).
Ser. Tataricae (Rehd.) Nedoluzhko.
7. *L. tatarica* L. 1753, Sp. Pl. 1: 174.— Ж. татарская.— Зап. Сибирь (южн.).— Европейская часть СССР (юго-вост.), Средняя Азия; Иран, Китай (зап.).

Sect. Nintooa (Sweet) Rehd.

Subsect. Longiflorae Rehd.

8. *L. affinis* Hook. et Arn. 1836, Bot. Beechey Voyag.: 264.— Ж. сходная.— Япония (острова Хонсю, Кюсю, Сикоку, Рюкю).— Южн. Китай.
9. *L. japonica* Thunb. 1784, Fl. Jap.: 89.— *L. fauriei* Lévl. et Vaniot, 1908, Feddes Rep. 5: 100.— Сев. Вост. Китай (Ляонин), Корейский полуостров (южн.), Япония (острова Хонсю, Кюсю, Сикоку, Цусима, Рюкю).

10. *L. hypoglauca* Miq. 1866, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 2 : 270.— Ж. полусизая.— Япония (острова Хонсю, Кюсю, Сикоку, Рюкю).— Китай (южн., о-в Тайвань).

Sect. *Isika* (Adans.) Rehd.

Subsect. *Ramosissimae* (Nakai) Nedoluzhko

11. *L. ramosissima* Franch. et Savat. ex Maxim. 1878, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 24 : 47; Franch. et Savat. 1879, Enum. Pl. Jap. 2 : 389, nom. nud.— *L. fudsimoriana* Makino, 1914, Bot. Mag. Tokyo, 28 : 125.— *L. kinkiensis* Koidz. 1937, Acta Phytotax. Geobot. 6 : 212.— *L. bukoensis* Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 362.— Ж. сильноветвистая.— Япония (о-в Хонсю и, видимо, о-в Сикоку).

Subsect. *Monanthae* (Nakai) Nedoluzhko

12. *L. gracilipes* Miq. 1866, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 2 : 270.— *L. tenuipes* Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2 : 83.— *L. macrocalyx* Nakai, 1921, l. c. : 81.— Ж. тонконожковая.— Япония (острова Хоккайдо, Хонсю, Сикоку и Кюсю).

Subsect. *Purpurascens* Rehd.

13. *L. microphylla* Willd. ex Roem. et Schult. 1819, Syst. Veg. 5 : 258.— Ж. мелколистная.— Зап. Сибирь (южн.), Монголия.— Средняя Азия; Иран, Афганистан, Китай (сев., зап. и Тибет).

14. *L. kungeana* Hao, 1934, Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. China, 2 : 392.— *L. wulingensis* Nakai, 1934, Rep. First Sci. Exped. Manch. 1 : 11.— *L. szechuanica* auct. non Batal. : Hsu et H. J. Wang, 1984, Acta Phytotax. Sinica, 22, 1 : 23, p. p.— Ж. Кунга.— Сев.-Вост. Китай.— Сев. Китай.

Subsect. *Pararhodanthae* (Nakai) Nedoluzhko

15. *L. konoii* Makino, 1914, Bot. Mag. Tokyo, 28 : 129.— *L. tobitai* Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6 : 361.— Ж. Коно.— Япония (о-в Хонсю).

16. *L. linderifolia* Maxim. 1878, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 24 : 50.— Ж. линдеролистная.— Япония (о-в Хонсю).

Subsect. *Fragrantissimae* Rehd.

17. *L. harai* Makino, 1914, Bot. Mag. Tokyo, 28 : 123.— Ж. Хары.— Сев.-Вост. Китай (Ляонин), Корейский полуостров (южн., о-в Чечжудо), Япония (острова Сикоку, Кюсю, Цусима).

Subsect. *Alpigenae* Rehd. emend. Nedoluzhko

Ser. *Cerasinae* (Rehd.) Nedoluzhko

18. *L. vidalii* Franch. et Savat. 1879, Enum. Pl. Jap. 2 : 386.— Ж. Видаля.— Корейский полуостров (южн.), Япония (о-в Хонсю и, видимо, о-в Кюсю).
19. *L. cerasina* Maxim. 1878, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 24 : 41.— Ж. вишневая.— Япония (острова Хонсю и Сикоку).

20. *L. cerasoides* Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2 : 99.— Ж. вишневидная.— Корейский полуостров (южн.), Ser. *Alpigenae* Pojark. ex Nedoluzhko.

21. *L. alpigena* L. subsp. *glehnii* (Fr. Schmidt) Nedoluzhko, 1983, Bot. журн. 69, 3 : 368.— *L. glehnii* Fr. Schmidt, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), 12, 2 : 142.— *L. alpigena* var. *glehnii* (Fr. Schmidt) Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2 : 96.— *L. watanabeana* Makino, 1914, Bot. Mag. Tokyo, 28 : 128.— Ж. Глена.— СДВ (о-в Сахалин, Курильские острова), Япония (Хоккайдо и Хонсю).

22. *L. coreana* Nakai, 1915, Bot. Mag. Tokyo, 29 : 6.— Ж. корейская.— Корейский полуостров (южн.).

Subsect. *Rhodanthae* (Maxim.) Rehd.

Ser. *Maximowiczianae* Pojark. ex Nedoluzhko

23. *L. maximowiczii* (Rupr.) Regel subsp. *maximowiczii*.— *L. maximowiczii* (Rupr.) Regel, 1857, Gartenflora, 6 : 107; Недолужко, 1983, Bot. журн. 69, 3 : 368.— *Xylosteum maximowiczii* Rupr. in Rupr. et Maxim., 1856, Bull. Phys. Math. Acad. Sci. Pétersb. 15 : 136.— *L. sachalinensis* auct. non Fr. Schmidt : Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2 : 106, p. p., excl. pl. jap., sach. et kuril.— Ж. Максимовича.— СДВ (Приморье, Приамурье), Сев.-Вост. Китай, Корейский полуостров.— Китай (сев.).

24. *L. maximowiczii* subsp. *sachalinensis* (Fr. Schmidt) Nedoluzhko, 1983, Bot. журн. 69, 3 : 368.— *L. maximowiczii* var. *sachalinensis* Fr. Schmidt, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. Sci. Phys. Math.), 12, 2 : 142.— *L. maximowiczii* auct. non Regel : Miyabe, 1890, Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 4, 7 : 238, p. p.— *L. sachalinensis* (Fr. Schmidt) Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2 : 106, p. p., quoad pl. jap., sach. et kuril., non E. Wolf, 1923, Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. 33 : 36.— Ж. сахалинская.— СДВ (о-в Сахалин, Курильские острова), Япония (острова Хоккайдо и Хонсю).

25. *L. tatarinowii* Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur. : 138 (in observ.).— Ж. Татаринова.— Сев.-Вост. Китай (Гирин, Ляонин), Корейский полуостров (южн.).— Китай (сев.).

26. *L. mochidzukiana* Makino, 1914, Bot. Mag. Tokyo, 28 : 119.— Ж. Мохидзуки.— Япония (острова Хонсю, Кюсю, Сикоку).

27. *L. tschonokii* Maxim. 1878, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 24 : 39.— *L. brandtii* Franch. et Savat. 1879, Enum. Pl. Jap. 2 : 365.— Ж. Чоноски.— Япония (о-в Хонсю).

Ser. *Tetrameræ* (Nakai) Nedoluzhko

28. *L. subsessilis* Rehd. 1920, Journ. Arn. Arbor. 2, 2 : 126; Недолужко, 1984, Новости сист. высш. раст. 21 : 147.— *L. diampantiaca* Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2 : 100.— Ж. почти сидячая.— Корейский полуостров (о-в Чечжудо).

Ser. Nervosae Nedoluzhko

29. *L. leptantha* Rehd. 1909, Feddes Rep. 6:274; Недолужко, 1984, Новости сист. высш. раст. 21:147.— *L. hypoleuca* Nakai, 1915, Bot. Mag. Tokyo, 29:6, non Decaisne, 1843.— *L. tatarinowii* Maxim. var. *leptantha* (Rehd.) Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2:101.— Ж. тонкоцветковая.— Корейский полуостров (о-в Чечжудо).

Ser. Nigrae Pojark. ex Nedoluzhko

30. *L. nigra* L. subsp. *barbinervis* (Kom.) Nedoluzhko, 1984, Новости сист. высш. раст. 21:148.— *L. barbinervis* Kom. 1901, Acta Horti Petropol. 18:426.— *L. nigra* auct. non L.: Rehd. 1903, Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 14:121, p. p.— *L. nigra* var. *barbinervis* (Kom.) Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2:102.— Ж. бородчатонервная.— Сев.-Вост. Китай (Гирин, Ляонин), Корейский полуостров (сев.).
31. *L. chamissoi* Bunge ex P. Kir. 1849, Lonic. Russ. Reich.:26; Недолужко, 1984, Бот. журн. 69, 3:368.— *L. nigra* auct. non L.: Cham. et Schlecht. 1828, Linnaea, 3:137.— СДВ (Приморье, Приамурье, Охотия, п-ов Камчатка, о-в Сахалин, Курильские острова), Япония (острова Хоккайдо и Хонсю).
- Subsect. *Distegiae* Rehd.
32. *L. tolmachevii* Pojark. 1958, Фл. СССР, 23:735; Недолужко, 1983, Бот. журн. 69, 3:367.— СДВ (о-в Сахалин).
Subsect. *Bracteatae* (Hook. fil. et Thoms.) Rehd.
33. *L. hispida* Pall. ex Roem. et Schult. 1819, Syst. Veg. 5:528.— Ж. щетинистая.— Зап. Сибирь (Алтай), Монголия (сев.-зап.).— Средняя Азия (вост., юго-вост.), Гималаи, Китай (Тибет, сев., зап., южн.— Сычуань).
- Subsect. *Praeflorentes* (Nakai) Nedoluzhko
34. *L. praeflorens* Batal. 1892, Acta Horti Petropol. 12, 6:169; Недолужко, 1983, Бот. журн. 69, 3:368.— *L. kajensis* Nakai, 1938, Journ. Jap. Bot. 14, 6:363.— Ж. раннецветущая.— СДВ (Приморье), Сев.-Вост. Китай, Корейский полуостров, Япония (о-в Хонсю).
- Subsect. *Uniflorae* Nedoluzhko
35. *L. monantha* Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2:91.— *L. uniflora* Nakai, 1916, Veg. Mount. Waigalbon.:62, non Blume, 1866.— *L. subhispida* Nakai, 1921, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 42, 2:92.— Ж. одноцветковая.— СДВ (Приморье), Сев.-Вост. Китай (Ляонин), Корейский полуостров (сев.).

