

УДК: 582.949.27 + 581.9

Е.В. Байкова

E. Baikova

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ И СИСТЕМАТИКИ РОДА *SALVIA* (*LAMIACEAE*)SOME ASPECTS OF EVOLUTION AND SYSTEMATICS OF THE GENUS *SALVIA* (*LAMIACEAE*)

Становление многообразия живых организмов протекало на фоне постоянно изменяющихся геологических и климатических условий Земли, в неразрывной связи с ними. Исторический анализ становления флор Земного шара блестяще выполнен в классических работах А. Энглера, Л. Дильса, Е.В. Вульфа, М.Г. Попова. Новый импульс в развитии географии растений связан с критическим осмыслением данных о тектонических движениях суши, полученных в шестидесятые годы двадцатого века (Dietz, 1961; Hess, 1962; Vine, Matthews, 1963; Wilson, 1963; Morgan, 1968, цит. по: Pitman et al., 1993). Комплексный характер новейших исследований генезиса флор Земли и отдельных территорий определяется синтезом данных геологии, ботанической географии, палинологии и палеонтологии. Распространение порядков и семейств покрытосеменных растений в свете представлений о дрейфе материков было проанализировано П. Рейвеном и Д. Аксельродом (Raven, Axelrod, 1974). Основные положения этой работы сегодня признаны большинством ученых во всем мире. Дополненные результатами более поздних исследований, они позволяют сформулировать современные представления о происхождении и развитии покрытосеменных растений. Понимая фундаментальность проблемы, мы не претендуем на полноту ее освещения – для этого потребовалась бы отдельная статья. Мы возьмем на себя ответственность очертить лишь весьма обобщенный эскиз в виде нескольких основных тезисов. Однако, их изложение представляется нам необходимым, так как именно на них основывается наше видение процессов и путей эволюционного становления рода *Salvia*.

1. Начальные этапы эволюции покрытосеменных протекали во второй половине верхнего мела в тропической зоне Западной Гондваны, тогда еще единого континента, объединявшего современные Африку и Южную Америку. Климат на Земле был теплый, но по режиму увлажнения территории различались в зависимости от широтного положения, близости к океану, господствующих ветров и других физико-географических факторов. На основе палинологических данных в верхнем мелу выделяется три палеофилотических провинции: **северная умеренная, тропическая и южная умеренная** (Herngreen, Chlonova, 1981). Возникновение и первые этапы эволюции покрытосеменных были приурочены к аридным внутренним областям Западной Гондваны. Однако их дальнейшая интенсивная эволюционная радиация происходила в более гумидных условиях, главным образом на побережьях материков, образовавшихся после раскола Гондваны в середине мела (Raven, Axelrod, 1974). В нижнем мелу шла интенсивная дифференциация предковых типов порядков, семейств и некоторых крупных родов покрытосеменных. Решающее влияние на эти процессы оказала изоляция, вызванная обособлением частей Гондваны, а также миграции по мостам суши между Африкой и Евразией (до нижнего палеоцена), Южной Америкой и Австралией через Антарктиду (до середины эоцена).

2. В конце мела покрытосеменные преобладали, составляя 50–80% от общего числа видов в различных палеофлорах (Crabtree, 1987; Lidgard, Crane, 1990). Однако на границе мела и третичного периода вследствие неизвестных причин произошли резкие изменения биоты Земли, сопровождавшиеся вымиранием значительного числа групп животных и растений (Coetzee, 1993; Novacek, 1999). К началу третичного периода флора Земли существенно изменилась: сформировалась значительная часть современных семейств покрытосеменных (139 семейств, согласно Muller, 1981), в то время как большинство прежних групп вымерли (Romero, 1993). Таким образом, дальнейшее развитие флор шло уже на современной основе. Континенты

были к этому времени относительно изолированы, и развитие их флор определялось местными условиями. В Северном полушарии существовали устойчивые связи между Европой и Северной Америкой через Северо-атлантическое соединение (до середины эоцена), а также между Азией и Северной Америкой через Берингию (Tiffney, 1985a, b; Manchester, 1999). Это определило относительную однородность развивавшейся там флоры. В южном полушарии продолжалось расхождение частей распавшейся Гондваны, что обусловило высокий уровень эндемизма современной флоры южных континентов.

3. В палеогене произошли значительные изменения климата, связанные с глобальным изменением температурного режима планеты. В раннем эоцене наступило резкое потепление (рис. 1), сопровождающееся увеличением влажности (Novacek, 1999). Следствием этого стало значительное продвижение в высокие широты влажных тропических лесов. Однако узкая зона сезонного климата и соответствующие ему более ксерофильные типы растительности оста-

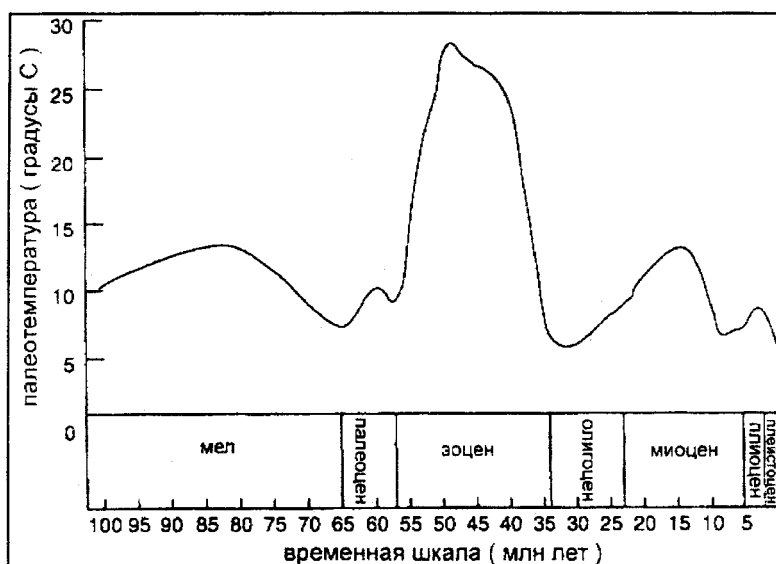


Рис. 1. Кривая средних годовых температур в северных широтах Земли, полученная по результатам анализа состава изотопов кислорода и по палеоботаническим данным (по Novacek, 1999)

вались на севере Азии и Северной Америки, а также в Австралии и Антарктиде (Janis, 1993). Начавшееся в середине эоцена глобальное понижение температуры было связано с геологическими событиями в Антарктическом регионе. Мощное циркумантарктическое течение изолировало приантарктические воды от Мирового океана, что привело к изменению энергетического баланса планеты (Coetzee, 1993). Похолодание и возрастание аридности привело к деградации дождевых тропических лесов и расширению территории, занятой субтропическими лесами и редколесьями, саваннами и умеренными хвойными и листопадными лесами (Novacek, 1999). Следствием снижения температур и усиления аридности стало обеднение флоры Африканского континента (Coetzee, 1993). Установление к началу олигоцена сезонных колебаний температуры, близких к современным, определило формирование современной зональности флоры. К середине олигоцена уже существовали большинство родов древесных растений, характерных для современных лесов умеренной зоны (Novacek, 1999).

