

Pennington R. T., Lavin M., Ireland H. E. et al. Phylogenetic relationships of primitive papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast intron *trnL*. // Systematic Botany. 2001. Vol. 26. P. 537—556.

Polhill R. M. *Sophoreae* // Advances in Legume systematics. 1981. Pt 1. P. 213—236.

Soladoye M. O. Leaf epidermis structure in the African genus *Baphia* and related genera // Bull. Jard. Nat. Belg. 1982a. Vol. 52. P. 415—437.

Soladoye M. O. Comparative petiol anatomy as an aid to the classification of African genus *Baphia* // J. Linn. Soc. Bot. 1982b. Vol. 85. N. 2. P. 297—313.

Soladoye M. O., Crane P. Systematic palynology of *Baphia* // Grana. 1985. Vol. 24. N 2. P. 145—160.

Soladoye M. O. Revision of genus *Baphia* // Kew Bull. 1985. Vol. 40. N 2. P. 356—410.

Stirton C. H., Du Puy D. J. A new species of *Baphia* from Madagascar // Kew. Bull. 1992. Vol. 47. N 2. P. 289—291.

Taubert P. Leguminosae africanae // Engl. Bot. Jahrb. 1896. Vol. 23. P. 172—196.

Toussaint L. *Sophoreae* / Flore du Congo Belge. 1953. Vol. 5. P. 4—54.

SUMMARY

Taxonomic revision of the genus *Baphia* Lodd. (*Fabaceae*) is presented in the paper. Morphological features, maps of distribution and illustrations for representatives of the genus are given. Cladistic analysis showed that the genus *Baphia* is not monophyletic. The subgenus *Macrobaphion* including species *B. macrocalyx*, *B. semseiana* and *B. bergerii* was described. The synopsis of species is given according to supposed structure of the genus.

УДК 582.689.2 (47 + 57)

Бот. журн., 2011 г., т. 96, № 7

© Н. К. Ковтонюк

К СИСТЕМАТИКЕ СЕКЦИИ *CORTUSOIDES* РОДА *PRIMULA* (*PRIMULACEAE*) ВО ФЛОРЕ РОССИИ

N. K. KOVTONYUK. TO THE TAXONOMY OF THE *PRIMULA* SECTION
CORTUSOIDES (*PRIMULACEAE*) IN THE FLORA OF RUSSIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

Факс (383) 330-19-86

E-mail: kovtonyuk2004@mail.ru

Поступила 02.04.2009

Окончательный вариант получен 21.02.2011

Изучена скульптура поверхности семян 7 видов рода *Primula* из секции *Cortusoides* и 6 видов рода *Cortusa* с использованием сканирующего электронного микроскопа. Выявлен ретикулярный тип скульптуры с блюдцевидно-ямчатыми клетками экзотесты у всех исследованных таксонов. Форма семян изменяется от овальных до угловато-овальных и зависит от положения семян в коробочке. По результатам ранее проведенного анализа филогенетических отношений в роде *Primula* на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рДНК, виды рода *Cortusa* с высокой степенью достоверности вошли в состав клэды секции *Cortusoides* (Ковтонюк, Гончаров, 2009), что позволяет нам сомневаться в самостоятельности рода *Cortusa*. На основе изучения обширного гербарного материала, наблюдений за изменчивостью морфологических признаков таксонов в естественных местообитаниях и на коллекционных участках, результатов молекулярных исследований и исследования скульптуры поверхности семян предложено рассматривать род *Cortusa* в составе рода *Primula*, в секции *Cortusoides*, подсекции *Cortusa* (L.) Kovt. comb. et stat. nov. Составлен концепт секции *Cortusoides* во флоре России.

Ключевые слова: флора России, *Primula*, секция *Cortusoides*, подсекция *Cortusa* (L.) Kovt. comb. et stat. nov., *Cortusa*, *Primulaceae*, скульптура поверхности семян, СЭМ, молекулярные методы, систематика растений.

К настоящему времени род *Primula* L. насчитывает 450—500 видов (Hu, Kelso, 1996; Richards, 2003), распространенных в основном в умеренной зоне и альпийском поясе гор Северного полушария, лишь некоторые из них встречаются в горах Африки (Эфиопия), тропической Азии (Ява и Суматра) и в горах Южной Америки. Во «Флоре СССР» (Федоров, 1952a) приведено 67 видов рода *Primula* из 2 подродов, 10 секций и 19 рядов.

Секция *Cortusoides* рода *Primula*, описанная I. B. Balfour в 1913 г., включает более 20 видов, распространенных в Центральной и Восточной Азии, приблизительно между 55 и 40° с. ш., 57 и 130° в. д., от южного Урала, Тянь-Шаня, Памира и восточного Афганистана на восток через Сибирь, до Дальнего Востока, включая Китай и Японию. Большинство видов этой секции произрастает в горных лесах, в расщелинах скал на высоте от 1000 до 4000 м над ур. м. (Richards, 2003) и лишь несколько видов можно встретить на равнинах в луговых сообществах, в поймах рек и в освещенных лиственных лесах.

Виды этой секции — травянистые, многолетние, короткокорневищные растения без мучнистого налета. Листья мягкие и обычно опушенные, в почкосложении края листьев завернутые на нижнюю сторону. Листовые пластинки округло-почковидные или яйцевидные с сердцевидным основанием, по краю лопастные или лопастно-зубчатые, на более или менее длинных и обычно волосистых черешках. Цветки гетеростильные или гомостильные. Пыльца округлая, 3-синколатная (меридионально-слитнобороздная). Коробочка раскрывается пятью короткими зубцами. Основное число хромосом $x = 11, 12$. Цветение в мае—июне. Все виды этой секции являются декоративными растениями (Wendelbo, 1961; Ковтонюк, 2005a, б, 2010).

Во «Флоре СССР» (Федоров, 1952a) секция *Cortusoides* насчитывала 7 видов, объединенных в 2 ряда: ряд *Kaufmannianae* Fed. с *P. eugeniae* Fed., *P. lactiflora* Turkev. (= *P. turkeviczii* V. V. Byalt.), *P. drosocalyx* Poljakov, *P. kaufmanniana* Regel, *P. munkwitziae* W. W. Sm. и ряд *Cortusifformes* Fed. с 2 видами — *P. cortusoides* L. и *P. patens* Turcz.

F. Chen (1940) получил подтверждение секционного деления рода *Primula*, изучая морфологию семян китайских первоцветов под световым микроскопом. J. Nasir (1986) исследовал семена 22 пакистанских видов *Primula* с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) и выделил 2 типа поверхности семян: ретикулярный и папиллозный. Ботаники из Индии (Malathi et al., 1988) исследовали с помощью СЭМ семена 9 видов *Primulaceae*, в том числе семена *Cortusa matthioli* L. Анатомию семян некоторых видов *Primula* описала Е. Н. Немирович-Данченко (1992). Ранее нами с помощью СЭМ была изучена поверхность семян 13 видов первоцветов флоры Сибири, принадлежащих 4 секциям, что позволило выявить новые диагностические признаки для разграничения секций в роде *Primula* (Ковтонюк, 1999).