Тождественность *L. monantha* Nakai и *L. subhispida* Nakai предполагала А. И. Пояркова [1958], корейские флористы [То Бон Сеп и др., 1957; Им Рок Зе, 1964; То Бон Сеп, Им Рок Зе, 1976; Flora Coreana, 1970] не различают их, так как используют описания и рисунки из работ Т. Накаи, не дополненные ориги-

- нальными данными. Мы предпочитаем называть данный вид жимолости эпитетом *L. monantha* Nakai по следующим соображениям: типовой материал описывался в 1916 г. самим Т. Накаи под другим названием, оказавшимся поздним омонимом; этот эпитет имеет так называемый «страничный приоритет» по отношению к эпитету *L. subhispida* Nakai; он более удобен, так как отражает весьма существенную специфическую черту морфологии вида. Единственным экземпляром вида из пределов СССР остается образец: «Приморская губ., Посытский район, с. Новокиевское (ныне пос. Краскино). 1913. А. Гуденко» (LE). Специальные поиски А. А. Чашухиной в районе этого пункта результатов не дали [Воробьев, 1968]. Мы также не смогли обнаружить этот вид в природе. В гербарии Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова есть несколько образцов, собранных в 1887 г. В. Л. Комаровым в сопредельных районах КНДР по пограничной реке Тумынган. По данным Г. Э. Куренцовой [1981], вид был найден ею на островах зал. Петра Великого, но гербарных образцов нам изучить не удалось.
36. *L. strophiphora* Franch. 1886, Bull. Soc. Philom. Paris, ser. 7, 10:142.— Ж. венценосная.— Япония (острова Хоккайдо и Хонсю).
37. *L. musashiensis* Hiyama, 1949, Journ. Jap. Bot. 24:113.— Ж. музашийская.— Япония (о-в Хонсю).
Subsect. *Vesicariae* (Kom.) Rehd.
38. *L. vesicaria* Kom. 1901, Acta Horti Petropol. 18:427.— *L. ferdinandii* auct. non Franch.: Hsu et H. J. Wang, 1984, Acta Phytotax. Sinica, 22 (1):26, p. p.— Ж. пузырчатая.— Сев.-Вост. Китай (Гирин, Ляонин), Корейский полуостров (сев.).
39. *L. ferdinandii* Franch. 1884, Nuov. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, 7, 1:151.— Сев.-Вост. Китай (Ляонин).— Китай (сев., центр.).— Ж. Фердинанда.
Subsect. *Caeruleae* Rehd.
40. *L. caerulea* L. subsp. *caerulea*.— *L. caerulea* L. 1753, Sp. Pl. 1:174.— *L. altaica* Pall. 1784, Fl. Ross. 1, 1:tab. 37.— *Xylostemum villosum* Michx. 1803, Fl. Bor.-Amer. 1:106; Herd. 1864, Bull. Soc. Nat. Moscou, 37, 1:207.— *L. pallasii* Ledeb. 1821, Ind. Sem. Horti Dorpat.:20.— *L. venulosa* Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26:542.— *L. emphyllocalyx* Maxim. 1886, op. cit. 31:58.— *L. kamtschatica* Pojark. 1958, Фл. СССР, :730, cum auct. comb. (Sevast.) Pojark.— *L. turczaninowii* Pojark. 1958, цит. соч.:731.— *L. regeliana* Boczkar. 1975, Тр. прикл. бот., генет., сел. 51, 1:24, non Petzold et Kirchner, 1864, Arbor. Muscov.:433, nec Dipp. 1889, Handb. Laubholzk.:220.— Ж. голубая.— СДВ (Приморье, Приамурье, Охотия, бассейн р. Анадырь, Сев. Корякия, п-ов Камчатка, о-в Беринга, о-в Сахалин, Курильские острова), Зап. и Вост. Сибирь, Монголия, Сев.-Вост.

Китай, Корейский полуостров, Япония (острова Хоккайдо и Хонсю).— Европейская часть СССР, Кавказ, Средняя Азия (вост.); Центральная Европа, Скандинавия, Иран, Афганистан, Гималаи (зап.), Китай (Тибет, зап., сев.), Сев. Америка (сев., горы).

41. *L. caerulea* subsp. *caerulea* (Turcz. ex Regel) Hultén, 1930, Fl. Kamtch. 4: 144, p. p.; Недолужко, 1984, Бот. журн. 69, 3: 367.— *L. edulis* Turcz. ex Freyn, 1902, Österr. Bot. Zeitschr. 52: 111.— Ж. съедобная.— СДВ (Приморье, Примурье), Вост. Сибирь (Забайкалье, Южн. Якутия), Монголия (вост.), Сев.-Вост. Китай (Внутренняя Монголия, Хэйлуцзян, Гирин).

Историко-географический обзор жимолостей Северо-Востока Евразии

Подавляющее большинство видов жимолости Северо-Востока Евразии — 33 — имеют ареалы восточноазиатского типа и только 8 — ареалы других типов. Из последних *L. caerulea* subsp. *caerulea* имеет циркумголарктический (циркумбореальный и голаркто-монтанный) ареал; *L. xylostemon* — западно-евразийский бореальный ареал; *L. tolmachevii* — эндемичный сахалинский (реликтовый северопацифический) ареал. Интеррегиональные, т. е. относящиеся примерно в равной степени и к Восточноазиатской и к Бореальной флористическим областям, ареалы имеют 2 вида: *L. chamissoi* — охотский [Толмачев, 1974] (рис. 8), *L. caerulea* subsp. *edulis* — весьма необычный маньчжурско-забайкальский ареал (рис. 9). Три вида: *L. tatarica*, *L. microphylla* и *L. hispida* — имеют ареалы центральноазиатского типа.

Распространение жимолостей с восточноазиатским типом ареала далеко не однозначно.

Типичный восточноазиатский, т. е. охватывающий большую часть территории Восточной Азии, ареал имеют 3 вида: *L. maackii*, *L. japonica*, *L. ferdinandii*.

Восточноазиатский северный, охватывающий 3—4 северные флористические провинции области (Маньчжурскую, Сахалино-Хоккайдскую, Японо-Корейскую и Северокитайскую), ареал имеет 1 вид — *L. chrysantha*.

Восточноазиатский южный, охватывающий южные районы области (начиная с Центрально-Китайской провинции и провинции островов Рюкю), ареал имеют 2 вида: *L. affinis* и *L. hypoglauca* — они лишь частично заходят в Японо-Корейскую провинцию.

Японо-маньчжурский, охватывающий Маньчжурскую и Японо-Корейскую флористические провинции, ареал имеет лишь *L. praeflorens* (рис. 10).

Маньчжурский ареал имеют 4 вида и подвида — *L. purpurea*, *L. maximowiczii* subsp. *maximowiczii* (рис. 8),

L. nigra L. subsp. *barbinervis* (рис. 8), *L. vesicaria*.

Сахалино-хоккайдский ареал имеют 2 подвида — *L. alpigena* subsp. *glehnii* и *L. maximowiczii* subsp. *sachalinensis* (рис. 8).

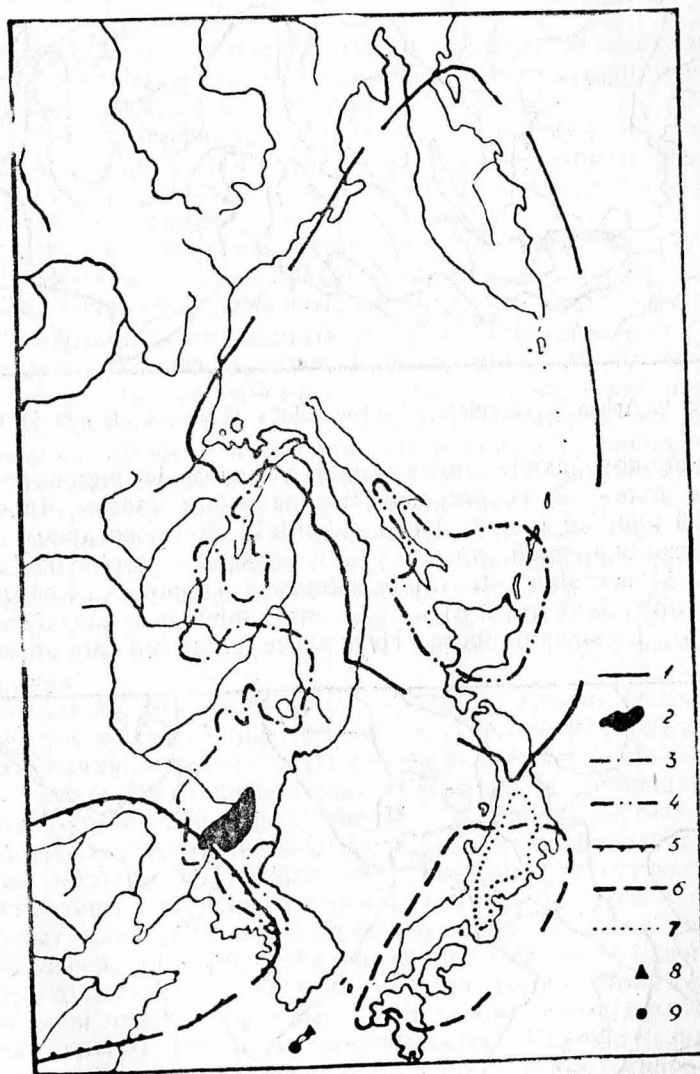


Рис. 8. Распространение жимолостей подсекции *Rhodantha* на Северо-Востоке Евразии: 1 — *L. chamissoi* Bunge ex P. Kir., 2 — *L. nigra*, *L.* subsp. *barbinervis* (Kom.) Nedoluzhko, 3 — *L. maximowiczii* (Rupr.) Regel subsp. *maximowiczii*, 4 — *L. maximowiczii* subsp. *sachalinensis* (Fr. Schmidt) Nedoluzhko, 5 — *L. tatarinowii* Maxim., 6 — *L. mochidzukiana* Makino, 7 — *L. tschonoskii* Maxim., 8 — *L. leptantha* Rehd., 9 — *L. subsessilis* Rehd.