4. На формирование растительного покрова Земли в третичном периоде огромное влияние оказали горообразовательные явления, наиболее интенсивно протекавшие в миоцене-плиоцене. В Южной Америке в результате тектонических процессов на рубеже олигоцена и миоцена вдоль западного края континента поднялись хребты Центральных и Северных Анд. Вторая мощная волна орогенеза в Андах датируется концом миоцена-началом плиоцена

(Marshall, Sempere, 1993). К середине третичного периода окончательно сформировались североамериканские Кордильеры, мощные вулканические извержения привели к поднятию в миоцене Мексиканского нагорья (Вульф, 1944). В Евразии в миоцене-плиоцене сформировались широтно протяженные складчатые горные системы Древнего Средиземья – Иранское нагорье, горы Средней и Малой Азии, Кавказ, Крымские горы, Балканы, Карпаты, Альпы, Аппенины, Пиренеи, Балеары, Андалузские нагорья, Атлас, а в плейстоцене – Гималаи. Образовавшиеся поднятия суши связали изолированные ранее материи, производные Лавразии и Гондваны: Африку – с Евразией, Северную Америку – с Южной Америкой. Возникшие связи способствовали миграции на юг элементов флор Северного полушария (“флора Гинкго” по М.Г. Попову, 1927) а на север – флор южных материков, в том числе и ксерофильных африканских (“флора Вельвичии” по Попову, 1927). Регрессия моря в конце миоцена-начале плиоцена привела к образованию суши на месте отступившего Тетиса. Эти, преимущественно аридные, области стали ареной развития древнесредиземноморской флоры (Попов, 1963). Особенно резко процессы континентализации и аридизации климата протекали в Центральной Азии вследствие изменения циркуляции воздушных масс при поднятии мощных горных систем Гималаев, Куньлуня, Тяньшаня, Цилиньшаня. Освоение новых экологических ниш, контакты элементов различных флор, гибридизационные явления дали импульс интенсивному видообразованию.

5. Дальнейшее похолодание климата в плиоцене-плейстоцене способствовало развитию оледенения в Северном полушарии. Следствием этого стало вымирание наиболее теплолюбивых элементов или вытеснение их к югу, смещение растительных зон. В северных и средних широтах Евразии ледниковые периоды отличались холодным континентальным климатом, а межледниковые – более теплым и влажным. На юге Европы, в Средиземноморье и Передней Азии прохладные и влажные ледниковые периоды сменялись жаркими и сухими межледниковыми. В межледниковые периоды мезофильные флоры Средиземноморья отеснялись на север, в прилегающие части Средней Европы, а с юга распространялись представители пустынной, полупустынной и горно-ксерофильной растительности. Элементы ксерофильных формаций открытых каменистых склонов Средиземья и Передней Азии дали начало термофильным сообществам горных степей Закавказья и Средней Азии, а также перигляциальным сообществам зональных степей Евразии (Тахтаджян, 1946; Камелин, 1967). На территориях высокогорий Средней Азии и Гималаев в плейстоцене развивались криофильные травянистые флорочено-типы, сформировавшиеся на базе высокотравных неморальных среднеазиатско-пригималайских ценозов (Камелин, 1967).

В Южном полушарии глобальное понижение температуры в плиоцене-плейстоцене способствовало усилению аридизации климата. В Африке это привело к значительному сокращению площади тропических лесов и развитию саванн, полупустынь и пустынь (Coetzee, 1993; Livingstone, 1993; Vrba, 1993). Дождевой тропический лес в ледниковые эпохи был почти полностью вытеснен саваннами, а на севере континента сформировалась пустыня Сахара. В горах Восточной Африки растительные пояса снизились на 1000–1100 м, и леса практически исчезли со склонов холмов и невысоких гор (Coetzee, 1993). В Южной Америке гляциальная аридизация проявилась значительно слабее, что связано с особенностями циркуляции океанических воздушных масс. Засушливый климат установился лишь на севере континента, вдоль Карибского побережья, на Галапагосских островах и прилегающем побережье Тихого океана. На большей части континента, включая бассейн Амазонки и Анды, ледниковые эпохи были более прохладные и относительно влажные, а межледниковые – более жаркие и сухие. В Андах в гляциальные периоды дождевые тропические леса спустились к подножиям, практически до уровня моря (Colinvaux, 1993).

Миграции, сопровождавшие смены ледниковых и межледниковых периодов, освоение новых территорий и экологических ниш, нарушение изоляционных барьеров и возникновение новых привели к активизации процессов видообразования. Особенно интенсивно они протекали

в горных районах, где происходило смещение высотных поясов и возникали контакты видов различной экологической природы и генезиса.

В контексте этих исторических и физико-географических событий и происходило становление рода *Salvia* L., крупнейшего в семействе *Lamiaceae*. По данным "A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns, by I.C. Willis" (Airy Shaw, 1980), он насчитывает до 700 видов. Семейство *Lamiaceae* (кроме австралийского подсемейства *Prostantheroideae*) – преимущественно лавразийское, но хорошо представленное также в Африке и Южной Америке (Raven, Axelrod, 1974). Это справедливо и в отношении рода *Salvia*, виды которого встречаются во всех умеренных и субтропических регионах Северного полушария (в Старом и Новом Свете). Отдельные группы представлены в тропической зоне Нового Света (исключая экваториальную область влажных тропических лесов Амазонии), несколько видов свойственны тропической зоне Старого Света. Представители рода встречаются также в субтропических регионах Южного полушария (отдельные виды – в Южной Америке и несколько групп – в Южной Африке). В умеренные области Южной Америки по склонам Анд заходят всего несколько видов шалфея, в Австралии (в северной части) представлен лишь *S. plebeja* R. Br. Анализ ареалов современных представителей рода подтверждает гипотезу о его лавразийском происхождении. В пользу этого свидетельствуют следующие факты. Шалфеи отсутствуют во влажных тропических лесах Африки и Южной Америки (бассейны Амазонки, Конго и Нигера), а также в Индии (за исключением северной пригималайской области, шалфеи которой генетически связаны с восточно-азиатскими видами). В тропических и субтропических областях Африки и Южной Америки представители рода встречаются преимущественно в горных районах, которые были заселены шалфеями, очевидно, в результате более поздних миграций. Ареал *S. plebeja* R. Br. приурочен большей частью к тропическим и субтропическим территориям Азии (Афганистан, Северная Индия, Восточная Азия, Индокитай, Малайзия), следовательно, исходя из данных палеогеографии (Raven, Axelrod, 1974), этот вид мог проникнуть в Австралию не ранее середины миоцена. Ископаемые остатки и пыльца Губоцветных не найдены в отложениях ни тропических, ни субтропических южноамериканских верхнемеловых и третичных палеофлор, что также является косвенным свидетельством против гондвановского происхождения рода *Salvia*.