Род *Cortusa* L. (Кортуза) назван К. Линнеем в честь директора Ботанического сада в Падье Jacobi Antonio Cortuso. В «Species Plantarum» Линней (Linnaeus, 1753 : 144) дает краткие диагнозы и ареалы двух видов *Cortusa*:

1. *C. matthioli* — «*Cortusa calycibus corolla brevioribus. Habitat in alpinis Austria, Sibiriae*» [Кортуза с чашечками короче венчика. Растет в Австрии и Сибири].

2. *C. gmelinii* — «*Cortusa calycibus corollam excedentibus. Habitat in Sibiriae. D. Gmelin*» [Кортуза с чашечками, выступающими над венчиком. Растет в Сибири. Д. Гмелин]. Фотография типового гербарного листа *Cortusa gmelinii* выставлена на сайте Линнеевского общества <http://www.linnean-online.org/1629/>. Позднее *C. gmelinii* был отнесен к роду *Androsace* (L.) Gaertn. (Jarvis, 2007).

Рядом авторов род *Cortusa* принимается как монотипный род с одним видом *C. matthioli* (Ferguson, 1972; Hu, Kelso, 1996; Richards, 2003). В монографической об-

работке рода *Cortusa* А. С. Лозина-Лозинская (1936) привела описания 9 видов кортуз, отличающихся степенью опушения растений и формой края листовой пластинки. Она пишет: «...по существу строение цветка *Cortusa* все-таки очень близко к цветку *Primula* и его можно рассматривать как крайнюю степень строения длинностолбчатого цветка *Primula*. Вегетативными частями род *Cortusa* очень близок к секции *Sinenses* Pax (=секции *Cortusoides* в современном понимании, прим. Н. К.) рода *Primula*, виды которой встречаются по всему азиатскому ареалу рода *Cortusa*, от которых и можно выводить род *Cortusa*» (Лозина-Лозинская, 1936 : 254). По мнению А. А. Федорова (19526), к роду *Cortusa* относятся несколько географических рас, сменяющих одна другую от Средней Европы до Гималаев, Китая, Дальнего Востока, островов Сахалина и Японии и составляющих один генетический ряд, при этом виды отличаются только степенью опушенности и изрезанностью листьев. К ним относятся: *C. altaica* Losinsk., *C. sibirica* Andr. ex Besser, *C. pekinensis* (V. A. Richt.) Losinsk. (*C. sachalinensis* Losinsk.), *C. brotheri* Pax ex Lipsky, *C. turkestanica* Losinsk., *C. amurensis* Fed., *C. jacutica* Losinsk., *C. mongolica* Losinsk., а также описанная позднее *C. discolor* Vorosch. et Gorovoi. Эти кортузы фенотипически очень близки первоцветам секции *Cortusoides* (*P. kaufmanniana*, *P. jesoana* Miq., *P. geraniifolia* Hook.) и отличаются от них строением цветка. У всех кортуз тычиночные нити при основании соединены перепонкой в кольцо, тогда как у первоцветов тычиночные нити несросшиеся. Этот признак сближает род *Cortusa* с олиготипным эндемичным среднеазиатским родом *Kaufmannia* Regel, два вида которого имеют тычиночные нити, сросшиеся в утолщенное кольцо. В роде *Cortusa* пыльца также 3-синколатная, цветки гомостильные, основное число хромосом $x = 12$. Нередки случаи ошибочного определения гербарного материала по видам *Cortusa* и первоцветам секции *Cortusoides*.

В последней мировой сводке по роду *Primula* (Richards, 2003) предложено деление рода на 7 подродов, 38 секций и множество подсекций при этом несколько видов первоцветов секции *Cortusoides* (например, *P. patens*, *P. saxatilis*), встречающиеся на территории России, сведены в синонимы. J. Richards (2003) пишет, что систематическое положение рода *Cortusa* не совсем ясно и, учитывая ареал рода, вопросами его таксономического положения должны заниматься российские или азиатские ботаники.

До настоящего времени спорными остаются вопросы объема видов и родов в сем. *Primulaceae*. Так, относительно недавно, А. R. Mast и J. L. Reveal (2007), основываясь на морфологических, кариологических и молекулярных исследованиях хлоропластных и ядерных ДНК видов рода *Dodecatheon* L. (Mast, Feller, Kelso, Conti, 2004; Martins, Oberprieler, Hellwig, 2003; Mast, Kelso, Conti, 2006), перенесли этот небольшой род, распространенный в основном в горах Притихоокеанской части Северной Америки (1 вид встречается на Чукотке), в состав рода *Primula*, предложив ряд новых комбинаций.

Цель данной работы: изучить и сравнить скульптуру поверхности семян видов секции *Cortusoides* рода *Primula* и видов рода *Cortusa* с помощью сканирующего электронного микроскопа, сопоставить полученные результаты с данными молекулярного метода и составить конспект секции *Cortusoides* для флоры России.

Материал и методика

Работа с гербарными коллекциями крупнейших гербариев России: IRK, LE, LECB, MW, МНА, MOSP, NS, NSK, SVER, PERM, ТК, VBG, VLAD и гербарными коллекциям Даурского, Сихотэ-Алинского, Сохондинского заповедников, герба-

рия Краеведческого музея г. Читы, а также доступными в сети Интернет цифровыми гербарными коллекциями по типовым образцам (GH, S-LINN, NY) позволила детально ознакомиться с представителями секции *Cortusoides* и рода *Cortusa*. Был использован гербарный и живой материал, собранный во время экспедиционных работ на территории Сибири, Урала, Казахстана, Дальнего Востока.

Скульптура поверхности семян изучалась с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) модели Multiscan 200 GS, LEO 420 и модели LEO 430, Carl Zeiss. Зрелые семена первоцветов и кортуз были взяты с гербарных образцов либо присланы из частной коллекции видов *Primula* в Канаде (Private Botanical Garden of Pam Eveleigh, Calgary, Canada). Методика проведения исследования описана ранее (Ковтонюк, 1999, 2002; Kovtonyuk, 2000), только теперь вместо клея использовался двусторонний скотч. При сканировании применялись 2 увеличения с тем, чтобы сфотографировать общий вид семени (увеличение в 70—100 раз) и скульптуру поверхности средней части семени (увеличение 300—500). У полиморфных видов (*Primula cortusoides*, *Cortusa altaica*, *C. sibirica*) семена брались для исследования из разных точек ареала, но здесь цитируются только те образцы, фотографии которых представлены в статье.