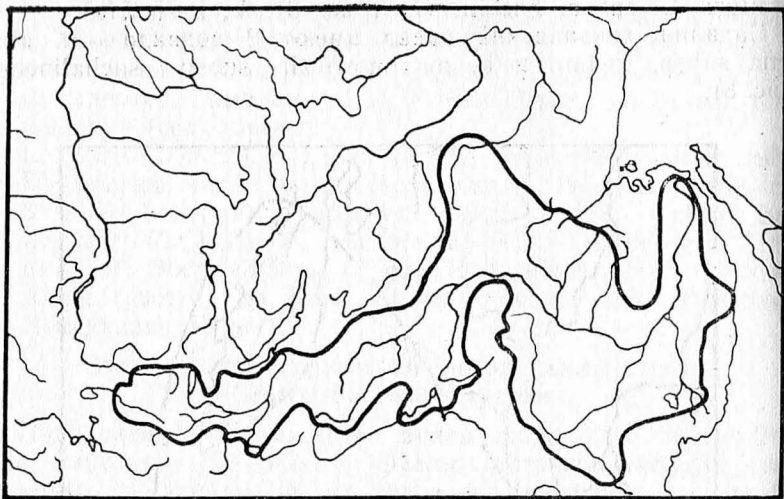


Рис. 9. Ареал *L. caerulea*, *L. subsp. edulis* (Turcz. ex Regel) Hultén

Японо-корейский ареал имеет в целом 18 видов региона, однако только 2 из них свойственны обеим частям Японо-Корейской провинции — *L. harai*, *L. vidalii*. В то же время 11 видов имеют японский ареал — *L. demissa*, *L. morrowii*, *L. gracilipes*, *L. cerasina*, *L. ramosissima*, *L. konoii*, *L. linderifolia*, *L. mochidzukiana* (рис. 8), *L. musashiensis*, *L. tschonokii* (рис. 8), *L. strophiphora*. Некоторые виды можно отнести к

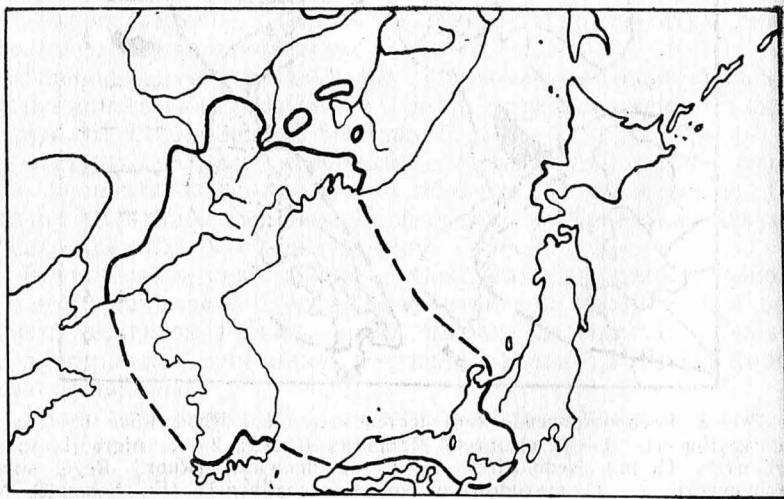


Рис. 10. Ареал *L. praeflorens* Batal. (пунктир — по морю)

локальным эндемам о-ва Хонсю — *L. demissa*, *L. konoii*, *L. linderifolia*, *L. tschonokii* и *L. musashiensis*. К собственно корейским видам относятся 5: *L. cerasoides*, *L. coreana*, *L. topantha*, *L. subsessilis*, *L. leptantha*, причем последние 2 вида являются хорошо обособленными локальными эндемиками о-ва Чечжудо (рис. 8).

Наконец, 2 вида имеют в общем северокитайские ареалы, но незначительно заходят в Маньчжурскую флористическую провинцию — *L. kungeana*, *L. tatarinovii* (рис. 8).

Подобную типификацию ареалов, основанную на фитохоронах А. Л. Тахтаджяна [1978], при ее некотором расширении можно применить, по-видимому, и к другим таксонам флоры нашего региона.

Представляет интерес рассмотреть ряд вопросов формирования современных ареалов некоторых жимолостей Северо-Востока Евразии и родственных им видов.

Палеоботанические данные по роду *Lonicera* практически отсутствуют [Поляркова, 1958; Рябова, 1980]. М. А. Ахметьев [1974], А. Г. Аблаев [1978] отмечают, что на территории советского Дальнего Востока жимолости появились на рубеже олигоцена и миоцена в качестве ассоциантов сосновых и мелколиственных лесов, потеснивших более теплолюбивые растительные группировки. Однако конкретных примеров флористических комплексов с участием жимолостей автор не привел. Отсутствуют сведения о них и в обобщающей работе по четвертичным отложениям Приморья [Короткий и др., 1980]. Это характерно для палеоботанических работ, относящихся к территории Голарктики, что обусловлено, на наш взгляд, рядом причин.

Во-первых, листовым кустарникам, весьма редко доминирующим в растительном покрове, уделяется гораздо меньше внимания, нежели породам-эдификаторам. Из-за этого более тщательно определяются биофоссилии, имеющие определяющее значение для познания истории растительности. На образцы же, явно не относящиеся к эдификаторам, внимания обращается меньше, и среди них зачастую определяются лишь растения, весьма своеобразные либо по форме листовых пластинок и жилкованию, либо по строению пыльцевых зерен, наподобие *Menispermum*, *Corylus*, *Viburnum* aff. *orulus*, *Quercus* и др. Жимолости сходны по характеру жилкования и форме листовых пластинок с представителями многих других родов покрытосеменных: *Maackia* (листочки), *Rhamnus*, *Rhus* (листочки), *Euonymus*, *Cornus*, *Rhododendron* и др., так что могут быть отнесены к перечисленным родам.

Во-вторых, весьма возможно, что листья жимолостей вообще почти отсутствуют в отложениях из-за несоответствия скорости фоссилизации скорости деструкции их органов. Во всяком случае, их листья разлагаются бесспорно намного бы-

стрее, чем листья обычных в отложениях *Populus*, *Quercus*, *Fagus*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Platanus*, *Magnolia*, *Acer* и др., имеющих мощную эпидерму и развитую сеть механических тканей.

В-третьих, пыльца жимолостей в спорово-пыльцевых комплексах [Короткий и др., 1980; Голубева, Караулова, 1983; и др.] относится обычно к общей группе «прочие листовые породы», чему способствовало и отсутствие долгое время работ по морфологии пыльцевых зерен жимолостевых — пробел, уменьшившийся лишь в последнее время [Punt et al., 1974; Митина, 1975; Оськина, 1976].

В связи с изложенным реконструкции палеоареалов приходится основывать на сочетании морфолого-географических, ценогенетических и историко-географических данных. Общие схемы развития и становления ареалов основных групп рода уже намечены Н. В. Рябовой [Стогова, 1972, 1973; Рябова Стогова, 1975; Рябова, 1980]; они основаны главным образом на данных А. Редера [Rehder, 1903] и обработки А. И. Полярковой [1958]. На основании таксономического и эколого-географического изучения групп жимолостей, представленных на северо-востоке Евразии, мы смогли внести существенные коррективы в некоторые из этих схем, а для других предложить новые.

Подсекция *Tataricae*. Отмечая своеобразие распространения жимолостей данной подсекции и исходя из традиционного понимания ее объема, Н. В. Рябова сделала вывод о том, что формирование ареала подсекции связано с горными районами Средней Азии. Нами проведена ревизия таксономического состава секции *Lonicera* [Недолужко, 1983б], позволившая существенно изменить и очертания ареалов ее подразделений (рис. 11). По нашим данным, подсекция *Tataricae* распространена от Японии до Кавказа практически непрерывно, причем центр ее видового разнообразия находится в Восточноазиатской флористической области, где распространены представители двух рядов — *Ruprechtianae* и *Maackianae*, являющиеся, по-видимому, наиболее примитивными не только в подсекции *Tataricae*, но и во всей секции *Lonicera*. Западную часть ареала подсекции занимают жимолости ряда *Tataricae*, которые образовались здесь, скорее всего, автохтонно под влиянием неогеновой аридизации климата и похолодания, вызвавшего поднятие лесных и лесостепных группировок в горы [Гулисашвили, 1967; Пахомов, 1980]. Одновременный эволюционный отбор по двум параметрам позволил этим жимолостям выжить в жестких условиях антропогена и даже занять весьма прочное место в растительных группировках Казахстана, Средней и Центральной Азии. Особенно это относится к *L. tatarica*. Большая экологическая пластичность в природе [Двораковский, 1958] и культуре [Рябова, 1980], на-

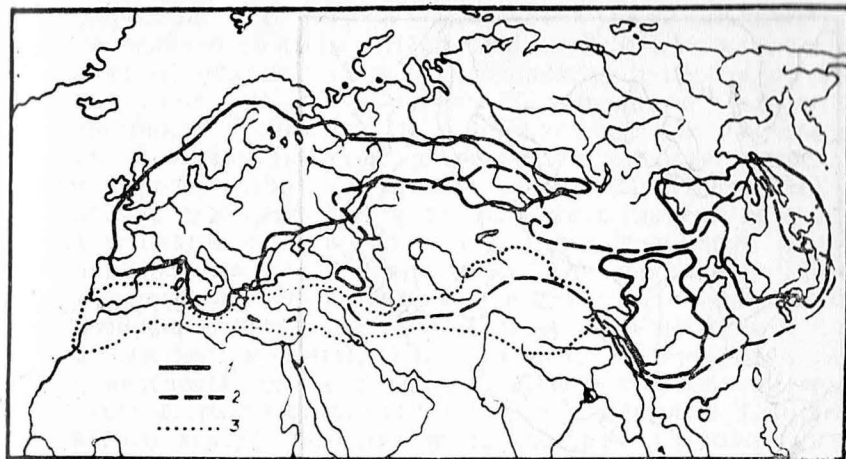


Рис. 11. Ареалы подсекций секции *Lonicera*: 1 — *Lonicera*, 2 — *Tataricae*, 3 — *Melanospermae*

личие широкой внутривидовой изменчивости, послужившей причиной описания в ее пределах многих таксонов различного ранга [Rehder, 1903; Поляркова, 1958 и др.], являются свидетельством быстрых темпов эволюции вида в неогене — антропогене, хотя по родству он и относится к числу наиболее примитивных жимолостей.

Если учесть, что подсекции *Melanospermae* ближе именно к ряду *Tataricae* и обособилась, видимо, позже, чем подсекция *Lonicera*, то сложение ареалов этих групп жимолостей дает картину распространения, близкую к распространению подсекций *Alpigenae* и *Rhodantheae* секции *Isika*.

Жимолости Маака и Рупрехта явно более древнего происхождения, чем жимолость татарская. Они существовали в пределах Восточной Азии на протяжении антропогена скорее всего без коренных изменений своего морфолого-биологического облика. *L. maackii* — один из наименее эволюционно продвинутых видов в секции *Lonicera*, в чем мы вполне согласны с Н. В. Рябовой. Ареал вида занимает значительную часть Восточноазиатской флористической области, причем лишь небольшой северный участок его находится в пределах СССР в бассейне р. Амур (рис. 12). При плейстоценовых похолоданиях этот вид отступал к югу, особого типа жимолости при этом не сформировалось. Признаки соцветий и плодов у жимолости Маака весьма константны, если не принимать во внимание изменчивость длины цветоносов, варьирующей неопределенно, в силу чего выделение *L. podocarpa* (Franch. ex Rehd.) Pojark. никак не оправдано. В Приморье и Приамурье этот вид произрастает на небольших абсолютных высотах в

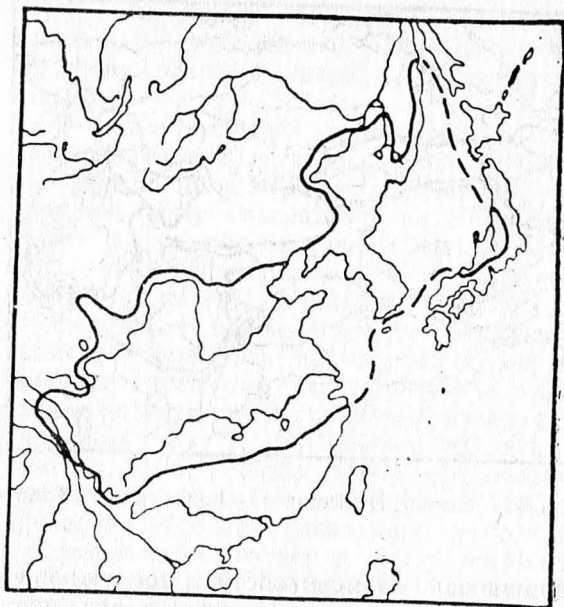


Рис. 12. Ареал *L. maackii* (Rupr.) Herd.