Феноритмы современных видов шалфея свидетельствуют о том, что их предки развивались в тропическом бессезонном климате (Каламбет, 1981, 1983, 1985, 1987; Байкова, 1996, 1997). Начальные этапы дифференциации рода связаны со становлением мезофильных исходных типов в палеогене. Один из наиболее древних центров формообразования шалфеев приурочен к Восточной Азии. Там сформировались исходные типы подродов *Salvia* и *Leonia* (Llav. et Lex.) Benth., современные представители которых наиболее примитивны по совокупности признаков репродуктивной сферы. Только в Восточной Азии представлены оба эти подрода, в том числе достаточно примитивными группами.

Обширная область распространения рода, охватывающая тропические, субтропические и умеренные регионы Старого и Нового Света, а также значительная морфологическая обособленность современных видов американского подрода *Calosphace* Benth. позволяют сформулировать гипотезу о широко распространенных исходных тропических предках шалфеев и о расчленении родового протипа на несколько типов в палеогене (или конце мела) в составе пантропической флоры, покрывавшей до конца эоцена значительную часть Лавразии. Исходя из этой гипотезы, североамериканские шалфеи должны быть более близки не к восточноазиатским, а к европейским группам рода, так как связь эоценовых тропических флор Америки и Евразии осуществлялась не через Берингию, где тропические условия климата никогда не существовали, а через соединение Европы и атлантического побережья Северной Америки (Вульф, 1944; Novacek, 1999). Однако, существенные отличия в строении цветка современных американских шалфеев от видов из евразийских подродов *Salvia* и *Sclarea* (Moench) Benth. делают невозможным установление близких родственных связей между ними.

Таким образом, тропические лавразийские прашалфеи если и существовали в палеогене, то впоследствии их производные полностью вымерли в Европе. Такой вариант нельзя полностью отрицать, однако он не имеет ни прямых (палинологических), ни косвенных подтверждений. Напротив, сравнение восточноазиатских шалфеев (по описаниям и иллюстрациям, приведенным во “Flora of China” (Li Xi-wen, Hedge, 1994; Wu Zhengyi, Raven, 1998)) и американских видов обнаруживает значительное сходство признаков цветка их примитивных типов (секции *Notiosphace* Benth. и *Heterosphace* Benth.). Сравнительный анализ более специализированных шалфеев из подродов *Leonia* и *Calosphace* Benth. показывает сходство направлений специализации репродуктивных органов у восточноазиатских и американских видов (отогнутое назад нижнее плечо связника, часто его редукция, удлинённая трубка венчика, бахромчатая средняя доля нижней губы венчика). Это свидетельствует об общем происхождении ветвей подрода *Leonia*, сформировавшихся в Старом и Новом Свете, а также о связи с последними специализированного американского подрода *Calosphace*. Таким образом, предковые формы шалфеев Нового Света имеют общее происхождение с примитивными восточноазиатскими типами подрода *Leonia*, их связь осуществлялась, очевидно, через Берингию. Вопрос о направлении миграции исходных типов (из Азии в Северную Америку или наоборот) не может быть решен однозначно без привлечения палеонтологических данных, однако характер распространения современных видов с наиболее примитивными признаками репродуктивной сферы свидетельствует в пользу восточноазиатского происхождения исходных типов. Очевидно, они проникли на американский континент в палеогене в составе умеренно-субтропической флоры, господствовавшей на значительной части Северной Америки в первой половине третичного периода (аркто-третичная геофлора, по Axelrod, 1973). Наиболее ранние миграции восточноазиатских шалфеев (производные *Leonia* и *Salvia* типов) в Африку должны быть отнесены к палеоцену, когда еще существовала непосредственная связь этих континентов (Raven, Axelrod, 1974). Таким образом, анализ современного ареала рода и основных морфологических особенностей его подродов позволяет предполагать наличие некогда общих исходных тропических предков, очевидно, восточноазиатских, впоследствии давших начало нескольким пространственно разделённым субтропическим и умеренным типам в Древнем Средиземье, на юге и востоке Африки, в Северной Америке.

Еще в пределах тропической флоры произошла дифференциация видов с различными потенциальными бионтами, что привело к возникновению горной и литоральной растительности (Камелин, 1973). Формирование горных типов шалфеев непосредственно из тропических форм происходило в горах Восточной Азии, очевидно, еще в палеогене. Производным одного из таких древних типов является обособленный реликтовый вид *S. saxicola* Benth., эндемик горного массива Кхасия на северо-востоке Индии. Литоральные типы шалфеев также сформировались, очевидно, еще на ранних этапах генезиса рода. Их потомками являются современные восточноазиатские шалфеи из секции *Notiosphace*, примитивные по многим признакам цветка, а также некоторые североамериканские виды из секции *Heterosphace* и подрода *Calosphace*. Основные линии эволюции рода шалфей в палеогене были связаны с формированием субтропических и теплоумеренных флор и постепенной редукцией тропических типов. В умеренно-субтропических влажных горных лесах Восточной Азии возникли анцестральные типы подрода *Salvia*. Они дали начало предкам современных восточноазиатских видов из секций *Drymosphace* Benth. p.p. и *Eurysphace* Stib., а также древнесредиземноморских шалфеев подрода *Salvia*, генезис которых тесно связан с палеогеновым субтропическим палеофлороценотипом “прашибляка” — группировки с господством каштанодубов (Камелин, 1965, 1967, 1973). В составе этого палеофлороценотипа или сопряженно с ним на Сонорских территориях Северной Америки развивались производные американского исходного типа.

Вторичная дифференциация рода, сопровождавшаяся миграциями и интенсивным формообразованием, происходила в неогене в связи с развитием горных систем Евразии, Центральной и Южной Америки. Основные центры неогенового формообразования шалфеев приурочены в Старом Свете к областям Древнего Средиземья (переднеазиатско-восточносредизем-

номорский и горно-среднеазиатский), а в Новом Свете – к Мексиканскому нагорью (центральноамериканско-сонорский) и горной системе Анд (южноамериканский). В этот период лесные типы шалфеев подверглись ксерофилизации; дальнейшая эволюция ксерофилизированных форм обусловила становление современного разнообразия шалфеев. Горообразовательные процессы в Северном полушарии обусловили формирование ксерофильных древнесредиземноморской и мадреанской флор, в составе которых и сформировалось большинство неогеновых шалфеев. Виды такого генезиса предпочитают открытые, редколесные ландшафты. Они приурочены к ксерофитным редколесьям различного типа, саваннам и степным сообществам, зарослям кустарников, каменистым и щебнистым горным склонам, осыпям, выходам известняка, гранита, гипса, пестроцветных пород. В Африке вследствие аридизации климата началась редукция мезофильных типов рода. Шалфеи, мигрировавшие в Южную Америку по достаточно увлажненным склонам Андийских хребтов, подверглись ксерофилизации в значительно меньшей степени.