Исследованные образцы: *Primula kaufmanniana* Regel — Джалал-Абадская обл., Караванский р-н, близ с. Аркит, оз. Сары-Челен, кустарниковый склон, 2000 м над ур. м. № 8256, 14 VII 1957. В. И. Ворошилов. [МНА]. Табл. I, 1, 2; *P. polyneura* Franchet — University of Potsdam. Botanical Garden. Private Botanical garden of Pam Eveleigh, Canada. VII 2001. P. Eveleigh. [NSK]. Табл. I, 3; *P. mollis* Nutt. — Alpen Garden of B. C. N 1344. Private Botanical garden of Pam Eveleigh, Canada. VIII 2005. P. Eveleigh. [NSK]. Табл. I, 4; *P. geraniifolia* Hook. — Alpen Garden of B. C. N 1507. Private Botanical garden of Pam Eveleigh, Canada. VIII 2005. P. Eveleigh. [NSK]. Табл. I, 5; *P. kisoana* Miq. — Ontario RGS seed ex N 958. Private Botanical garden of Pam Eveleigh, Canada. VII 2004. P. Eveleigh. [NSK]. Табл. I, 6; *P. saxatilis* Kom. — Приморский край, Хасанский р-н, в 5 км юго-западнее пос. Барабаш, водораздел, вершина сопки, скалы. 23 VI 1983. Коркишко. [VLA]. Табл. I, 7, 8; *P. cortusoides* L. — Челябинская обл., Катав-Ивановский р-н, известковые скалы, по долине р. Катав, близ с. Орлово. 18 VIII 2000. Аноним. [SVER]. Табл. II, 1; *Cortusa matthioli* L. — Архангельская обл., Пинежский р-н, в 37 км севернее поселка Пинега у правого берега р. Келды. № 568. 27 VII 1968. П. Добряков, В. Симачев, Ю. П. Кожевников. [LECB]. Табл. II, 2; *C. altaica* Losinsk. — Новосибирск, ЦСБС, коллекционный участок, привезено из Алтайского края. 7 VIII 2002. Ковтонюк. [NSK]. Табл. II, 3, 4; *C. sibirica* Andrzej. ex Besser — Иркутская обл., Тайшетский р-н, 4 VII 1979. Аноним. [NSK]. Табл. II, 5; *C. brotheri* Pax ex Lipsky — Казахская ССР, окр. г. Алма-Ата, Большое Алмаатинское ущелье, вдоль дороги к озеру, 1770 м над ур. м. 2 XI 1988. Н. Пробатова [VLA]. Табл. II, 6; *C. pekinensis* (V. A. Richt.) Losinsk. — Приморский край, скалы на правом берегу р. Макарово в 1 км выше г. Владивостока, В. Стародубцев. [VBGI]. Табл. II, 7; *C. mongolica* Losinsk. — Монголия, Хангай, в расщелине скал, близ перевала Эгин-даба. Н. Павлов. Паратип [LE]. Табл. II, 8.

Результаты и обсуждение

Исследованы фотографии скульптуры поверхности семян 7 видов *Primula* секции *Cortusoides* (в том числе 4 видов флоры России) и 6 видов рода *Cortusa* (табл. I и II). У всех исследованных с помощью СЭМ видов первоцветов секции *Cortusoides* и представителей рода *Cortusa* семена по форме овальные или угловато-овальные,

1—1.5 мм дл. (табл. I, 1, 7; II, 3). Форма семян зависит от положения семени внутри коробочки, степени его сдавливания другими семенами и не является диагностическим признаком у видов *Primula* и *Cortusa*. У семян изученных видов рубчик лежит на вентральной стороне семени и мало заметен под световым микроскопом. Снимки общего вида семян, сделанные со стороны рафе (*Primula saxatilis*, табл. I, 7) или антирафе (*P. kaufmanniana*, табл. I, 1; *Cortusa altaica*, табл. II, 3), показывают, что скульптура поверхности семян со стороны рафе и антирафе у всех изученных таксонов практически одинакова и относится к ретикулярному типу.

Скульптура поверхности семян у видов *Primula* секции *Cortusoides* (табл. I, 1—8; II, 1) и у представителей рода *Cortusa* (табл. II, 2—8) оказалась довольно однообразной.

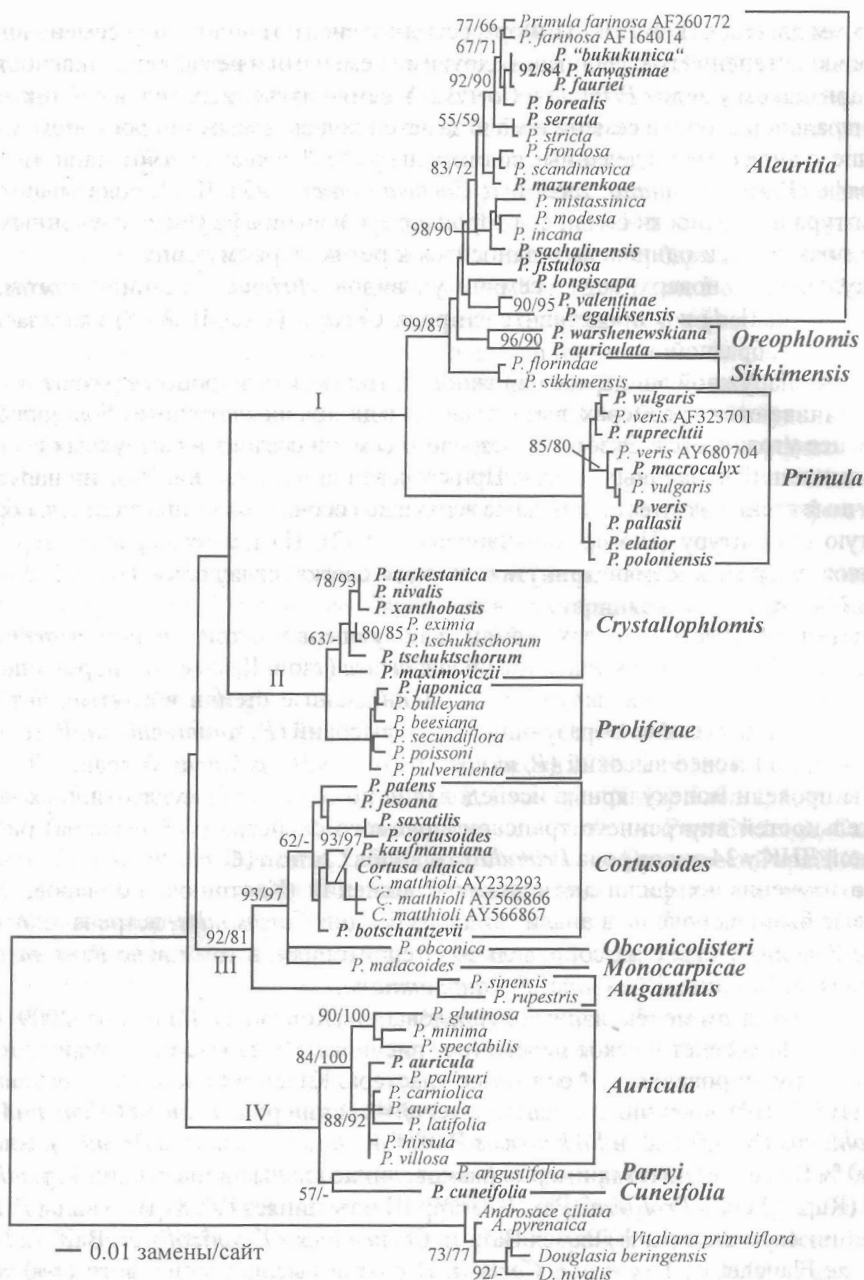
Клетки наружной эпидермы наружного интегумента в процессе развития семени увеличиваются в размерах, вытягиваются в длину, их клеточные оболочки более или менее утолщаются. Экзотеста незрелого семени состоит из выпуклых сосочкообразных или бочковидных клеток. При созревании и высыхании семени наружные клеточные стенки экзотесты или даже верхушка сосочка могут прогибаться, образуя ямчатую скульптуру (Немирович-Данченко, 1992). На наших образцах верхушка сосочков у зрелых семян втянута, иногда слегка складчатая (табл. I, 2—6, 8; II, 1—2, 4—8).