местностях с длительным вегетационным периодом. Опыляется он ночными чешуекрылыми, что обусловлено наличием не присущих другим нашим жимолостям снежно-белых венчиков; хорошо посещается и пчелами. Ноктолепидофилия предполагает наличие повышенного фона температур в период цветения. Распространение вида к северу несомненно лимитируется и длительностью вегетационного периода; об этом говорят и характер распространения вида в пределах СССР, и факты позднего (после заморозков) начала листопада, сохранения плодов на ветвях до середины зимы.

Ряд *Ruprechtianae* несколько более продвинул эволюционно, о чем свидетельствует его распространение на самом севере Восточной Азии, где он развивался, по всей вероятности, также автохтонно в течение части неогена и всего антропогена, причем островной тип (*L. morrowii*) сильно обособился от континентального по строению венчика, в то время как по другим признакам они весьма сходны. Изоляция ареалов произошла, вероятно, задолго до образования Корейского пролива, произошедшего в конце плейстоцена [Куренцова, 1973]. Различия в строении венчика этих видов произошли, вероятно, в результате приспособления их к различным опылителям.

Подсекция *Lonicera*. Представители этой подсекции, измененной нами в объеме [Недолужко, 1983б], имеют общий ареал, сходный с объединенным ареалом подсекций *Tataricae* и

Melanospermae, т. е. распространены от Японии до Западной Европы. Однако ее виды отсутствуют в Южном Китае и в Гималаях и заселяют полосу, проходящую к северу от пустынь и внутренних морей Евразии и прерванную в Джунгаро-Кашгарии и Монголии. В подсекции мы рассматриваем 4 вида. В секции *Lonicera* это, пожалуй, наиболее прогрессивная группа, которая, в отличие от подсекций *Alpigenae* и *Rhodantheae*, в антропогене пострадала мало, далеко не столь сильно сократив свой ареал. Среди видов подсекции, по-видимому, наиболее близок к предкам *L. koehneana* Rehd., распространенный в Центральном Китае. Этот вид имеет общие черты морфологии с видами ряда *Maackianae* подсекции *Tataricae*. Отсюда, из Китая, еще в миоцене по территории Евразии, приспособляясь к более холодным условиям в горах и на севере, распространялись предки подсекции *Lonicera*. Увеличение холодостойкости группы связано, возможно, и с увеличением, сравнительно с другими видами секции *Lonicera*, размеров и степени опушенности зимующих почек у *L. koehneana*, *L. chrysantha* и *L. xylosteum*. У японского вида *L. demissa* почки, наоборот, мелкие, однако его генезис с третичного времени был связан с приспособлением к обитанию в горных лесах Японских островов с их мягкой влажной зимой. В антропогене климат Японии не претерпевал таких резких колебаний, как климат материка [Miki, 1939]. Проникновение же окраинных приморских популяций «хризантоидных» жимолостей в высокие пояса растительности, возможно, проходило и на Корейском полуострове, но здесь плейстоценовое похолодание было более ощутимым и горный тип мог вымереть, еще не дифференцировавшись. С размерами почек у *L. demissa* коррелируют размеры цветков и листьев, толщина побегов и другие признаки, формирующие типичный для горных жимолостей Восточной Азии габитус. Изоляция японской жимолости от материковой произошла, несомненно, еще до образования Корейского пролива.

Материковые виды могли быть поставлены плейстоценовыми похолоданиями на грань исчезновения. Однако усилившиеся темпы эволюции, на фоне уже существовавшей относительной холодостойкости, позволили предкам подсекции не только удержать свои позиции в растительном покрове, но и стать ко времени голоцена характерным компонентом смешанных и хвойных лесов мезофильного типа. Таким образом, у данной подсекции оказалось больше возможностей для приспособлений к низкотемпературному фактору, чем у видов ряда *Maackianae*, но меньше предпосылок для приспособления к аридизации климата Центральной Азии, вызвавшей в итоге разрыв ареала (впрочем, не слишком протяженный) и образование в Северном Китае (Ганьсу) ксерофитизированных экотипов, описанных как *L. chrysantha* var. *longipes*.

Соответственно разрыву в ареале незначительны и хиатусы в морфологических признаках *L. xylosteum* и *L. chrysantha*. Эти виды допустимо рассматривать даже как подвиды одного вида, от чего мы, однако, воздерживаемся, так как именно «*L. longipes* Pojark.», ближайшая к *L. xylosteum* территориально, наиболее далека от нее морфологически. *L. xylosteum* и *L. chrysantha* имеют ряд хотя и мелких, но устойчивых различий по форме и опушению листьев, а также по размерам цветков; кроме того, есть различия в длине цветоносов, величине и окраске почек, но последние признаки уже довольно изменчивы. В общем, оба вида жимолости являются бореальными элементами флоры Евразии, приспособившимися в плейстоцене к обитанию в хвойных и смешанных лесах. Об этом свидетельствует факт распространения *L. xylosteum* до Архангельска [Иванина, 1977], а *L. chrysantha*, хотя, на первый взгляд, и имеет восточноазиатский ареал, встречается севернее большинства восточноазиатских видов, не только в зоне темнохвойных лесов, но и в лиственных лесах.

Кавказская островная часть ареала подсекции, по мнению А. И. Пояркового [1958], относится к особому виду *L. steveniana* Fisch. ex Pojark. Мы же считаем, что она имеет голоценовое происхождение и относится к *L. xylosteum* s. l. Хотя некоторые исследователи [Кононов, 1979] считают, что бореальные элементы проникли на Кавказ по среднеазиатско-иранскому горному мосту, однако вероятнее распространение вида с севера [Бобров, 1975], а дизъюнкция имеет своей причиной аридизацию климата и наступление степей в голоцене. На это указывает и слабая морфологическая обособленность *L. steveniana*, и отсутствие «хризантоидных» жимолостей в убежищах-рефугиумах среднеазиатско-иранского горного моста.

Ввиду того, что в Северо-Восточном и Северном Китае хвойные и смешанные леса распространены оторванными друг от друга массивами, являющаяся их ценозоломентам *L. chrysantha* существует здесь по крайней мере 3 более или менее крупными массивами (рис. 13). Проведенное нами специальное исследование географической изменчивости диагностических признаков «хризантоидных» жимолостей данной территории привело нас к выводу о невозможности выделения 3 отдельных видов или подвидов, как это делалось ранее [Пояркова, 1958; Воробьев, 1968; Kitagawa, 1979]. Эти дизъюнкции несомненно голоценовые и в настоящее время постоянно увеличиваются вследствие расширения масштабов земледелия и других видов хозяйственной деятельности.

Подсекция *Alpigenae*. Н. В. Рябова [1980], указывая на характерные для данной подсекции значительные дизъюнкции и вытянутый от Европы до Японии ареал (рис. 14), относит ее к числу самых древних подсекций рода и считает

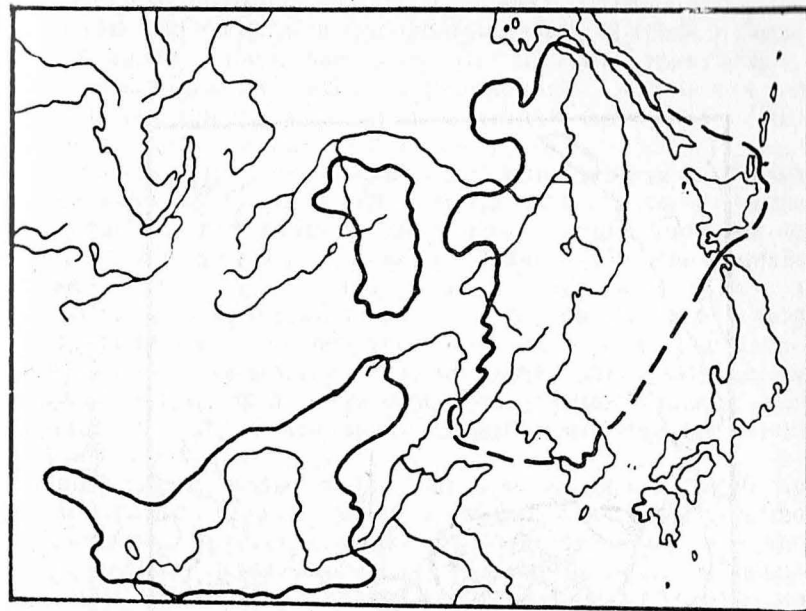


Рис. 13. Ареал *L. chrysantha* Turcz. ex Ledeb. s. l.

реликтом третичных тургайских лесов («флоры гинкго»). Мы полностью согласны с этим мнением, причем включаем в подсекцию *Alpigenae* бывшую подсекцию *Cerasinae* (на правах ряда), так как ряд *Cerasinae* является автохтонным для Японо-Корейской флористической провинции и его ареал входит в общий ареал подсекции. В ряду *Alpigenae* отмечена интересная особенность — близость по морфологии европейской и сахалино-хоккайдской жимолостей, позволившая рассматривать их как подвиды *L. alpigena* s. l. — subsp. *alpigena* и subsp. *glehnii*. Однако эта близость вполне закономерна, так как в антропогене оба таксона развивались в субконстантных, достаточно влажных и теплых условиях. Жимолости ряда *Alpigenae*, занимающие территориально промежуточное положение между ними, вели и ведут нелегкую борьбу на выживание в условиях аридизации климата материковой Азии, в связи с чем они гораздо более изменились за время антропогена. Высокие темпы эволюции, помимо всего прочего, обеспечивают повышенную морфолого-биологическую изменчивость видов на сравнительно небольшой территории их распространения и появление мутационных популяций, наподобие популяции *L. heterophylla* Desne, относимой к особому виду *L. paradoxa* Pojark [Пояркова, 1958].