К началу четвертичного периода основное разнообразие современных типов рода шалфей уже было сформировано. Последующие глобальные изменения климата и неоднократные смещения растительных зон в ледниковые и межледниковые эпохи обусловили распространение с юга на черноземные равнины Европы и Азии нагорно-ксерофильных шалфеев Средиземья и Передней Азии и дали импульс дифференциации криофильных шалфеев в составе степной и лесостепной растительности Евразии (виды секции *Plethiosphace* Benth. подрода *Sclarea*). Криофильные типы шалфеев возникли также в высокогорьях Восточной Азии (гималайские и тибетские виды секции *Eurysphace*), однако в целом криофильная линия эволюции в роде *Salvia* развита слабо. Ограниченная амплитуда пластичности шалфеев по отношению к низким температурам, очевидно, унаследована ими от тропических и субтропических предков.

В Африке в плиоцене-плейстоцене произошло резкое сокращение ареала (возможно, и вымирание) мезофильных видов, сохранившихся до настоящего времени лишь в горных лесах Сомали, Южной Африки и Мадагаскара. Возможность вымирания мезофильных типов африканских шалфеев подтверждается большим морфологическим разнообразием современных африканских шалфеев и обособленностью большинства видовых групп (Hedge, 1974). Более ксерофилизированные типы (секции *Heterosphace* и *Nactosphace* Briq.), напротив, стали основой интенсивного формообразования. В Южной Америке в плиоцене-плейстоцене происходило формирование редколесных и саванновых типов южноамериканских шалфеев вследствие похолодания и ксерофитизации климата в Центральных и Южных Андах и на севере континента. Неоднократные смещения высотной поясности в плейстоцене способствовали нарушению изоляционных барьеров, миграциям и интенсивному видообразованию андийских шалфеев, а, возможно, и вымиранию наиболее теплолюбивых видов.

Модель гипотетической предковой жизненной формы шалфеев впервые описала Е.С. Каламбет (1987). По ее мнению, примитивные шалфеи были многолетними и достаточно пластичными по продолжительности жизни побега и растений в целом, характеризовались эндогенным ритмом роста побегов, склонностью к непрерывному и длительному нарастанию, открытыми почками, мезоморфным строением листьев. Наши исследования биоморфологии и онтоморфогенеза 40 видов шалфея из 11 секций подтверждают эту модель (Байкова, 1996). Признаки гипотетического анцестрального типа шалфея позволяют отнести его к биоморфе фанерофита – наиболее древней жизненной форме семенных растений (Raunkiaer, 1907; Wewes, 1927). Очевидно, это были олигоксильные или аксильные формы – так называемые “травянистые фанерофиты” (Raunkiaer, 1934 : 33). Для них характерны надземные, отрицательно геотропичные побеги, которые остаются живыми в течение нескольких лет и выносят почки возобновления вверх, в воздушную среду, как и у остальных фанерофитов, однако отличаются слабым одревеснением и значительной паренхиматизацией осей. Таким образом, эта биоморфа, имеющая анатомические признаки травянистости, по эколого-морфологическим характеристикам близка к древесным растениям и принципиально отличается от сезонных трав (Гатцук,

1976). Высокая пластичность и отсутствие специализации позволяет отнести ее к “нестабилизированной жизненной форме” (по терминологии Н.Н. Цвелева, 1977 : 85), имеющей высокую потенциальную возможность эволюции в различных направлениях. Древесные биоморфы в роде шалфей, очевидно, вторичны. Они представлены в ксерофилизированных филлумах и/или у видов, обитающих во влажных лесах тропической Америки. В последнем случае становление древесных биоморф определяется длительностью роста и тенденцией к грандизации в условиях благоприятного тропического климата.

Гипотетическая модель примитивного цветка шалфея, по мнению I. Hedge (1974), включает следующие признаки: трубка венчика почти прямая, без кольца волосков, верхняя губа короче трубки и более или менее прямая; теки пыльника отделены коротким связником, примерно равным по длине тычиночной нити, все гнезда нормально сформированы и несут фертильную пыльцу. Мы дополнили эту модель следующими признаками: чашечка колокольчатая, с явно трехзубчатой верхней губой, без кольца волосков внутри, при плодоношении не разрастающаяся, края ее не пленчатые; трубка венчика широкая, длиннее верхней губы, но не более чем в два раза, без выпячивания и нектарной чешуйки; оба плеча связника примерно равны по длине и направлены вперед; гнезда пыльников соседних тычинок не срастаются друг с другом (Байкова, 1998). Формирование в трубке венчика кольца волосков, затрудняющего доступ к нектару, имело место на ранних этапах морфологической эволюции рода. Поэтому отсутствие такого кольца в некоторых группах (очевидно, в подроде *Calosphace*) может быть первичным, в других (подрод *Sclarea*) – несомненно является вторичным признаком.

Монографическая обработка рода шалфей в мировом масштабе выполнена Дж. Бентамом, ему же принадлежит система рода, признаваемая в своей основе авторами более поздних ревизий. Бентам выделил 14 секций (Bentham, 1833), объединенных им позже в 4 подрода (Bentham, 1876). Впоследствии изменения в систему рода были внесены А.А. Бунге (Bunge, 1873), К.И. Максимовичем (Maximowicz, 1881), Дж. Брике (Briquet, 1897), И. Кудо (Kudo, 1929), Е. Стибал (Stibal, 1934; Peter-Stibal, 1936), К. Эплингом (Epling, 1938, 1939), Дж. Муратой (Murata, 1952) Е.Г. Победимовой (1954, 1972), Р.В. Камелиным и А.М. Махмедовым (Камелин, Махмедов, 1980; Махмедов, 1984). Крупнейший современный монограф рода И. Хедж (Hedge, 1974) считает существующие системы рода искусственными и предлагает ограничиться выделением групп близких видов, соответствующих рядам. Этот подход он применил при выполнении таксономической ревизии шалфеев Африки, Ирана и Турции (Hedge, 1974, 1981, 1982). Действительно, анализ современного видового разнообразия шалфеев показывает, что практически все диагностические признаки подродов, установленные Бентамом, не являются абсолютными и обнаруживают исключения. Ряд видов, особенно африканских и восточноазиатских, вообще не вписываются в существующие классификации рода. Причина этого, по нашему мнению, состоит в том, что архетипы секций, выделенных Бентамом, очевидно, окончательно сложились в результате становления древнесредиземноморской флоры в миоцене-плиоцене. Наиболее древние восточноазиатские и африканские шалфеи формировались значительно раньше, в эпоху первичной дифференциации рода. Своеобразие комплекса морфологических признаков этих древних видов не позволяет корректно отнести их ни к одной из общепринятых секций. Иногда различные органы одного и того же вида имеют признаки разных секций и даже подродов.