Клетки экзотесты зрелых семян как у первоцветов секции *Cortusoides* (табл. I, 1—8; II, 1), так и у таксонов рода *Cortusa* (табл. II, 2—8) по форме блюдцевидные или ямчатые, их наружные периклиналильные стенки вогнутые, антиклиналильные стенки жесткие, образующие более высокий (*P. kaufmanniana*, *P. saxatilis*, *C. altaica*) или менее высокий (*P. mollis*, *P. kisoana*, *C. pekinensis*) край.

Мы провели молекулярные исследования по сравнению нуклеотидных последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS-региона) рибосомальной ДНК у 34 видов рода *Primula* L. и видов *Cortusa* (*C. matthioli* и *C. altaica*) с целью изучения их филогенетических отношений (Ковтонюк, Гончаров, 2009). Впервые были включены в анализ виды из секции *Cortusoides*, встречающиеся во флоре России, а также на сопредельных территориях, в том числе *P. cortusoides*, *P. patens*, *P. saxatilis*, *P. jesoana*, *P. kaufmanniana*.

По результатам молекулярных исследований (Ковтонюк, Гончаров, 2009) было построено филогенетическое дерево (см. рисунок). На дереве представители рода *Primula* сгруппировались в 4 основных кластера. Кластер I с высокой достоверностью (100 % BP) объединяет представителей 4 секций рода *Primula* (*Aleuritia* Duby, *Oreophlomis* (Rupr.) Fed. и *Sikkimensis* Balf. f. и типовую секцию *Primula*). Кластер II (100 % BP) объединяет примерно равновеликие клады видов секций *Crystalliphlois* (Rupr.) Fed. и *Proliferae* Pax. Кластер III объединяет (92/81 BP) виды *Primula* из секций *Auganthus* (Link) Pax ex Balf. f., *Cortusoides*, *Obconicolisteri* Balf. f., *Monocarpicae* Flanchet ex Pax и род *Cortusa*. В состав высокоустойчивого (100 % BP) кластера кластера IV вошли представители секций *Auricula* Duby, *Parryi* W. W. Sm. ex Wendelbo и *Cuneifolia* Balf. f.

Виды рода *Cortusa* (три европейских образца и сибирская *C. altaica*) при построении филогенетического дерева вошли в кластер III в качестве одной из вершинных групп секции *Cortusoides* и оказались достоверно близкими видам этой секции, что подтверждается высоким значением бутстрепа (93—97 %). Подобные результаты при сравнении нуклеотидных последовательностей у видов рода *Primula* и *Cortusa* были получены и другими авторами (Mast et al., 2001; Trift, Kallersjo, Anderberg, 2002; Mast, Reveal, 2007). Таким образом, молекулярные данные не подтверждают самостоятельности рода *Cortusa*.



Филогенетическое дерево представителей рода *Primula* и *Cortusa* на основе сравнения ITS рДНК последовательностей методом максимального правдоподобия.

Цифрами указана устойчивость ветвей, рассчитанная для NJ/MP анализов методом бутстрэпа. Ветви, поддерживаемые 100 % в обоих методах, выделены толстыми линиями. Жирным шрифтом выделены таксоны, последовательности которых определены впервые (Ковтонюк, Гончаров, 2009).

На основе изучения обширного гербарного материала, наблюдений за изменчивостью морфологических признаков таксонов в естественных местообитаниях и на коллекционных участках, анализа результатов молекулярных исследований и исследования скульптуры поверхности семян предлагается включить род *Cortusa* в состав секции *Cortusoides* рода *Primula* в качестве самостоятельной подсекции *Cortusa* (L.) Kovt. comb. nov. Все виды кортуз, встречающиеся во флоре России, трудно отличимы от *C. matthioli*, невозможно провести границы ареалов между ними. Изменчивость морфологических признаков видов *Cortusa* Азиатской части России лежит в пределах изменчивости морфологических признаков *C. matthioli*, поэтому предлагается рассматривать их в качестве подвидов.

Конспект секции *Cortusoides* рода *Primula* во флоре России

Распространение видов дано согласно районированию, принятому во «Флоре СССР» (1952) с дополнениями Т. В. Егоровой (1999).

Genus *Primula* L. 1753, Sp. Pl.: 142.

Subgenus *Primulastrum* (Duby) Schott

1851, Sippen. Osterr. Primeln : 10; Rupr. 1863, Bull. Acad. Sc. Petersb. 6 : 218; Ан. Федоров, 1952, во Фл. СССР, 18 : 123.

Тип: *P. veris* L.

Sect. *Cortusoides* Balf. f.

1913, Hort. Soc. 39 : 140; Ан. Федоров, 1952, во Фл. СССР, 18 : 124; Ан. Федоров, 1981, во Фл. Европ. ч. СССР, 5 : 70; Richards, 2003, *Primula*: 134. — Sect. *Sinenses* Pax, 1899, Bot. Jahrb.: 164, p. p.; Туркевич, 1923, во Фл. Азиат. России, 1, 1 : 8. — Sect. *Fallaces* Pax, 1899, Bot. Jahrb.: 170, p. p. — Sect. *Mollis* Balf. f. 1913, l. c. 39 : 143. — Sect. *Gernioides* Balf. f. 1913, l. c. 39 : 143.

Тип: *P. cortusoides* L.

Subsect. *Cortusoides*

1. *P. cortusoides* L. 1753, Sp. Pl.: 144; Shagin, 1793, in Pall. Neue Nord. Beitr. 6 : 42, 47, 54, 67; Lehm. 1817, Monogr. Primul.: 23; W. W. Sm. and Fletch, 1818, Trans. Bot. Soc. Edinb. 34, 1 : 64; Bunge, 1829, in Ledebour, Fl. Alt. 1 : 208; Duby, 1844, in DC. Prodr., 8 : 36, p. p.; Ledebour, 1847, Fl. Ross. 3. 1 : 8, p. p.; Turcz. 1856, in Fl. Baic-Dah. 2, 1 : 244, p. p.; Regel, 1875, Тр. Бот. Сада, 3, 1 : 129, p. p.; Крылов, 1904, во Фл. Алт. 3 : 807; Pax, 1905, in Engler Pflanzenreich, 4, 237 : 27; Туркевич, 1923, во Фл. Аз. Росс. 1 : 8; Е. Буш, 1926, во Фл. Сиб и Дальн. Вост. 4 : 12; Крылов, 1937, Фл. Зап. Сиб. 9 : 2128; Ан. Федоров, 1952, во Фл. СССР, 18 : 130; Ан. Федоров, 1981, во Фл. Европ. ч. СССР, 5 : 71; Halda, 1992, The Genus *Primula*: 74; Ковтонюк, 1997, во Фл. Сиб. 11 : 42; Ковтонюк, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 79; Richards, 2003, *Primula*: 136. — *Androsace primuloides* Moench, 1802, Meth. Suppl.: 152. — *Aleuritia cortusoides*

Spach., 1840, in Hist. Veg. Phaner. 9 : 361. — *P. dentata* Donn ex Roem. et Schult., 1819, Syst. Veg. ed. 15, 4 : 133.