Подсекция *Rhodanthae*. Как очертания, так, по-видимому, и происхождение ареалов подсекций *Rhodanthae* и *Alpigenae*

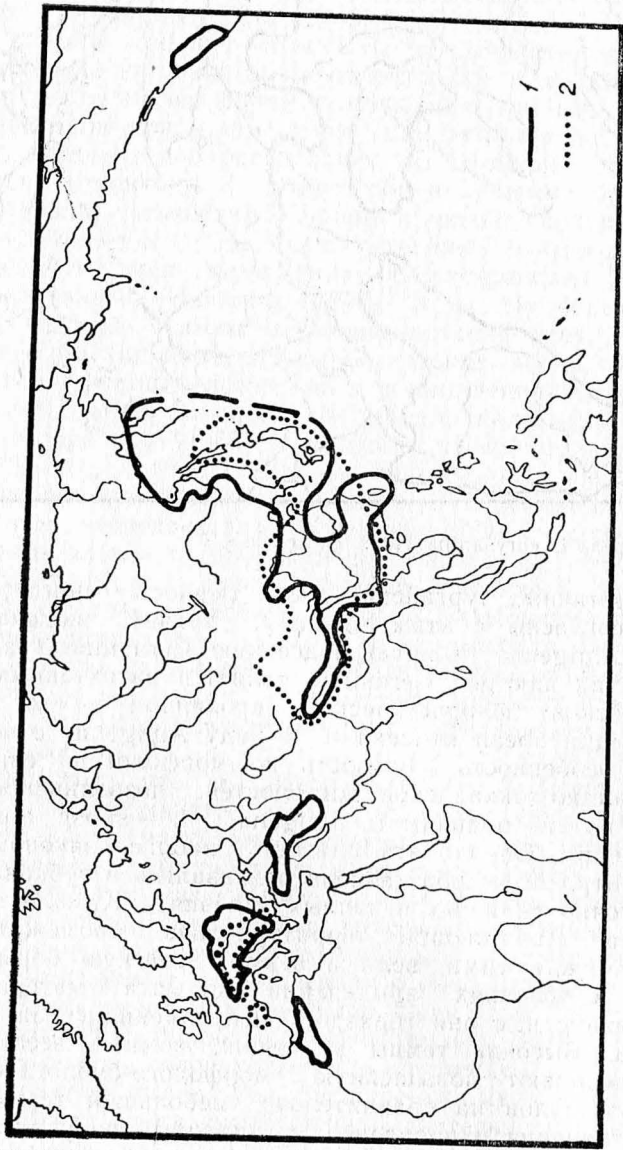


Рис. 14. Ареалы подсекций: 1 — *Rhodanthae*, 2 — *Alpigenae* s. 1.

во многом сходны (рис. 14). Н. В. Рябова [1980] подметила интересную особенность в распространении красно- и черноплодных видов *Rhodanthae*, а также наличие дизъюнкций в ареале черноплодных видов. Черноплодные жимолости распространены главным образом в западной части ареала этой подсекции, красноплодные — в восточной.

Расселение предков подсекции проходило, вероятно, в течение плейстоцена, особенно в его начале, когда и на побережье Тихого океана, и в районах нынешнего распространения черноплодных жимолостей по линии Тибет — Памяти-Иранское нагорье — Кавказ — Передняя Азия — Альпы — Атласские горы преобладал муссонный климат. В то время представители подсекций имели скорее всего сплошной ареал, который у черноплодных жимолостей был разорван затем воздействием альпийского орогенеза Гималаев, Гиндукуша, Кавказа, Альп и других гор, быстро менявшего климат в сторону аридизации [Пахомов, 1980].

Черноплодные виды, таким образом, развивались на протяжении плейстоцена и голоцена в условиях пространственной изоляции, приспособляясь к засушливому вегетационному периоду и сравнительно влажной зиме. В связи с этим они выработали некоторые ксероморфные черты морфологического строения: жесткие листья с обильным жилкованием, мелкие почки с немногими чешуями; произошло также приспособление к новым условиям ритма развития.

Красноплодные жимолости, расселившиеся из Восточной Азии вдоль побережья Тихого океана на север и через Берингский мост достигшие Северной Америки, развивались в условиях более или менее стабильного по влажности климата, адаптируясь главным образом к похолоданию.

Наиболее холодостойкая из них *L. chamissoi* приспособилась к зимовке, под снегом; она произрастает в тех районах Дальнего Востока, где обилен и стабилен снежный покров. Максимальное для всей подсекции распространение этого вида к северу можно объяснить главным образом приспособлением к зимовке под снегом, выражающимся в малых размерах куста.

На фактах распространения ряда *Nigrae* с огромной дизъюнкцией между Западной Европой и Дальним Востоком (в сочетании с фактами биогеографических связей других жимолостей) мы основываем вывод о формировании основных групп (рядов) подсекции по крайней мере еще в плейстоцене. Ряд *Nigrae* несомненно имел тогда обширный евразийский ареал, прервавшийся в один из периодов антропогена. Разрыв произошел скорее всего не столько из-за похолодания, сколько в результате аридизации климата, так как все 3 вида этого ряда весьма холодостойки, но влаголюбивы. Наличие столь большого разрыва в распространении может вызвать

сомнения в правильности отнесения *L. chamissoi* к данному ряду. Однако корейско-маньчжурская *L. nigra* subsp. *barbipervis* чрезвычайно близка к европейской *L. nigra*, s. str.; известный исследователь флоры Восточной Азии М. Китагава [Kitagawa, 1979] считал этот феномен уникальным для Маньчжурской флористической провинции. В то же время ни североамериканская *L. conjugialis*, ни другие жимолости Северо-Востока Евразии отнюдь не близки к *L. chamissoi* и *L. nigra* s. l.

Подсекция *Bracteatae* s. l. Без детального исследования таксономического состава подсекции невозможно провести ареалогический анализ, а тем более строить какие-либо предположения о генезисе ареалов в прошлом. Н. В. Рябова, разделяющая традиционную точку зрения относительно объема подсекции, указывает, что эта группа сформировалась в составе флоры Центральной и Средней Азии и получила в плиоцене определенные преимущества перед другими группами, так как ее предки «уже имели черты ксероморфного строения» [Рябова, 1980, с. 126]. По мнению Н. В. Рябовой, некоторые виды (*L. praeiflorens*, *L. subhispida*, *L. strophiphoga*, *L. elisae* Franch. и *L. pekinensis* Rehd.) отличаются по распространению от основной массы видов подсекции. Выделение нами части их в подсекции *Uniflorae* и *Praeflorentes*, таким образом, оправдывается и биогеографически (рис. 15) и экологически, так как виды этих подсекций никак нельзя назвать ксерофитизированными; в их морфологическом облике явно просматриваются черты приспособления к обитанию в достаточно влажных хвойных и широколиственных лесах Восточной Азии. Принятие нашей точки зрения относительно объема подсекции *Bracteatae* позволяет определять ее как преимущественно центральноазиатскую группу жимолостей. Подсекции же *Uniflorae* и *Praeflorentes*, по-видимому, автохтонны для Восточной Азии, но пути формирования их для нас не вполне ясны из-за недостатка материала по некоторым видам.

Подсекция *Distegiae*. Изученный нами [Недолужко, 1983а] морфогенез жимолости Толмачева, единственного узкоэндемичного вида жимолости, позволяет объяснить характер современного ареала вида наличием в естественных местобитаниях его на р. Тымь специфических условий для вегетативного размножения.

Распространение *L. tolmachevii* необычно для эндемичных растений Сахалина, так как эндемики северной части острова обычно приурочены к горным вершинам, мысам или полуостровам и не встречаются в широких долинах рек [Егорова, 1968; Определитель высших растений Сахалина..., 1974]. Узость экологической амплитуды, характер морфогенеза и возобновления жимолости Толмачева показывают, что на Сахалине

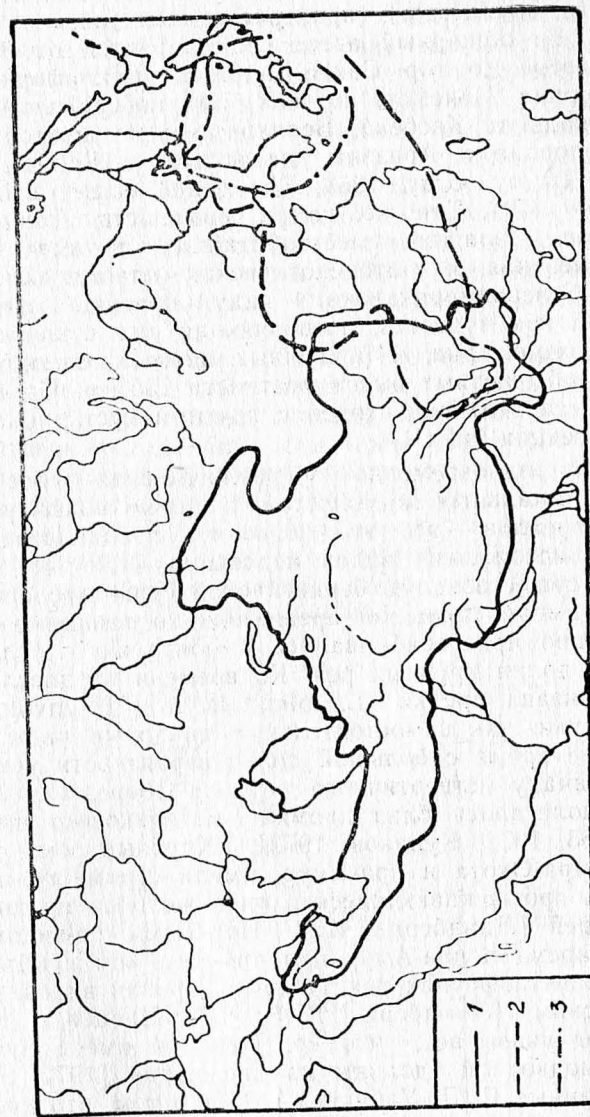


Рис. 15. Ареалы подсекций: 1 — *Bracteatae* s. str., 2 — *Praeflorentes*, 3 — *Uniflorae*

она автохтонна и территориально и экологически. Исходя из этого, становление ареала вида следует связывать с геологической историей острова.

Наиболее близка к жимолости Толмачева жимолость обертковая (*L. involucrata*), произрастающая дико в Северной Америке. Ее обширный ареал простирается от Южной Аляски на севере до гор Санта-Барбара (Калифорния) и Чиуауа (Северная Мексика) на юге, от побережья Тихого океана на западе до Квебека, Великих озер, штатов Нью-Брансуик, Колорадо и Аризона на востоке (Rehder, 1903; Hultén, 1968; Torrey, Gray, 1969; The genus *Lonicera* in British Columbia, 1979). Так же, как и жимолость Толмачева, она приурочена к влажным местообитаниям в лесах, но ее почвенная, высотная и фитоценотическая пластичность намного выше. Североамериканскому виду присуща широкая географическая изменчивость, позволяющая ему существовать на обширной территории, в различных ценозах, от морского побережья до абсолютных высот местности 1500 м. По характеру морфогенеза этот вид сходен с другими кустарниковыми жимолостями секции *Isika*.