Наиболее примитивные по совокупности признаков цветка виды шалфеев отнесены Бентамом к подродам *Salvia* и *Leonia*. Оба подрода имеют первичный центр формирования в Восточной Азии, где они развивались, очевидно, еще с палеоцена. Подрод *Leonia* имеет в своем составе несколько весьма примитивных групп и, вероятно, непосредственно связан с анцестральными типами рода. Предковые формы подрода, очевидно, принадлежали к тропической флоре. Начальные этапы его генезиса были связаны с морскими побережьями, по которым проходило расселение его исходных форм в палеогене. В подрод *Leonia* Бентам (Bentham, 1876) включил 5 секций: распространенные только в Старом Свете *Notiosphace* и

Hemisphace Benth. (впоследствии была выделена Брике (Briquet, 1897) в отдельный подрод *Covola* (Medik.) Briq.), *Heterosphace* с дизъюнктивным ареалом в Восточном и Западном полушариях, а также мадреанские *Echinosphace* Benth. и *Pycnosphace* Benth. Впоследствии Брике (Briquet, 1897) описал монотипную секцию *Neosphace* Briq., в которую перенес из секции *Heterosphace* *S. nilotica* Juss. ex Jacq. Из секции *Notiosphace* Бунге (Bunge, 1873) выделил четыре иранских вида, в том числе *S. aegyptiaca* L., в отдельную секцию *Eremosphace* Bunge. Позже Победимова (1954) установила монотипный подрод *Sanglakia* Pobed., куда поместила *S. baldshuanica* Lipsky, первоначально отнесенный к секции *Eremosphace*. Впоследствии монограф среднеазиатских шалфеев Махмедов понизил ранг подрода *Sanglakia* до уровня секции, которую включил в состав подрода *Leonia*. Кудо (Kudo, 1929) привел в составе подрода *Leonia* новую секцию *Vernalia* Kudo, в которую поместил четыре эндемичных вида из Японии. К восточноазиатским представителям подрода *Leonia* близки виды описанного позднее подрода *Allagospadonopsis* Briq. Первоначально Брике (Briquet, 1897) включил в него два морфологически своеобразных восточноазиатских вида – *S. piasezkii* Maxim. и *S. saxicola*. Впоследствии Мурата (Murata, 1952) дополнил подрод *Allagospadonopsis* одиннадцатью другими восточноазиатскими видами (в том числе *S. japonica* Thunb.), относимыми ранее к подроду *Leonia*.

Восточноазиатские представители подродов *Leonia* и *Allagospadonopsis* чрезвычайно полиморфны по строению цветка. Нижняя, меньшая по размеру, тека пыльника фертильна и хорошо развита у *S. sonchifolia* C.Y. Wu, с небольшим количеством пыльцы у *S. plebeja* и *S. substolonifera* E. Peter, стерильна у остальных видов и полностью редуцирована у *S. piasezkii* и представителей секции *Vernalia*. Плечи связника варьируют от почти равных у *S. plebeja*, *S. substolonifera*, *S. sonchifolia* и *S. brevicconnectivata* Sun до абортивного нижнего у *S. meiliensis* S.W. Su. У большинства видов, в том числе шалфеев из секции *Vernalia* и подрода *Allagospadonopsis*, нижнее плечо связника значительно короче верхнего. Кольцо волосков в трубке венчика имеется у большинства видов, однако выражено в различной степени, а у *S. brevicconnectivata*, *S. substolonifera*, *S. piasezkii*, *S. weihaiensis* C.Y. Wu et H.W. Li, *S. fragarioides* C.Y. Wu – отсутствует. Нижние гнезда пыльников соседних тычинок срастаются (например, у *S. plebeja*) или свободны (у большинства видов, в том числе из секции *Vernalia* и подрода *Allagospadonopsis*). Таким образом, максимальное число примитивных репродуктивных признаков характерно для некоторых видов из секции *Notiosphace* Benth. emend. Bunge (*S. substolonifera*, *S. plebeja* и *S. brevicconnectivata*). Виды секции *Vernalia* и подрода *Allagospadonopsis* более специализированные. Прослеживаются явные связи этих групп с секцией *Notiosphace*.

Восточноазиатские шалфеи из подродов *Leonia* и *Allagospadonopsis* – травянистые растения, преимущественно малолетние или однолетние (биоморфа длительно вегетирующего однолетника). Побеги большинства видов более или менее укорочены в базальной зоне. У *S. japonica* и *S. plebeja* из секции *Notiosphace* проявляется внутривидовой полиморфизм по этому признаку (Zoku, 1965; Li Xi-wen, Hedge, 1994). У видов секции *Vernalia* формируются только розеточные побеги (Kudo, 1929), что свидетельствует о специализации вегетативной сферы в этой группе.

Расселение предковых типов шалфеев вдоль южного побережья Тетиса до северной Африки происходило еще на начальных этапах дифференциации рода – в раннем палеоцене. С примитивными формами подрода *Leonia*, очевидно, непосредственно связаны несколько групп шалфеев древнесредиземноморского генезиса – секции *Eremosphace*, *Sanglakia* (Pobed.) Machmedov и *Hemisphace*. Формирование двух первых групп началось, очевидно, еще в палеогене, на юго-восточных берегах и островах Тетиса и продолжалось в миоцене-плиоцене на восточных территориях Древнего Средиземья, по берегам отступающего Тетиса.

Среди современных видов секции *Eremosphace* наибольшую область распространения имеет *S. aegyptiaca*. Его ареал простирается от западных предгорий Гималаев (Пенджаб), через Белуджистан, по югу Ирана и Ирака, западу Аравии, через всю Северную Африку до

островов Макаронезии. Проникновение этого вида в Африку произошло, очевидно, в миоцене по возвышенностям в юго-западной части Аравии, соединенной с Африканским континентом до образования Красного моря в плиоцене. Цветок *S. aegyptiaca* имеет немало примитивных признаков: верхняя губа венчика короткая, прямая; тычиночная нить немного длиннее связника или равна ему; нижние плечи связников направлены вперед; обе теки фертильны, свободны, слегка выдаются из венчика. Признак незначительной специализации – неравные плечи связников. Предки вида были, очевидно, мезофильными и травянистыми. Об этом свидетельствует формирование травянистых растений *S. aegyptiaca* с мезоморфным строением листьев в условиях культуры. Гербарные образцы таких растений, выращенных в условиях Санкт-Петербургского ботанического сада, мы видели в Гербарии БИН РАН. Характерная для *S. aegyptiaca* жизненная форма сильно древеснеющего склерофильного мелколистного полукустарничка сформировалась не ранее миоцена, в результате аридизации климата Древнего Средиземья. Такую же биоморфу имеет среднеазиатский *S. baldshuanica* из родственной *Eremosphace* монотипной секции *Sanglakia*. По признакам цветка этот вид также близок к секции *Eremosphace*, однако отличается некоторыми специализированными признаками – хорошо развитым кольцом волосков в трубке венчика и строением передних колен связников. Они короткие, шиловидно заостренные, не образуют сочленения с тычиночной нитью и направлены вниз. Подобное строение связника, необычное для рода *Salvia*, имеют несколько специализированных групп шалфеев, имеющих отношение к подроду *Leonia*. Кроме *S. baldshuanica*, оно характерно для видов древнесредиземноморской секции *Hemisphace*, а также для южноафриканского вида *S. namaensis* Schinz (Hedge, 1974 : fig. 14 b), по многим признакам близкого к секции *Heterosphace*. По-видимому, редукция переднего колена связников происходила в этих группах параллельно и независимо.