Рис.: Gmel. 1769, Fl. Sib. 4, tab. XLV; Е. Буш 1926, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 4 : 16.

Typus: Herb. N 198.18 [LINN] <http://linnean-online.org/1325/>.

В степной и лесостепной зонах, в южной части лесной зоны, в разреженных березовых лесах, по луговым, изредка каменистым склонам, на степных, суходольных или пойменных лугах. — Обск., Ирт., Алт., Енис., Анг.-Саян. — Общ. распр.: северный Казахстан.

К. Линней дал биномиальное название *P. cortusoides* гербарному образцу, присланному И. Г. Гмелиным. Гмелин указывал locus classicus для этого вида «Silvulam montosam ad Ieniseam supra Krasnoiarium ornat», т. е. украшает облесенную гору по Енисею выше Красноярска (Gmelin, 1768 : 86). По мнению J. Halda (1992), Гмелин собрал этот вид в июне 1750 г. «in Sibiria centralis» и, возможно, это была та самая коллекция, гербарный лист из которой был послан К. Линнею, будучи первоначально определен как гибрид между *Cortusa matthioli* и *Primula*. Позднее в течение многих лет другие виды первоцветов, такие как *P. patens* и *P. saxatilis*, собирались под названием *P. cortusoides*. В августе 1793 г. P. S. Pallas дополнительно собрал семена «in taiga prope Irkutsk» и послал их в Европу в Ботанические сады Берлина, Праги и в Англию.

Н. С. Турчанинов (Turczaninow, 1856) был первым из ботаников, кто разделил *P. cortusoides* на 2 разновидности:

— var. *α. genuina*, «villosior, involucris calycibusque pubescentibus, lobis calycinis adpressis», т. е. растения более опушенные, обертки и чашечки волосистые, доли чашечки прижатые. На территории Байкальской Даурии не встречается.

— var. *β. patens*, «minus villosa, involucris calycibusque glabriusculis, lobis calycinis, patentibus», т. е. растения менее опушенные, обертки и чашечки гладкие, доли чашечки отклоненные. Растет на влажных лугах Даурии на р. Аргунь.

В современном понимании var. *genuina* соответствует *P. cortusoides*, а var. *patens* соответствует *P. patens*.

2. *P. patens* (Turcz.) E. Busch, 1926, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 4 : 17; Пробатова, 1987, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 2 : 140. — *P. patens* Turcz. 1838, Bull. Soc. Nat. Mosc.: 99, пом. nud.; Ан. А. Федоров, 1952, во Фл. СССР, 18 : 131. — *P. cortusoides* L. var. *patens* Turcz., 1856, Fl. Baic.-Dahur. 2, 2 : 225. — *P. sieboldii* E. Morren, 1873, Belgique Hort. 23 : 97, t. 6; Ворошилов, 1982, в Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 465; Ковтонюк, 1997, во Фл. Сиб. 11 : 46 р. р.; Richards, 2003, *Primula*: 137, р. р.; Ковтонюк, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 79, р. р.

Рис.: Е. Буш 1926, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 4 : 16; Федоров, 1952, во Фл. СССР 18 : 127.

Typus: «In pratu Dahuriae, 1832» [LE!].

На типовом образце есть гербарная этикетка, где рукой Н. С. Турчанинова написано «*Primula patens* m.» и этикетка с надписью «*Primula patens* Turcz.», сделанная рукой Е. Буш.

На сырых лугах, в поймах рек, среди кустарников. — Даур., Зее-Бур., Удск, Уссур. — Общ. распр.: Китайская Манчжурия, Корея, Япония.

Изначально название вида *P. patens* было опубликовано без диагноза (Turczaninow, 1838), затем автор дал латинский диагноз разновидности *P. cortusoides* L. var. *patens* Turcz. (Turczaninow, 1856). Позднее Е. А. Буш (1926) в таксономической обработке рода *Primula* для «Флоры Сибири и Дальнего Востока» сделала комбина-

цию *P. patens* (Turcz.) E. Busch и дала полный латинский диагноз вида (Ковтонюк, 2009; Бузунова, Ковтонюк, 2010).

Для территории Сибири было отмечено 2 вида *Primula* из подсекции *Cortusoides*: *P. cortusoides* L. и *P. sieboldii* E. Moench (Ковтонюк, 1997а, б, 1999, 2005б; Ковтонюк, 2000, 2006), при этом в окр. Прокопьевска (Кемеровская обл.) указанный нами *P. sieboldii*, вероятнее всего, является заносным и «сбежавшим из культуры».

P. sieboldii был описан по садовой форме, и в протологе приводится рисунок этого декоративного растения (Moench, 1873). Это культурное растение, очень популярное среди садоводов, имеет много сортов, но скорее всего, не имеет естественных природных популяций на территории России. Приоритетным названием для образцов *P. sieboldii* E. Moench с территории Сибири и Приморского края следует считать *P. patens* (Turcz.) E. Busch.

3. *P. saxatilis* Kom. 1901, Act. Hort. Petrop. 18, 3 : 429; Пробатова, 1987, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 2 : 141. — *P. cortusoides* L. 1753, Sp. Pl.: 144, p. p.; Richards, 2003, *Primula*: 138, p. p.

Syntypus: «Koreae septentr. ad limitem meridionalem planitiei elevatae basalticae Peischan in fissures rupium crescit. In valle fl. Toron-sokub vel Czam-muri ad pagum Tadinpen legi 24 VI 1897. Komarov». [LE!].

Расщелины сухих известковых скал. — Уссур. (юг). — Общ. распр.: юго-западный Китай, Северная Корея.

Этот вид был собран В. Л. Комаровым в Корее 24 июня 1897 г. в трещинах скал по обрыву базальтового плато Пей-шаня у д. Тадин-пен, долина р. Торон-Сокуб или Чаммури и описан им (Комаров, 1901). К моменту написания «Флоры СССР» (Федоров, 1952а) данный вид на территории России не был обнаружен. Позднее *P. saxatilis* приводился Н. С. Пробатовой (1987) по гербарным сборам других авторов из заповедника «Кедровая падь» Приморского края. Самостоятельность этого вида оспаривалась в современной зарубежной литературе, ряд авторов считает его синонимом *P. cortusoides* или *P. patens* (Richards, 2003), хотя *P. patens* и *P. saxatilis* хорошо отличаются морфологически и занимают различные экологические ниши. У *P. patens* чашечка колокольчатая, 8—10 мм дл., зубцы ее отогнуты, листовые пластинки в основании усеченные, слабосердцевидные. Тогда как у *P. saxatilis* чашечка узкотрубчатая, 5—7 мм дл., зубцы ее прижаты, листовые пластинки в основании глубокосердцевидные.

По данным J. Halda (1992), до официального описания в 1901 г. *P. saxatilis* выращивался в культуре в Berlin Botanic Garden почти 100 лет, с 1806 г. под названием *P. cortusoides*.

Во время экспедиции в 2003 г. мною был собран гербарный материал и живые растения из природной популяции *P. saxatilis* (Приморский край, Хасанский р-н, окр. с. Барабаш в расщелинах скал на горе Лысая, 5.06.2003, Ковтонюк, NSK), а также взяты пробы для молекулярного анализа и выяснения родственных связей видов. Живые растения *P. saxatilis* были интродуцированы на коллекционном участке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС СО РАН).