Близость и одновременно морфологическая обособленность от всех остальных жимолостей, а также конфигурация современных ареалов — все это позволяет предполагать берингийское происхождение видов подсекции *Distegiae*. Видимо, во время существования берингийской суши представители подсекции имели сплошной ареал, однако западные популяции постепенно приспособлялись к обитанию в условиях аллювиальных долин крупных рек. Ко времени предпоследней трансгрессии океана предки *L. tolmatchevii* и *L. involucrata* существовали уже как самостоятельные викарные виды.

В настоящее время с большой долей вероятности установлено, что к началу четвертичного периода береговая линия материка располагалась близ кромки материкового шельфа [Линдберг, 1955, 1972; Кулаков, 1973]. Крупные реки, такие как пра-Уда, пра-Охота и пра-Амур, имели огромное протяжения долины, прослеживающиеся в виде желобов на дне современных морей [Линдберг, 1972]. Пра-Тынь, по-видимому, впадала в то время в пра-Амур или пра-Уду, чем и объясняется наличие в ихтиофаунах рек Тынь и Поронай видов, идентичных амурским [Линдберг, 1946; Березанцев, 1955]. Г. У. Линдберг указывает, что «р. Тынь не имеет соответствующей ей подводной долины на дне моря» [1972, с. 31]. Однако есть данные Г. Д. Удинцева [1957] о том, что продолжение долины р. Тынь прослеживается по дну Охотского моря до нижних склонов котловины Дерюгина и четко заметно на глубине 1000—1100 м.

Вероятно, предки жимолости Толмачева заселяли аллювиальные долины всех крупных речных систем на территории

нынешнего Охотского моря, существовавшего в виде небольшого полузамкнутого или озерного бассейна. В начале голоцена, когда из-за тектонического прогибания окраины материка нижние части речных систем в Охотии последовательно «ампутировались», началось и катастрофическое уменьшение площади ареала вида. Затопление шло быстрее, чем расселение жимолости вверх по долинам рек и адаптация ее в новых условиях. Переход жимолости Толмачева к преимущественно вегетативной репродукции уменьшил возможности для ее расселения. Сохранение малой части ареала вида в бассейне р. Тынь можно объяснить лишь тем, что реки Сахалина, видимо, понесли меньший урон от затопления, чем другие бассейны древних рек Охотии. Отсутствие жимолости Толмачева на р. Поронай и в низовьях р. Тынь объясняется недавним затоплением этих районов морем при последней трансгрессии.

Подсекция *Caeruleae*. Относительная молодость современных видов подсекции уже отмечалась [Хохряков, 1975; Рябова, 1980]. Мы также считаем, что голубые жимолости — единственная подсекция, обязанная своим расселением и развитием главным образом четвертичному периоду с его мощными оледенениями. Заключение о молодости их мы основываем на следующих соображениях. 1. Голубые жимолости имеют громадный циркумполярктический ареал, сопоставимый по площади с ареалом всего рода (рис. 16). Ареал не

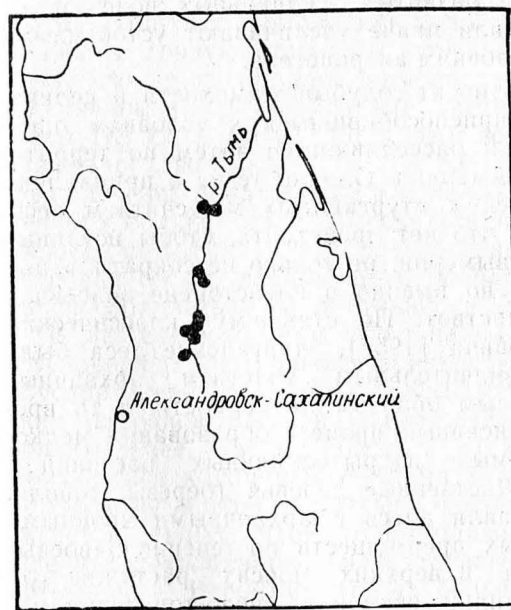


Рис. 16. Ареал *L. tolmatchevii* Pojark.

имеет крупных дизъюнкций, а на большей части занимаемой территории он сплошной, что обычно считается признаком молодости таксона [Толмачев, 1974]. Дизъюнкции же, имеющиеся вне Бореальной флористической области, несомненно, произошли уже в голоцене, на что указывает их небольшая протяженность. 2. Голубые жимолости далее других распространены к северу от центра видового разнообразия рода (юга Восточной Азии) и заселяют практически всю территорию бореальных лесов, доходя в Евразии почти до их северной границы, что свидетельствует об их исключительно холодостойкости. 3. Сплошной характер распространения по площади ареала обеспечивается исключительной для всего рода экологической пластичностью, особенно заметной в местах с разнообразным рельефом. 4. Голубые жимолости обладают прогрессивным типом морфогенеза [Мазуренко, 1972б, 1973а, б, 1977; Мазуренко, Хохряков, 1977; Недолужко, 1984а]. Чередование и комбинация семенного и вегетативного размножения повышают эколого-ценотическую устойчивость видов, так как позволяют жить им в определенной степени независимо от естественных и антропогенных смен растительности. 5. Голубым жимолостям присущи некоторые специфические прогрессивные черты морфологии: а) образование уникальных для рода псевдокарпиев [Arber, 1903; Rehder, 1903, 1909в]; б) узкий зев и заметная опушенность венчика; в) увеличенное количество семян в плодах за счет мелкосемянности; г) наличие развитых сериальных почек и др. Эти приспособления так или иначе увеличивают устойчивость жимолостей к жестким условиям антропогена.

Н. В. Рябова [1980] относит голубые жимолости к дериватам Тургайской флоры, приспособившимся к условиям плейстоценового похолодания и расселившимся затем по территории Евразии и Северной Америки. Однако тезис о принадлежности голубых жимолостей к «тургайцам» мы считаем весьма спорным. Дело в том, что нет прецедента, чтобы истинные «тургайцы» не только не вымерли, не только не сократили или раздробили свои ареалы, но именно в плейстоцене завоевали себе «жизненное пространство». По ставшему классическим мнению А. Н. Криштофовича [1957], тургайские леса были широколиственными со значительным участием архаичных хвойных и заселяли главным образом низменности, в то время как в горах шел интенсивный процесс образования мелколиственных ветроопыляемых покрытосемянных растений и прогрессивных хвойных. Лиственные деревья (березы, тополя, ивы) успешно конкурировали здесь с архаичными хвойными и в силу их эволюционных преимуществ постепенно завоевывали территорию, образуя в верхних поясах растущих гор новые типы леса — березняки, осинники, ивово-тополевые насаждения. Здесь же формировались и леса из прогрессивных

хвойных — мелкосемянных пихт и елей, сосны (в том числе сибирской) и, наконец, лиственницы.

Кустарники из семейства жимолостевых, в том числе и виды *Lonicera*, были обычными компонентами подлеска тургайских лесов, и большинство их погибло или отступило вместе с этой формацией при последующем похолодании климата, как погибли близкие голубым жимолостям лианы. Нам представляется возможным, что предки современных *Saguleae* были, во-первых, третичными элементами [Васильев, 1958], во-вторых, сначала действительно росли в смешанных тургайских лесах, а не в лесах из прогрессивных хвойных. На это указывает факт сравнительно раннего цветения голубых жимолостей (рис. 17).

Имея определенные преимущества перед другими группами, голубые жимолости проникли в горные растительные группировки и эволюционировали в направлении приспособления к горным условиям параллельно с эволюцией древостоев из указанных анемофильных и анемохорных деревьев, где задолго до оледенения они заняли особое ценотическое положение. Таким образом, предки голубых жимолостей к началу плейстоцена уже не были «тургайцами» и в силу этого не вымерли и не отступили при похолодании климата, а даже получили возможность для дальнейшего расселения и адаптации.

Если судить по современному разнообразию экотипов, то в качестве наиболее вероятной области возникновения холодостойких голубых жимолостей можно рассматривать Алтайско-Саянскую горную страну. В этой связи небезынтересен тот факт, что здесь голубые жимолости являются наиболее ярко выраженными ценоэлементами лесов из сибирской кедровой сосны [Крылов, Речан, 1967], что, возможно, связано с их сопряженной эволюцией. Итак, возникнув в эоцене—плиоцене в горах центра Азиатского материка, голубые жимолости современного облика стали расселяться по всем горным системам средних широт Азии, где распространились леса из сибирской кедровой сосны, лиственницы, тополей, берез и ив, и начали приспосабливаться к обитанию в темнохвойных лесах.

В неогене южные и юго-западные популяции развивались в условиях усиливающейся аридности климата [Пахомов, 1980], обусловленной поднятием горных хребтов и удалением морских бассейнов. В связи с этим здесь тургайские леса деградировали ранее, чем в Сибири, а их компоненты частично приспособились к изменению климата от муссонного к средиземноморскому аридному, сильно сократив свои ареалы. Что же касается горных видов, то им приходилось приспосабливаться еще и к похолоданию, происходившему в верхних поясах растительности. Вероятно, что на большей площади среднеазиатской части ареала вымерла в то время и голубая диплоидная жимолость. Только на небольшой площади низкогорий она

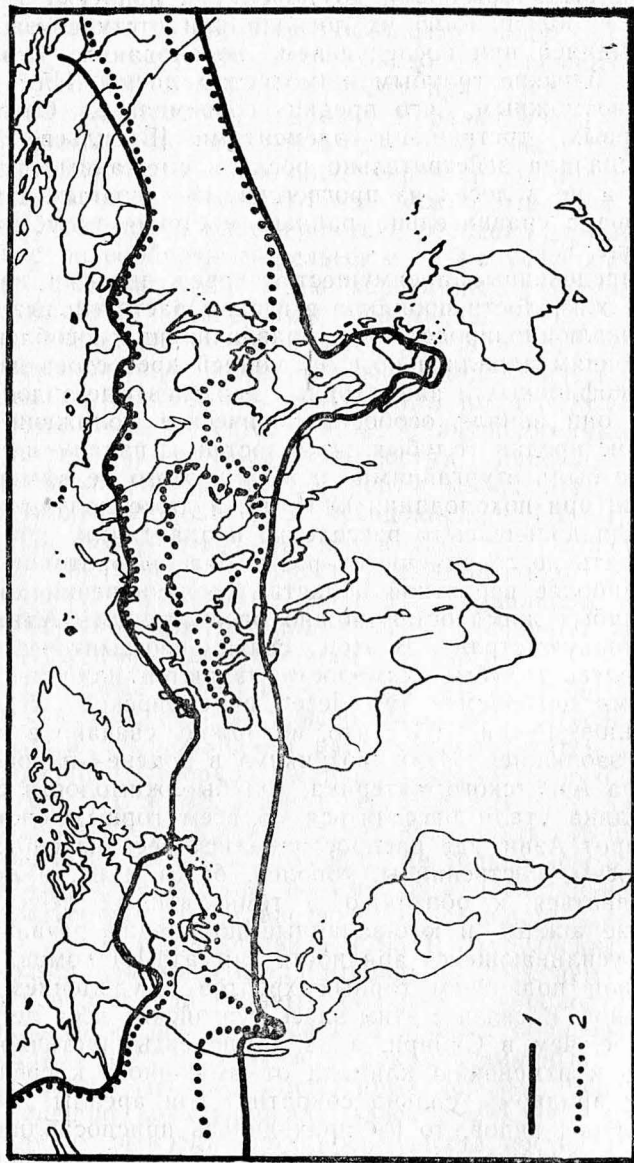


Рис. 17. Ареал рода *Lonicera* (1) и подсекции *Saeguraleae* (2)

смогла приспособиться к новым условиям и, приобретя ряд ксероморфных признаков, сформировала в конечном итоге диплоидный вид *L. iliensis* Pojark., который мы считаем вполне обособленным, а не экоморфой *L. saeguraleae*, как полагала Н. В. Рябова [1980].