Возможность миграции шалфеев на африканский континент определялась наличием в третичном периоде двух периодов контакта Евразии и Африки – в первой половине палеоцена и во второй половине миоцена-плиоцене (Raven, Axelrod, 1974). Во второй период в Африку проникли ксерофитизированные шалфеи древнесредиземноморского генезиса, в том числе уже упоминавшийся *S. aegyptiaca*. Однако, первые миграции шалфеев в Африку произошли значительно раньше, еще в раннем палеоцене. Тогда через Аравию проникли мезофильные восточноазиатские типы, позже вымершие на территории Передней Азии и Аравии в результате трансгрессий моря и последующей аридизации климата. Их африканские потомки распространились на юг по древним возвышенностям Восточной Африки. Вследствие значительной ксерофитизации климата в неогене и плейстоцене эти архаичные виды вымерли на большей части своих ареалов, сохранившись лишь в горных районах Эфиопии, Сомали, Восточной и Южной Африки, Мадагаскара в ограниченных местообитаниях. Мадагаскарский *S. perrieri* Hedge и близкий к нему восточноафриканский *S. somalensis* Vatke занимают изолированное положение не только среди африканских шалфеев, но и в роде в целом. Они сочетают признаки, характерные для различных секций и даже подродов шалфеев Старого Света (подроды *Salvia*, *Leonia* и *Sclarea*). Многие из них представлены в примитивном состоянии: цельные пластинки листьев, кустарниковая жизненная форма, чашечка с равными по длине, расставленными тремя верхними зубцами, тычинки с фертильными нижними гнездами пыльников. Все это указывает на близость этих видов к древнему, относительно примитивному типу, что подтверждается их современным распространением и экологическими особенностями. Отдельную группу среди мадагаскарских шалфеев образуют *S. sessilifolia* Baker и три близких к нему вида. Это ксерофильные кустарники, по ряду формальных признаков относимые ранее к секции *Salvia*, однако, по мнению Hedge (1972), морфологически своеобразные и таксономически обособленные. Сравнение этих видов с *S. perrieri* позволяет выявить сходство по ряду признаков как в вегетативной сфере (цельные листья, сидячие или коротко черешчатые, жизненная форма кустарника), так и в строении цветка (фертильные нижние гнезда пыльников, неравные по длине колена связника, относительно короткая тычиночная нить, наличие кольца волосков внутри

венчика, чашечка с тремя примерно равными заостренными зубцами). *S. parvifolia* Baker – олигоморфный вид с достаточно примитивным строением цветка, сходный по морфологии чашечек и тычинок с южноафриканскими представителями секции *Heterosphace*, а по признаку длинной нижней губы венчика, значительно превышающей по длине верхнюю губу – с североафриканско-азиатским *S. aegyptiaca* из секции *Eremosphace* и некоторыми восточноазиатскими видами из секции *Notiosphace* (все три секции относятся к подроду *Leonia*). Жизненная форма этого вида – полукустарничек с древеснеющими ползучими основаниями побегов – представляет собой результат специализации. Все мадагаскарские шалфеи – эндемичные виды, характеризующиеся своеобразием морфологических признаков, что не позволяет корректно поместить их в существующие секции. Морфологически обособленные капские эндемики *S. muirii* L. Bolus и *S. granitica* Hochst. имеют достаточно примитивные цветки, по ряду признаков сходные с цветками в под родах *Salvia* и *Leonia*. Оба вида чрезвычайно редкие, известны по единичным сборам, очевидно, представляют реликтовые элементы капской флоры. Сходство наиболее древних и обособленных групп африканских шалфеев по ряду признаков цветка с различными секциями из под родов *Salvia* и *Leonia* обусловлено общностью их отдаленных предков с исходными типами этих под родов.

С палеогеновыми типами под рода *Leonia* связан и *S. nilotica* из монотипной секции *Neosphace* под рода *Leonia*. Область его распространения приурочена к нагорьям Восточной Африки (Эфиопское нагорье, Восточно-Африканское плоскогорье, наиболее южные точки ареала – в горах Иньянга на северо-востоке древнего плато Матабеле, лежащего между реками Лимпопо и Замбези). Обитает на открытых местах у верхней границы горного лесного пояса (Hedge, 1974). Это многолетнее травянистое растение, часто с ползучими корневищами, ксеромезофит. По признакам репродуктивной сферы *S. nilotica* имеет сходство как с видами секции *Eremosphace*, так и с южноафриканскими шалфеями из секции *Heterosphace*.

Становление секции *Heterosphace* происходило в неогене на на возвышенных плато и горных склонах в восточной части Южной Африки. Ее исходные формы, травянистые, слабо ксерофитизированные, расселялись в эоцене-начале миоцена к югу по возвышенностям Восточной Африки. В конце третичного и в четвертичном периодах в связи с изменением климата Африки в секции *Heterosphace* происходило интенсивное формообразование. Некоторые современные виды этой секции чрезвычайно полиморфны, что свидетельствует о продолжающихся формообразовательных процессах. Эта группа представлена девятью видами травянистых многолетников, ксеромезофильных или ксерофильных, часто образующих ползучие корневища. Цветок в этой группе имеет тот же план строения, что и в секциях *Eremosphace* и *Neosphace*; кольцо волосков в трубке венчика имеется или отсутствует.

В секцию *Heterosphace* Бентам (Bentham, 1833) включил, кроме восьми африканских и двух восточноазиатских видов (*S. acaulis* Vahl. и *S. japonica*; последний вид был перенесен им позднее (Bentham, 1848) в секцию *Notiosphace*), два североамериканских вида – *S. lyrata* L. и *S. obovata* Ell. Строение их цветка, действительно, очень сходно с африканскими представителями секции *Heterosphace* и наиболее примитивно среди всех современных американских шалфеев. Для *S. lyrata* характерна длинная тычиночная нить и короткий связник, оба плеча которого направлены вперед, обе теки фертильны, но отличаются друг от друга по размерам. Верхняя губа венчика прямая и короткая. Соцветие не специализировано и представляет собой простой тирс с расставленными ложными мутовками. Жизненная форма – многолетние кусторазветвленные травы с полурозеточными побегами. Область распространения *S. lyrata* и близких видов – юго-восточная часть Северной Америки, включая атлантическое побережье США от Коннектикута до Флориды, долину Миссисипи в среднем и нижнем ее течении и северное побережье Мексиканского залива. Современные американские представители секции *Heterosphace* принадлежат к гумидной субтропическо-умеренной флоре. Их цветок по совокупности признаков наиболее примитивен среди всех современных американских шалфеев и близок к шалфеям Старого Света из под рода *Leonia* (особенно секции *Notiosphace* и африканским

видам секции *Heterosphace*), что свидетельствует об их общих исходных типах. Однако, объединение американских и африканских видов в одной секции *Heterosphace* представляется нам искусственным. Современное распространение американских шалфеев секции *Heterosphace* указывает на палеогеновые миграции их исходных форм в Северную Америку. Эти формы, очевидно, были связаны непосредственно с субтропическо-умеренными восточноазиатскими типами, которые могли проникнуть в Северную Америку через Берингию.