4. *P. jesoana* Mig. 1866, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 2 : 283; idem, 1867, l. c. 3 : 119; Nara, 1948, Enum. Sperm. Jap. 1 : 90; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 337; Пробатова, 1987, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 2 : 143; Richards, 2003, *Primula*: 142.

Типус: «Japonia» leg. Sugerol [L].

Типовой материал доступен через базу данных Национального Гербария Нидерландов в Интернете (National Herbarium Nederland — <http://145.18.162.53:81/c8>).

На первой тесточке этого гербарного листа стоит определение «*Cortusa... glabra*», что еще раз подтверждает факт близкого родства видов секции *Cortusoides* и рода *Cortusa*.

В долинных теневых широколиственных и смешанных лесах, по ручьям. — Уссур. — Общ. распр. Японии.

Долгое время считалось, что *P. jesoana* является эндемиком северной Японии (Takahashi, Tsukui, 1994), его видовой эпитет произошел от старого японского названия о-ва Хоккайдо «Езо» или «Yezo». Впервые на территории России первоцвет йезский был обнаружен в Тернейском р-не Приморского края в 1960-е годы в долине р. Вилки близ пос. Терней, в 3 км от побережья Японского моря под пологом широколиственного леса. Позднее этот вид был найден в Сихотэ-Алинском заповеднике в долине ручья Большой Поднебесный (Флягина, 1978). Первое местонахождение *P. jesoana* исчезло при строительстве пос. Терней, на этом месте сейчас находятся жилые постройки.

В августе 2006 г. была проведена экспедиция в Сихотэ-Алинском заповеднике с целью проведения наблюдений за естественными популяциями *P. jesoana*, сбора живых растений для интродукции и микроклонального размножения в ЦСБС, также были взяты пробы *P. jesoana* для анализа ДНК. Было установлено, что *P. jesoana* встречается небольшими группами и плотными скоплениями по правому берегу ручья Большой Поднебесный полосой 50 м шир. и протяженностью около 2 км. Этот вид был предложен нами для внесения в «Красную книгу России» (Ковтонюк и др., 2006). С 2006 г. *P. jesoana* находится в интродукции в коллекциях ЦСБС, размножается вегетативно, цветет, но семян не образует. В лаборатории биотехнологии ЦСБС СО РАН проводятся попытки микроклонального размножения этого редкого вида.

Primula L. sect. Cortusoides Balf. f.

subject. Cortusa (L.) Kovt. comb. et stat. nov. —

Cortusa L. 1753, Sp. Pl. 1 : 144.

Тип: *Cortusa matthioli* L. (= *Primula matthioli* (L.) J. A. Richt.)

1. *P. matthioli* (L.) J. A. Richt., 1894, Termesz. Füzet. 17 : 189. — *Cortusa matthioli* L., 1753, Sp. Pl. 1 : 144; Ledebour, 1847, Fl. Ross 3, 1 : 22, p. p.; Федоров, 1952, во Фл. СССР, 18 : 248; Ferguson, 1972, in Fl. Europ. 3 : 23; Коробков, 1980, в Аркт. фл. СССР, 8 : 186; Федоров 1981, во Фл. европ. ч. СССР, 5 : 77.

Турпс: *Cortusa matthioli* L. [LINN]. Herb. N 199.1 Типовой образец доступен на сайте Линнеевского общества в Интернете <http://www.linnean-online.org/1343/>.

По протологу: «Habitat in alpihus Austriae, Sibiriae».

В лесах, особенно горных, на известковых скалах. — Дв.-Печ., Верх.-Волж., Волж.-Кам. (Урал, заповедник «Малая Сосьва»). — Общ. распр.: Зап. Европа.

В ЦСБС СО РАН выращивался из семян, полученных из Швеции. Для территории заповедника «Малая Сосьва» приводится по литературным данным (Васина, 1989), гербарный образец был нам недоступен. Границы между морфологическими признаками европейских и азиатских подвидов очень нечеткие.

2. *P. matthioli* subsp. *altaica* (Losinsk.) Kovt. comb. nov. — *Cortusa altaica* Losinsk., 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 3 : 243; Федоров, 1952, во Фл. СССР, 18 : 246, p. p.; Крылов, 1937, Фл. Зап. Сиб. 9 : 2145; Ковтонюк, 1997, во Фл. Сиб.,

11 : 37; Ковтонюк, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 77. — *C. matthioli* L. subsp. *altaica* (Losinsk.) Korobkov, 1980, в Арктич. фл. СССР, 8 : 187.

Typus: «Кузнецкий Алатау, бас. р. Томи, истоки р. Чаты-кызу. 3 VII 1909. Клопотов [LE!].

По протологу: «Altai, Kuznetsky Alatau, val. fl. Tomj, fl. Tschaty-kyz, 3 VII 1909. Klopotov».

В лесном поясе гор, на влажных тенистых скалах, изредка на альпийских лужайках. — Аркт., Верх.-Тоб., Обск., Алт., Енис., Анг.-Саян. — Общ. распр.: Сев. Монголия, Монгольский Алтай, Хангай.

Вид интродуцирован в ЦСБС СО РАН, привезен с Алтая.

3. ***P. matthioli* subsp. *brotheri* (Pax ex Lipsky) Kovt. comb. nov.** — *Cortusa brotheri* Pax ex Lipsky, 1901, Acta Horti Petrop. 18 : 187; Лозина-Лозинская, 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 3 : 236; Федоров, 1952, во Фл. СССР, 18 : 245; Ковтонюк, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 77.

Typus: «Alpes Alexandri, ad fonts fl. Schanyssa, reg. silv. subalp., 30 V 1896, N 115. Brotherus». Местонахождение типа неизвестно.

В альпийском и субальпийском поясе, на склонах, в ущельях. — Алт. (плато Укок). — Общ. распр.: Тянь-Шань, Алайский хребет.

Этот подвид приводится для Алтая по литературным данным (Дьяченко, 1995). Теоретически возможно проникновение этого таксона из более южных районов, хотя отличить subsp. *brotheri* и subsp. *altaica* сложно.

4. ***P. matthioli* subsp. *discolor* (Worosch. et Gorovoi) Kovt. comb. nov.** — *Cortusa discolor* Worosch. et Gorovoi, 1970, Бюлл. Гл. Ботан. сада АН СССР, 75 : 40; Пробатова, 1987, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 2 : 161.

Typus: «Приморский край, пос. Тетюхе „Датолитовая сопка“, против поселка, сырые скалы северной экспозиции, на гумусированной почве. 21 VI 1955. Б. Колесников» [VLA!].

На сырых известняковых скалах и у подножия скал на щебнистых участках. — Уссур. — Эндем.

Н. С. Пробатова (1987) называет *Cortusa discolor* самым распространенным и полиморфным видом кортуз на российском Дальнем востоке, с высокой степенью изменчивости рассеченности листовой пластинки, формы лопастей, зубцов и опушенности листьев.

5. ***P. matthioli* subsp. *mongolica* (Losinsk.) Kovt. comb. nov.** — *Cortusa matthioli* Losinsk., 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 3 : 246. — *C. altaica* auct. non Losinsk.: Федоров, 1952, во Фл. СССР, 18 : 247, р. р.