На Кавказе и в Европе в дочетвертичное время голубые жимолости отсутствовали. Ввиду наличия отсекающих морских бассейнов возможностей для расселения туда еще не существовало. Таким образом, к началу плейстоцена голубые жимолости были распространены в горах Алтая, Саян, Забайкалья, Хингана и Сихотэ-Алиня и в изолированных местах гор Средней Азии.

Глобальное похолодание в плейстоцене на фоне продолжающейся аридизации климата Центральной Азии привело к колоссальным изменениям в конфигурации ареалов, коренным образом изменило характер растительности Евразии и Северной Америки, уничтожило или отодвинуло на юг или в отдельные убежища многие теплолюбивые виды, увеличило темпы эволюции высших растений путем ужесточения отбора. В не покрытых льдом областях Голарктики лучшее развитие получили арктоальпийские, а также горно-бореальные элементы [Шумилова, 1962], к каковым относились и голубые жимолости. Ближайшие к ним теплолюбивые виды жимолости погибли, и сейчас подсекция *Saeguraleae* обособленная группа рода.

Во время межледниковий голубые жимолости вместе с бореальными лесами распространялись на территории, освобожденные из-под ледника, достигнув в какие-то периоды Европы, а по Берингийскому мосту — Северной Америки. Предположение о проникновении их в Америку через Европу мало вероятно, так как североамериканские жимолости по морфологическим признакам ближе субарктическим евразийским экотипам, нежели западноевропейским. При многократном расширении и сокращении ареала голубых жимолостей неоднократно на протяжении плейстоцена образовывались островные популяции, развивавшиеся некоторое время самостоятельно. Однако в межледниковья генетические связи осколочных популяций возобновлялись и между ними происходила интрогрессивная гибридизация [Бобров, 1983]. При этом новых видов тетраплоидных голубых жимолостей, по-видимому, не образовалось.

Среднюю Азию голубые жимолости, вероятно, заселили повторно, образовав по ее горным цепям предка современной *L. stanantha* Pojark. s. str. Эта же жимолость при похолоданиях дошла по горам Передней Азии до Кавказа, где затем при голоценовом потеплении обособилась часть ареала, часто относимая к отдельному виду *L. bushiorum* Pojark. При таком расселении скрещивания с *L. iliensis* не происходило из-за карiotипических различий у видов.

В послеледниковые образовалась еще одна дизъюнкция — европейская, но она, во-первых, невелика (разрыв ареала — от гор Чехословакии до Прибалтики), а во-вторых, полностью экологического свойства, так как вызвана отсутствием подходящих условий существования для голубых жимолостей на территории Польши.

Как в плейстоцене, так и в начале голоцена жимолости Монголии и Китая так же как и среднеазиатские, приспособлялись к похолоданию и аридизации климата, но имели постоянный обмен наследственной информацией с более северными популяциями и обособились незначительно.

Несомненно, что и сейчас темпы эволюции голубых жимолостей высоки, продолжается также широкая интрогрессивная гибридизация. Однако, кроме *L. iliensis*, все типы следует, на наш взгляд, относить к одному виду *L. caerulea*, так как их изменчивость не вполне географически определена и различные морфотипы встречаются в разных частях ареала.

Таковы вкратце наши представления о генезисе ареалов основных групп жимолостей, представленных на Северо-Востоке Евразии.

ВЫВОДЫ

1. На территории Северо-Востока Евразии дико произрастает 41 вид и подвид рода *Lonicera* L.

2. Анализ морфологических и биологических признаков жимолостей показывает, что за первичную жизненную форму рода следует принять ортотропный и, по-видимому, вечнозеленый многоствольный кустарник с верхушечными кистевидными соцветиями.

3. Листопадность у жимолостей — явление древнее, не связанное с плейстоценовыми похолоданиями.

4. Лиана как жизненная форма в роде жимолость появилась по крайней мере в олигоцене.

5. В пересмотренной системе рода *Lonicera* вместо деления рода на 2 подрода предложено делить его на 5 секций и 29 подсекций; крупные подсекции подразделяются на видовые ряды.

6. Составленный конспект жимолостей Северо-Востока Евразии включает 3 секции, 15 подсекций. Наиболее богато представлена здесь подсекция *Rhodanthae* секции *Isika* (9 видов и подвидов, или 41% объема подсекции).

7. На Северо-Востоке Азиатского материка наиболее широко распространены представители подсекции *Caeruleae* (секция *Isika*).

8. Географический анализ жимолостей региона показывает, что большинству их свойственны различные типы восточноазиатских ареалов.

9. Для большинства подсекций рода климатические и геологические изменения в антропогене были в целом неблагоприятными, что выразилось в сокращении их ареалов и образовании крупных дизъюнкций. По-видимому, лишь виды подсекции *Caeruleae* не утратили своих позиций и даже расселялись в это время.

ЛИТЕРАТУРА

- Аблаев А. Г. Геология и история флор побережий Японского моря (в позднемоловое и третичное время). М.: Наука, 1978. 192 с.
- Артюшенко З. Т. Развитие цветка и плода жимолостных. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 6, 1951, вып. 2, с. 131—169.
- Ахметьев М. А. Оligоценовые и миоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР как показатели климатической обстановки. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1974, № 4, с. 131—143.
- Березанцев Ю. А. Рыбы верхней реки Тымь на острове Сахалине. — В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск, 1955, вып. 2, с. 111—119.
- Бобров Е. Г. *Pinus sylvestris* s. l. на Кавказе, история и систематика. — Ботан. журн., 1975, т. 60, № 10, с. 1421—1433.
- Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация и геосторические смены формаций таежной зоны СССР. — Там же, 1983, т. 68, № 1, с. 3—9.
- Бондаренко О. Н. Род Жимолость — *Lonicera* L. — В кн.: Флора Узбекистана. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961, т. 5, с. 562—577.
- Бочкарникова Н. М. Новый вид жимолости. — Тр. по прикл. ботан., генетике и селекции, 1975, т. 54, вып. 1, с. 241—245.
- Васильев В. Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1958, вып. 3, с. 361—457.
- Вольф Э. Л. Материалы для изучения русских видов жимолостей. — Изв. Лес. ин-та, 1899, вып. 3, с. 1—77.
- Вольф Э. Л. Наши древесные породы зимой: Определитель по почкам лиственных древесных пород с опадающей листвой. СПб, 1908. 116 с.
- Воробьев Д. П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 277 с.
- Голоскоков В. П. Род Жимолость — *Lonicera* L. — В кн.: Флора Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1965, т. 8, с. 222—244.
- Голубева Л. В., Караулова Л. П. Растительность и климатостратиграфия плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока СССР. М.: Наука, 1983. 143 с.
- Гринфельд Э. К. Происхождение и развитие антофиллии у насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 208 с.
- Гулисавили В. З. Происхождение древесной растительности субтропического и умеренного климатов и развитие ее наследственных особенностей. Тбилиси: Мецниереба, 1967. 217 с.
- Двораковский М. С. Значение татарской жимолости для степного лесоразведения. — Вестн. МГУ. Сер. биол., 1958, № 4, с. 65—76.
- Егорова Е. М. К характеристике эндемов флоры Сахалина. — Тр. Сахалин. комплексе. НИИ ДВНЦ АН СССР, 1968, вып. 19, с. 160—168.
- Зайцев Г. Н. Значение признаков семян для систематики рода жимолость (*Lonicera* L.). — Ботан. журн., 1958а, т. 43, № 8, с. 836—840.
- Зайцев Г. Н. Результаты интродукции видов рода *Lonicera* L. в Ленинграде. — Автореф. дис. ... канд. биол. наук/Ботан. ин-т АН СССР им. В. Л. Комарова. Л., 1958б. 22 с.
- Зайцев Г. Н. Интродукция жимолости в Ленинграде. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 6, 1962, вып. 8, с. 184—275.