Виды олиготипной сонорско-нагорномексиканской секции *Pycnosphace* также имеют примитивный тычиночный аппарат. Тычинки *S. columbariae* Benth. очень похожи на *S. lyrata*, отличаясь лишь более короткой тычиночной нитью (короче связника). Соотношение длины плеч связника у *S. columbariae* равно 2,5:1, верхняя губа венчика короткая двуллопастная. Цветок *S. carduacea* Benth. из монотипной секции *Echinosphace*, эндемичной для Калифорнии, более специализирован. Нижние гнезда пыльника, хотя и фертильные, значительно меньше верхних. Соотношение плеч связника равно 4:1, нижнее плечо отогнуто назад. Тычиночная нить очень короткая, в 25 раз короче связника. Верхняя губа венчика крупная, отогнута назад от основания, перпендикулярна трубке, рассечена почти до половины, ее концы гофрированные, а края неравнозубчатые. Средняя доля нижней губы венчика бахромчатая: рассечена более чем на 1/3 на узкие сегменты с волнистым, слегка утолщенным краем. Рассеченная средняя доля нижней губы – необычный для рода шалфей признак, имеющийся также у двух восточноазиатских видов – *S. honania* L. Bailey и *S. meiliensis*. У последнего вида, как и у *S. carduacea*, присутствует и другой редкий признак – опушение гнезд пыльников.

К. Эплинг (Epling, 1938) отнес шалфеи из секций *Pycnosphace* Benth. и *Echinosphace* Benth. к описанной им секции *Audibertia* (Benth.) Epl., в которую он включил также виды близкого к *Salvia* рода *Audibertia* Benth. (или *Ramona* Greene). Однако, секция *Audibertia* представляется нам сборной группой, так как в ее подсекциях существенно отличается план строения тычиночного аппарата. У шалфеев подсекции *Pycnosphace* (Benth.) Epl. нижнее плечо связника направлено вниз и вперед, обе теки фертильные. В подсекции *Echinosphace* (Benth.) Epl. нижнее плечо связника отогнуто вверх, у некоторых видов – вверх и слегка назад. Верхние и нижние гнезда пыльников фертильны. В подсекции *Greeneostachys* Epl. с единственным видом *S. spathacea* Greene нижнее плечо связника направлено назад и располагается в трубке венчика. Гнезда нижней теки несут небольшое количество пыльцы. В подсекциях *Parishiella* Epl. и *Jepsonia* Epl. нижнее плечо связника полностью редуцировано. Такое строение тычиночного аппарата указывает на наибольшую степень его специализации в двух последних подсекциях. По нашему мнению, подсекции *Pycnosphace* (Benth.) Epl. и *Echinosphace* (Benth.) Epl. представляют собой отдельные филлумы, которые целесообразно рассматривать в ранге секций, как это было традиционно принято в систематике рода шалфей. Однако, состав секции *Echinosphace* следует расширить и понимать ее в объеме подсекции *Echinosphace* (Benth.) Epl., то есть включить в нее, вместе с *S. carduacea*, кустарниковые калифорнийские виды *S. funerea* Jones, *S. californica* Brandegeе и *S. greatae* Brandegeе. Подсекции *Greeneostachys*, *Parishiella* и *Jepsonia* представляют единую группу, которую и следует считать секцией *Audibertia* в узком смысле. В этой группе наиболее примитивна подсекция *Greeneostachys*, о чем свидетельствует не только строение тычиночного аппарата, но и жизненная форма многолетнего травянистого растения у ее единственного представителя – *S. spathacea*. Остальные виды секции *Audibertia* s. str. – склерофильные кустарники. Представители секции *Pycnosphace* и *S. carduacea* из секции *Echinosphace* – однолетние коротковегетирующие розеткообразующие травы. Эти эволюционно продвинутые жизненные формы сформировались в результате адаптации к засушливым условиям. Особенно редуцирована побеговая система *S. carduacea*, все листья которого сосредоточены в прикорневой розетке. Междоузлия тирса у *S. carduacea* и *S. columbariae* сильно укорочены, что часто приводит к образованию специализированных головчатых соцветий.

Различные группы шалфеев Нового Света, очевидно, восходят к единому палеогеновому умеренно-субтропическому анцестральному типу. Наиболее близки к нему американские виды

секции *Heterosphace*, его более молодыми производными являются секции *Pycnosphace*, *Echinosphace*, *Audibertia* s. str. и подрод *Calosphace*. Общность происхождения шалфеев секций *Pycnosphace*, *Echinosphace* и подрода *Calosphace* подтвердили проведенные нами исследования скульптуры поверхности их эремов. Окончательно разрешить вопрос о генезисе шалфеев Нового Света могли бы помочь аналогичные исследования американских видов из секций *Heterosphace* и *Audibertia* s. str. и их последующее сравнение с восточноазиатскими шалфеями из подрода *Leonia*.

Формирование секций *Pycnosphace*, *Echinosphace* и *Audibertia* s. str. связано со становлением ксерофильной мадреанской флоры, возникшей в среднем эоцене в юго-западной части Северной Америки, на месте контакта умеренной аркто-третичной флоры Голарктики и неотропической флоры (Axelrod, 1973; Тахтаджян, 1978). Формирование секций *Echinosphace* и *Audibertia* проходило в условиях резкой аридизации климата Калифорнии в среднем плиоцене и плейстоцене (Axelrod, 1973). Виды секции *Pycnosphace*, очевидно, ближе к исходным для мадреанской флоры среднеэоценовым или миоценовым типам. Эплинг (Epling, 1938) считает секцию *Audibertia* производной от центральноамериканских представителей подрода *Calosphace* Benth., обосновывая свое мнение сходством строения тычиночного аппарата *S. spathacea* и *S. axillaris* Moc. et Sesse ex Benth. По нашему мнению, секция *Audibertia* s. str. и подрод *Calosphace* имеют общий исходный тип, производный от палеогенового анцестрального типа американских шалфеев. Об их близком родстве свидетельствует единый план строения тычиночного аппарата у наиболее примитивных видов обеих групп, а также особенности опушения. Только в секции *Audibertia* и подроде *Calosphace* имеются ветвистые волоски, отсутствующие в других группах шалфеев.