Typus: «Хангай, между Нам-Дабан и Халзан-дабан, № 447. 20 VII 1926, в лиственничном лесу на склоне горы, в тени между валунами. Иконников—Галицкий.» [LE!].

По протологу: «Changai, inter Nam-daban et Chaizan-daban, N 447. 20 VII 1926, in sylvis montanis, locis saxosis. Ikonnikov—Galitzky».

На россыпях, по склонам, в лиственничном лесу. — Общ. распр.: Сев. Монголия, Монгольский Алтай, Хангай.

А. С. Лозина-Лозинская (1936) отмечала, что оба описанных ею вида *C. mongolica* и *C. altaica* близки между собой. *C. mongolica* отличается отсутствием опушения, продолговатыми лопастями листовой пластинки, величиной и формой чашечки и венчика.

6. ***P. matthioli* subsp. *pekinensis* (V. A. Richt.) Kovt. comb. nov.** — *Cortusa matthioli* f. *pekinensis* V. A. Richt., 1894. in Termesz. Füzet. 17 : 190. — *Cortusa pekinensis*

(V. A. Richt.) Losinsk., 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 3 : 250; Федоров, 1952, во Фл. СССР, 18 : 244; Пробатова, 1987, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 2 : 160.

Isotypus: «Prov. Tschili, montes Siao-Wu-Taischan, trajectus Schaho-ling, VI 1879. Müllendorf.» [LE!].

В тени, в горах. — Уссур. — Общ. распр.: Сев. Китай, Корея.

7. *P. matthioli* subsp. *sachalinensis* (Losinsk.) Kovt. comb. nov. — *Cortusa sachalinensis* Losinsk., 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 3 : 248; Пробатова, 1987, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 2 : 160. — *C. sachalinensis* Losinsk. var. *amurensis* (Fed.) Vorges., 1972. Бюл. Главн. бот. сада (Москва), 84 : 34. — *C. amurensis* Fed., 1952, во Фл. СССР, 18 : 731.

Syntypus: «Sachalin, Due, 12 VI 1880. Augustinowicz.» [LE!].

По горным лугам, в кустарниках. — Сах. (острова Сахалин, Монерон).

По мнению А. С. Лозиной-Лозинской (1936), от *C. pekinensis* этот вид отличается формой листьев, их широким тупоугольным основанием, формой венчика, более узкими его лопастями и тупой выемкой между лопастями венчика.

8. *P. matthioli* subsp. *sibirica* (Andrz. ex Bess.) Kovt. comb. nov. — *Cortusa sibirica* Andrz. ex Besser, 1834, in Fl. 17 (1, Beibl.) : 22; Лозина-Лозинская, 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 3 : 245; Федоров, 1952, во Фл. СССР, 18 : 247; Ковтонюк, 1997, во Фл. Сиб. 11 : 37; Ковтонюк, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 77. — *C. matthioli* L. subsp. *sibirica* (Andrz. ex Bess.) Nyarady, 1960, in Sărvulescu, Fl. rep. pop. Romine, 7 : 59; Коробков, 1980, в Арктич. фл. СССР, 8 : 188. — *C. jacutica* Losinsk. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 3 : 241.

Typus: «Dahuria» [KW?].

По каменистым склонам, в пихтовых лесах, в расщелинах скал — Аркт., Енис., Лен.-Кол., Анг.-Саян., Даур.

По мнению А. А. Федорова (1952), *Cortusa sibirica* наименее хорошо выраженный вид из всех кортуз; якутские экземпляры были выделены в особый вид *C. jacutica* Losinsk., но они очень близки к типичному образцу *C. sibirica* Andrz. ex Bess.

Заключение

Проведенные исследования показали, что секция *Cortusoides* Balf. f. представлена во флоре России 2 подсекциями: *Cortusoides* и *Cortusa* (L.) Kovt. В подсекцию *Cortusa* отнесены виды, ранее входившие в состав рода *Cortusa*, показавшие близкое родство к первоцветам секции *Cortusoides* рода *Primula* как по молекулярным данным, так и по скульптуре поверхности семян. Учитывая морфологическое сходство европейских и азиатских представителей подсекции *Cortusa*, особенности их географического распространения и наличие переходных форм в зоне контактов, предлагаем рассматривать эти таксоны в качестве подвидов *C. matthioli*.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность кураторам и сотрудникам Гербариев, где мне довелось поработать, Д. В. Фомину (Институт биологии моря ДВО РАН) за помощь в работе на СЭМ, А. А. Гончарову (Биолого-почвенный институт ДВО РАН) и С. Б. Гончаровой (Ботанический сад-институт ДВО РАН) за всемерную

поддержку во время экспедиционных работ, Pam Eveleigh (Calgary, Canada) за при-
сланные семена первоцветов.