- Зайцев Г. Н. Жимолость со съедобными плодами.—Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1969, т. 40, вып. 3, с. 183—189.
- Иванина Л. И. Род Жимолость — *Lonicera* L.—В кн.: Флора Северо-Востока Европейской части СССР. Л.: Наука, 1977, т. 4, с. 147—148.
- Им Рок Зе. Определитель древесных растений Кореи. Пхеньян, 1964, 467 с. (на кор. яз.).
- Комаров В. Л. *Species novae Florae Asiae orientalis*.—Тр. Петерб. ботан. сада, 1901, т. 19, с. 419—449.
- Комаров В. Л., Клубукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края. Л.: Изд-во АН СССР, 1932, т. 2, с. 623—1175.
- Кононов В. Н. Есть ли во флоре горного Кавказа арктические и бореальные элементы.—В кн.: Проблемы ботаники. Новосибирск: Наука, 1979, с. 54—59. (Флора и растительность высокогорий; Т. 14; Вып. 1).
- Короткий А. М., Караулова Л. П., Троицкая Т. С. Четвертичные отложения Приморья: Стратиграфия и палеогеография. Новосибирск: Наука, 1980, 233 с. (Тр./Ин-т геол. и геофиз. СО АН СССР; Вып. 429).
- Криштофович А. Н. Палеоботаника. 4-е изд. М.: Гостоптехиздат, 1957, 650 с.
- Крылов А. Г., Речан С. П. Типы кедровых и лиственничных лесов Горного Алтая. М.: Наука, 1967, 223 с.
- Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л.: Наука, 1980, 264 с.
- Кулаков А. П. Четвертичные береговые линии Охотского и Японского морей. Новосибирск: Наука, 1973, 188 с.
- Куренцова Г. Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973, 230 с.
- Куренцова Г. Э. Сосудистые растения Дальневосточного государственного морского заповедника.—В кн.: Цветковые растения островов морского заповедника. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 34—61.
- Линдберг Г. У. Геоморфология дна окраинных морей Восточной Азии и распространение пресноводных рыб.—Изв. ВГО, 1946, т. 78, вып. 3, с. 279—300.
- Линдберг Г. У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1955, 334 с.
- Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня моря в четвертичный период. Л.: Наука, 1972, 548 с.
- Мазуренко М. Т. Некоторые особенности морфогенеза трех видов жимолости.—Бюл. ГБС АН СССР, 1972а, вып. 83, с. 78—82.
- Мазуренко М. Т. Особенности морфогенеза жимолости японской.—Там же, 1972б, вып. 85, с. 56—61.
- Мазуренко М. Т. Системы побегов и циклы их развития у кустарников семейства жимолостных.—Автореф. дис. ... канд. биол. наук/ГБС АН СССР. М., 1973 а. 31 с.
- Мазуренко М. Т. Формы роста жимолости камчатской.—В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973б, с. 244—250.
- Мазуренко М. Т. Онтогенез жимолости камчатской в оптимальных условиях произрастания.—Бюл. МОИП. Отд. биол., 1977, т. 82, вып. 2, с. 143—149.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977, 160 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый XII международным ботаническим конгрессом, Ленинград, 1975 г./Под ред. Стафле Ф. А. Л.: Наука, 1980, 284 с.
- Митина Л. П. Палиноморфологическая характеристика некоторых мезофильных растений семейства жимолостных.—В кн.: Сб. науч. работ Саратов. с.-х. ин-та. Саратов, 1975, вып. 44, с. 126—131.
- Недолужко В. А. Жимолость Толмачева — реликтовый эндем северо-пацифической флоры.—В кн.: Тез. докл. 7 сессии Дальневост. регион. совета по проблеме АН СССР «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (28 июля — 4 августа 1982 г.). Петропавловск-Камчатский, 1982а, с. 84—85.
- Недолужко В. А. Биология и распространение жимолости раннецветущей в СССР.—Бюл. ГБС АН СССР, 1982б, вып. 124, с. 57—62.
- Недолужко В. А. Жимолость Толмачева на Сахалине.—Там же, 1983а, вып. 127, с. 29—34.
- Недолужко В. А. Новая система секции *Lonicera* рода *Lonicera* L. (*Caprifoliaceae*).—В кн.: Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1983б, т. 20, с. 176—179.
- Недолужко В. А. Жизненные ритмы и жизненные формы дальневосточных видов жимолости.—В кн.: Фенологические явления в Приморье. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984а, с. 28—35.
- Недолужко В. А. Феноритмотипы рода жимолость в связи с его морфологической эволюцией.—Там же, 1984б, с. 19—24.
- Недолужко В. А. Новая система подсекции *Rhodantheae* (*Maxim.*) *Rehd.* рода *Lonicera* L. (*Caprifoliaceae*).—В кн.: Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1984в, т. 20, с. 145—149.
- Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов./Под ред. Толмачева А. И. Л.: Наука, 1974, 372 с.
- Оськина Л. Д. Палинологические данные к построению системы жимолостных.—В кн.: Вопросы систематики покрытосеменных. Орджоникидзе, 1976, с. 66—68.
- Пахомов М. М. Палеогеографические аспекты истории растительности гор Средней Азии на примере Памиро-Алая.—Ботан. журн., 1980, т. 65, № 8, с. 1138—1147.
- Пояркова А. И. Род Жимолость — *Lonicera* L.—В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, т. 23, с. 467—573, 728—739.
- Пояркова А. И. Род Жимолость — *Lonicera* L.—В кн.: Флора Мурманской области. М.; Л.: Наука, 1966, т. 5, с. 166—171.
- Пояркова А. И. Род Жимолость — *Lonicera* L.—В кн.: Флора Европейской части СССР. Л.: Наука, 1978, т. 3, с. 16—20.
- Рябова Н. В. Жимолость. Итоги интродукции в Москве. М.: Наука, 1980, 160 с.
- Рябова-Стогова Н. В. Ботанико-географические особенности и история видов рода *Lonicera* L.—В кн.: Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. Л.: Наука, 1975, т. 1, с. 130.
- Стогова Н. В. Ботанико-географический анализ видов рода *Lonicera* L. в связи с интродукцией в Москве.—Автореф. дис. ... канд. биол. наук/ГБС АН СССР. М., 1972, 31 с.
- Стогова Н. В. Некоторые ботанико-географические особенности и история видов рода *Lonicera* L.—В кн.: Опыт интродукции древесных растений. М.: Наука, 1973, с. 173—204.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966, 611 с.
- Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978, 248 с.
- Ткаченко В. И. Род Жимолость — *Lonicera* L.—В кн.: Флора Киргизской ССР. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1962, т. 10, с. 293—315.
- То Бон Сеп, Сим Хак Зин, Им Рок Зе. Иллюстрированная флора Кореи. Пхеньян, 1957, т. 2, 520 с. (на кор. яз.).
- То Бон Сеп, Им Рок Зе. Иллюстрированная флора Кореи. 2-е изд. Пхеньян, 1976, 1023+46 с. (на кор. яз.).
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974, 244 с.
- Тумаджанов И. И. Опыт дробного ботанического районирования северного склона Большого Кавказа (на примере Карачая). Нальчик, 1963, 141 с.
- Удинцев Г. Д. Рельеф дна Охотского моря.—Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1957, т. 22, с. 3—76.

Федоров Ал. А. Прогрессивный характер аномалий в строении цветка *Lonicera albertii* Rgl.—Ботан. журн., 1951, т. 36, № 2, с. 183—185.

Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 202 с.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1962. 439 с.

Airy-Shaw H. K. Diagnoses of new families, new names, etc., for the seventh edition of Willis's «Dictionary». — Kew Bull., 1965, vol. 20, p. 249—250.

Arber E. A. N. On the synanthry in the genus *Lonicera*. — J. Linn. Soc. London (Bot.), 1903, vol. 36, N 246, p. 463—476.

Britton N. L., Brown H. An illustrated flora of the Northern United States. Ed. 2. N. Y., 1913, vol. 1. 331 p.

Browicz K. Caprifoliaceae. (Flora Europaea. Notulae systematicae ad floram Europaeum spectantens. N 15).—J. Linn. Soc. London (Bot.), 1974, vol. 68, N 4, p. 278—279.

Flora Coreana. Pyongyang, 1976. Vol. 6. Rubiales—Asterales. 311 p.

Fukuoka N. Taxonomic study of the Caprifoliaceae. — Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., Ser. Biol., 1972, vol. 6, N 1, p. 15—58.

Fukuoka N. The taxonomy of Caprifoliaceae. — Acta phytotaxon. Geobot. (Kyoto), 1974, vol. 26, N 1, p. 18—27.

Hitchcock A. S., Green M. L. Standard-species of Linnean genera of Phanerogamae (1753—54). — In: Intern. Bot. Congr., Cambridge (England), 1930. Nomenclature. Proposals Brit. Bot. L., 1929, p. 111—119.

Hsu Fing-sheng, Wang Gan-jin. Notes on the genus *Lonicera* Linn. of China. — Acta Phytotax. Sinica, 1984, vol. 22 (1), p. 22—31.

Huber-Morath A. Novitiae florum Anatolicae. IX. — Bauhinia, 1971, Bd. 4, N 2, p. 197—222.

Hultén E. Flora of Alaska and neighboring territories. Standard, California, 1968. 1008 p.

Kitagawa M. Neo-Lineamenta florum Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.

Komarov W. L. [Комаров В. Л.] Novitates Florae Asiae orientalis.—Feddes Rep., 1911, Bd 9, S. 391—394.

Krüssmann G. Handbuch der Laubgehölze. Berlin; Hamburg; Paris, 1962, Bd 2. 607 S.

Miki S. On the changes of flora of Japan since the upper pliocene and the floral composition at the present. — Jap. J. Bot., 1939, vol. 9, N 2, p. 213—251.

Nakai T. A new classification of the genus *Lonicera* in the Japanese empire, together with the diagnoses of new species and new varieties. — J. Jap. Bot., 1938, vol. 14, N 6, p. 359—376.

Punt W., Reitsma T., Reuvers A. The northwest European pollen flora. 2. Caprifoliaceae. — Rev. Palaeobot. Palynol., 1974, vol. 17, N 3—4, p. 5—29.

Rehder A. Synopsis of the genus *Lonicera*. — Missouri Bot. Gard. Ann. Rep., 1903, vol. 14, p. 27—232.

Rehder A. *Lonicerae* generis species varietotesque asiaticae novae vel recentius alio loco ab auctore descriptae. — Feddes repert., 1909a, Bd 6, p. 269—276.

Rehder A. Note on the morphology of the fruit of *Lonicera caerulea*. — Rhodora, 1909b, vol. 11, N 131, p. 209—211.

Rehder A. Caprifoliaceae Juss.—In: Sargent Ch. Plantae Wilsonianae. Cambridge, 1911, vol. 1, pt. 1, p. 106—144.

Rehder A. Caprifoliaceae Juss.—In: Sargent Ch. Plantae Wilsonianae. Cambridge, 1916, vol. 2, p. 617—618.

Rehder A. New species, varieties and combinations from the herbarium and collections of the Arnold Arboretum. — J. Arnold Arboretum, 1920, vol. 2, p. 121—128.

Rehder A. New species, varieties and combinations from the herbarium

and collections of the Arnold Arboretum. — Ibid., 1926, vol. 7, N 1—4, p. 22—37.

Rehder A. Enumeration of the ligneous plants collected by J. E. Rock on the Arnold Arboretum Expedition to N. W. China and N. E. Tibet. — Ibid., 1928, vol. 9, N 2, 3, p. 37—125.

Rehder A. Bibliography of cultivated trees and shrubs. N. Y.: Macmillan Co., 1949. 825 p.

Sommier S. Della presenza di stipole nella *Lonicera coerulea* L. — Nuovo Giorn. Bot. Ital., 1890, vol. 22, N 2, p. 217—227.

The genus *Lonicera* in British Columbia. — Davidsonia, 1979, vol. 10, N 3, p. 54—64.

Torrey J., Gray A. Flora of North America. Ed. 2. N. Y.; L., 1969, vol. 2. 412 p.

Troll W., Weberling F. Die Infloreszenzen der Caprifoliaceen und ihre systematische Bedeutung. — Abh. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. und Lit., 1966, N 4, S. 455—605.

Vidal L. Sur la structure et le développement du pistil et du fruit des Caprifoliacées. — Ann. Univ. Grenoble, 1897, t. 9, p. 349—357.

Weberling F. Morphologische Untersuchungen zur Systematik der Caprifoliaceen. — Abh. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. und Lit., 1957, N 1, S. 3—50.

Wendelbo P. Caprifoliaceae Juss.—In: Flora Iranica. Graz, 1965, vol. 10, p. 3—16.

Wilkinson A. A floral anatomy and morphology of the some species of the tribe *Lonicereae* of the Caprifoliaceae. — Amer. J. Bot., 1948, vol. 35, N 5, p. 261—271.