Исследования проводились при поддержке грантов Российского фонда фунда-
ментальных исследований (проект № 07-04-00877а), интеграционного проекта СО
РАН № 34, экспедиционных грантов СО РАН и гранта ДВО РАН (09-III-A06-188).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буш Е. А. Сем. 65. *Primulaceae* // Флора Сибири и Дальнего Востока. Л., 1926. С. 7—81.
- Бузунова И. О., Ковтонюк Н. К. Типовые образцы таксонов рода *Primula* L. (*Primulaceae*), описан-
ных из Сибири и Дальнего Востока, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. Комарова
(ЛЕ) // Растительный мир Азиатской России / Вестн. Центрального сибирского ботанического сада СО
РАН. 2010. № 1 (5). С. 12—18.
- Васина А. Л. Флора и растительность заповедников СССР: Сосудистые растения заповедника
«Малая Сосыва» (аннотированный список сосудистых растений). М., 1989. 48 с.
- Дьяченко С. А. Конспект флоры плато Укок // Флора и растительность Алтая. Барнаул, 1995.
С. 85—106.
- Егоров Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств. СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.
- Ковтонюк Н. К. История изучения систематики рода *Primula* L. в Сибири // Состояние и перспек-
тивы развития гербариев Сибири / Тез. докл. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Л. П. Серги-
евской (8—9 апр. 1997. Томск). Томск, 1997а. С. 52—54.
- Ковтонюк Н. К. Семейство *Primulaceae* — Примуловые // Флора Сибири. *Pyrolaceae—Lamiaceae*
(*Labiatae*). Новосибирск, 1997б. Т. 11. С. 30—47.
- Ковтонюк Н. К. Признаки скульптуры поверхности семян в систематике рода *Primula* (*Primula-
ceae*) на примере сибирских видов // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 41—46, 160—163.
- Ковтонюк Н. К. Скульптура поверхности семян в связи с систематикой родов *Androsace* и *Doug-
lasia* (*Primulaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 57—63, 169—172.
- Ковтонюк Н. К. Род *Primula* L. (*Primulaceae*) во флоре России // Изучение флоры Восточной Ев-
ропы: Достижения и перспективы // Тез. докл. Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 23—28 мая
2005 г.). М.; СПб., 2005а. С. 42.
- Ковтонюк Н. К. Семейство *Primulaceae* — Примуловые или Первоцветные // Конспект флоры Си-
бири: Сосудистые растения. Новосибирск. 2005б. С. 76—80.
- Ковтонюк Н. К., Аверкова Г. П., Пименова Е. А., Eveleigh P. Обоснование для внесения в Крас-
ную книгу России первоцвета йезского (семейство Первоцветные) // Проблемы красных книг регио-
нов России: Матер. межрегион. научн.-практ. конф. (30 ноября—1 декабря 2006 г. Пермь). Пермь,
2006. С. 158—161.
- Ковтонюк Н. К., Гончарова А. А. Филогенетические отношения в роде *Primula* L. (*Primulaceae*)
на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рДНК // Генетика.
2009. Т. 45. № 6. С. 758—765.
- Ковтонюк Н. К. Секция *Cortusoides* (*Primula* L., *Primulaceae*) во флоре Азиатской России // Ма-
тер. Всерос. конф. (Новосибирск, 9—11 сентября 2009 г.). Новосибирск, 2009. С. 118—119.
- Ковтонюк Н. К. К систематике секции *Cortusoides* Balf. f. (*Primula* L., *Primulaceae*) // XII Мос-
ковск. совещ. по филогении растений, посвящ. 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана:
Материалы (Москва, 2—7 февраля 2010 г.) / Ред. А. К. Тимонин и др. М., 2010. С. 135—138.
- Комаров В. Л. Species novae Florae Asiae Orientalis // Act. Hort. Petrop. 1901. Т. 18. N 3. P. 429.
- Лозина-Лозинская А. С. Материалы к монографии рода *Cortusa* L. // Тр. Бот. ин-та АН СССР.
1936. Сер. 1. Вып. 3. С. 229—255.
- Немирович-Данченко Е. Н. Семейство *Primulaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 4. СПб.,
1992. С. 65—70.
- Пробатова Н. С. Сем. Первоцветовые — *Primulaceae* Vent. // Сосудистые растения Советского
Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 139—170.
- Федоров Ан. А. Первоцвет — *Primula* L. // Флора СССР. М.; Л., 1952а. Т. 18. С. 111—202.
- Федоров Ан. А. Кортуза — *Cortusa* L. // Флора СССР. М.; Л., 1952б. Т. 18. С. 242—249.
- Федоров Ан. А. *Primulaceae* Vent. — Первоцветные // Флора европейской части СССР. Л., 1981.
Т. 5. С. 63—83.
- Флягина И. А. Местобитание первоцвета йезского в Сихотэ-Алинском заповеднике // Бюл. ГБС.
1978. Вып. 10. С. 37—38.
- Chen F. H. A study of *Primula* seeds with reference to the criteria of sections // Bull. Fan Memorial Inst.
Biol. 1940. Vol. 10. N 2. P. 69—81.

- Ferguson I. F. *Cortusa* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 23.
- Gmelin I. G. Flora Sibirica. Petropoli, 1869. T. 4. P. 86.
- Halda J. J. The Genus *Primula* in cultivation and the wild. Tethys Books, Denver, USA. 1992. 364 p.
- Hu C. M., Kelso S. *Primulaceae* // Flora of China. Vol. 15 (*Myrsinaceae* through *Loganiaceae*). Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 1996. P. 39—189.
- Jarvis Ch. Order out of chaos. Linnean plant names and their types. London, 2007. 1020 p.
- Kovtonyuk N. K. The evolution of seed surfaces in family *Primulaceae* from Northern Asian Flora // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. Vol. 5. Part. 3. Novosibirsk, 2000. P. 44—46.
- Kovtonyuk N. K. Family *Primulaceae* // Flora of Siberia. Vol. 11. *Pyrolaceae—Lamiaceae (Labiatae)*. NH, USA. Science Publishers. Enfield, 2006. P. 37—56.
- Linnaeus C. Species Plantarum. Ed. 1. Holmiae, 1753. Vol. 1. 564 p.
- Malathi N., Chandraiah M., Reddy K., Bahadur B. SEM studies of seed microcharacters in some *Primulaceae* — Indian J. Bot, 1988. Vol. 11. N 2. P. 103—108.
- Martins L., Oberprieler C., Hellwig F. N. A phylogenetic analysis of *Primulaceae* s. l. based on internal transcribed spacer (ITS) DNA sequence data // Plant Systematic and evolution. 2003. Vol. 237. P. 75—85.
- Mast A. R., Kelso S., Richards J. et al. Phylogenetic relationships in *Primula* L., and related genera (*Primulaceae*) based on noncoding chloroplast DNA // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162. N 6. P. 1381—1400.
- Mast A. R., Reveal J. L. Transfer of *Dodecatheon* to *Primula* (*Primulaceae*) // Brittonia. 2007. Vol. 59. N 1. P. 79—82.
- Mast A. R., Feller D. M. S., Kelso S., Conti E. Buzz-pollinated *Dodecatheon* originated from within the heterostylous *Primula* subgenus *Auriculastrum* (*Primulaceae*): A 7-region cpDNA phylogeny and its implications for floral evolution // American Journal of Botany, 2004. Vol. 91. P. 926—942.
- Mast A. R., Kelso S., Conti E. Are any primroses (*Primula*) primitively monomorphic? // New Phytologist. 2006. Vol. 171. P. 605—616.
- Morren E. Notice sur le *Primula sieboldii* Ed. Mn. var. *lilacina* ou Primevere de Siebold. 1873. Belg. Hortic. Vol. 23. P. 97.
- Nasir J. Y. Seed studies in the *Primula* species (*Primulaceae*) found in Pakistan with special reference to taxonomy // Wildenowia. 1986. Vol. 15. P. 475—483.
- Richards J. *Primula*. Illustrations by B. Edwards. New ed. Portland, Oregon, 2003. 348 p.
- Takahashi H., Tsukui T. *Primula jesoana* Miq. // Miyabea. Illustrated Flora of Hokkaido. N 2. *Primula*. 1994. P. 4—5.
- Trift I., Kallersjo M., Anderberg A. The monophyly of *Primula* (*Primulaceae*) evaluated by analysis of sequences from the chloroplast gene *rbcl* // Syst. Bot. 2002. Vol. 27. N 2. P. 396—407.
- Turczaninow N. S. Catalogus plantarum in regionibus baicalensibus et in Dahuria sponte crescentium // Bull. Soc. Nat. Moscow. 1838. Vol. 11. N 1. P. 99.
- Turczaninow N. S. Flora Baicalensi-Dahurica. 1856. Vol. 2. P. 223—236.
- Wendelbo P. Studies in *Primulaceae* III. On the genera related to *Primula* with special reference to their pollen morphology // Univ. Bergen. Arbok. Mat. Naturv. Ser. 1961. Vol. 19. P. 5—30.

SUMMARY

The seed surface sculpture of 7 *Primula* L. species from the section *Cortusoides* Balf. f. and 6 species from the genus *Cortusa* L. (*Primulaceae*) were studied using scanning electron microscope. A similar reticulate type of seed sculpture with pateliform-scrubulate exotesta cells for all investigated taxa was detected. The genus *Cortusa* falls into the genus *Primula*, section *Cortusoides*, subsection *Cortusa* (L.) Kovt. comb. et stat. nov., some new combinations are suggested. The synopsis of the section *Cortusoides* (genus *Primula*) in the flora of Russia is given.