Подрод *Calosphace* распространен только в Новом Свете. Это самый крупный подрод шалфеев (до 470 видов, по Epling, 1939), весьма полиморфный как по вегетативным, так и по генеративным признакам. Однако, единый план строения тычиночного аппарата свидетельствует о целостности этой группы и ее автохтонном развитии на американском континенте. Нижние плечи связников протянуты назад, в трубку, лежат параллельно друг другу и соединены, верхние плечи связников выступают из венчика. Нижние теки пыльников у большинства видов полностью редуцированы (у некоторых – стерильны), что характеризует подрод *Calosphace* как эволюционно продвинутый в организации репродуктивной сферы. Его ареал простирается меридионально от Атлантическо-Североамериканской области на севере до южной границы Неотрописа на юге. Виды с примитивными признаками строения тычиночного аппарата распространены преимущественно в Нагорно-Мексиканской и Сонорской провинциях Мадреанской области Голарктики, а также Центральноамериканской и Вест-Индийской провинциях Карибской области Неотрописа (районирование по А.Л. Тахтаджяну, 1978). Это подтверждает мнение К. Эплинга (Epling, 1939) о первичном центре дифференциации подрода *Calosphace* на возвышенностях Центральной Мексики и Центральной Америки (центральноамериканско-сонорский центр) и вторичных центрах разнообразия в Северных Андах и на Бразильской возвышенности. Шалфеи Мексиканского нагорья чрезвычайно полиморфны по многим признакам, в том числе и по строению тычиночного аппарата, включают, наряду с относительно примитивными, очень специализированные типы.

Исходными для подрода *Calosphace* были палеогеновые мезофильные формы, которые в миоцене-плиоцене подверглись редукции в результате аридизации климата или преобразовались в более ксерофильные типы в составе формировавшейся с конца эоцена мадреанской флоры (Axelrod, 1973). Становление подрода *Calosphace* связано с дифференциацией видов в экологически контрастных условиях Мексиканского нагорья и горных систем Центральной и Южной Америки.

Основная волна миграции шалфеев подрода *Calosphace* в Южную Америку, очевидно, проходила по северо-восточному краю Карибской плиты, вдоль дуги Антильских островов, о чем свидетельствует распространение многих современных секций. Ареалы секций *Purpureae*

(Epl.) Epl., *Erytrostachys* (Epl.) Epl., *Tomentellae* (Epl.) Epl. доходят на юге до Гватемалы и после значительного разрыва продолжают в Колумбии по Восточной Кордильере. Согласно данным В. Питмана с соавторами (Pitman et al., 1993), именно эти территории были соединены дугой Антильских островов. Ареалы секций *Flocculosae* (Epl.) Epl., *Tubiflorae* (Epl.) Epl., *Briquetia* Epl. и *Microsphace* Benth. включают и Антильские острова. Секция *Microsphace*, характеризующаяся одним из наиболее примитивных в подроде типов андроцея, отличается значительным числом видов на Больших Антильских островах и приуроченностью большинства представителей не к горным, а к прибрежным территориям тропической Америки. Это свидетельствует о литоральных миграционных путях примитивных типов подрода *Calosphace*.

Антильский мост суши существовал в верхнем мелу до начала эоцена и впоследствии был разорван в результате смещения Карибской плиты на северо-восток (Pitman et al., 1993). По этому мосту могли перемещаться лишь мезофильные неотропические типы. Такой сценарий миграций для рода шалфей не подтверждается ни его современным распространением в Южной Америке (отсутствие в амазонской гилее), ни палинологическими данными по южноамериканским палеофлорам (Romero, 1993) и не соответствует представлениям об умеренно-субтропических исходных типах американских шалфеев. Наиболее вероятно перемещение представителей подрода *Calosphace* из Северной Америки в Южную по временному Антильскому мосту суши, существовавшему в позднем олигоцене вследствие регрессии моря (Marshall, Sempere, 1993). Именно в это время поднялись хребты Центральных и Северных Анд. По склонам этих хребтов мезофильные представители подрода *Calosphace* продвигались на юг и далее – на восток по предгорьям Анд и по южной окраине Бразильского плоскогорья, вплоть до Атлантического побережья. Эта гипотеза подтверждается местонахождением нескольких видов шалфея на плато Мату-Гросу на юго-западе Бразилии. Впоследствии в юго-восточной Бразилии возник вторичный очаг видообразования, в котором в плиоцене-плейстоцене сформировались более ксерофильные саванновые типы. Некоторые современные южнобразильские шалфеи из секций *Uliginosae* (Epl.) Epl. и *Rudes* (Benth.) Epl. имеют рудиментарные нижние гнезда пыльников, что указывает на относительную примитивность их андроцея. Однако, для большинства южнобразильских видов характерен специализированный тычиночный аппарат. Значительная часть южнобразильских представителей подрода *Calosphace* имеет родственные связи с мексиканскими и центральноамериканскими шалфеями. Из них только виды секций *Angulatae* (Epl.) Epl. и *Secundae* (Benth.) Epl. представлены в Андах. Секции *Uliginosae*, *Rudes*, *Dusenostachys* (Epl.) Epl., *Albolanatae* (Epl.) Epl. и *Curtiflorae* Epl. имеют дизъюнктивный ареал, одна часть которого лежит в юго-восточной Бразилии, а другая – в Мексике и/или Центральной Америке. Разрыв ареала, очевидно, обусловлен вымиранием либо существенными преобразованиями видов в Андах в связи с интенсификацией орогенеза в конце миоцена-начале плиоцена и изменением экологических условий вследствие похолодания и ксерофитизации климата в плиоцене-плейстоцене (Marshall, Sempere, 1993; Burnham, Graham, 1999). Примитивность тычиночного аппарата в секциях с дизъюнктивным южнобразильско-мексиканско-центральноамериканским ареалом свидетельствует об их близости к исходным формам подрода *Calosphace* и формировании южнобразильского очага дифференциации шалфеев не позднее миоцена. Специализированный тычиночный аппарат современных андийских шалфеев характеризует их как относительно молодые типы. Видообразование андийских шалфеев в четвертичном периоде было обусловлено не только изоляцией, но и смешением элементов различных типов растительности в результате изменений климата и перемещения высотной поясности в плейстоцене (Colinvaux, 1993; Burnham, Graham, 1999).

Более поздняя волна миграции шалфеев подрода *Calosphace* в Южную Америку по западному краю Карибской плиты, через Панамский мост суши, после его возникновения в плиоцене, очевидно, была незначительна, поскольку североамериканские шалфеи к тому времени были уже достаточно ксерофитизированы. Их передвижению на юг препятствовал массив влажного тропического леса, существовавший в наиболее низких местах Панамского перешейка

даже в относительно засушливый четвертичный период (Colinvaux, 1993). Это положение подтверждается малым числом видов шалфея на Панамском полуострове (исключая его более древнюю северную часть).

Подрод *Salvia* распространен только в Старом Свете. Многие признаки цветка в этой группе примитивны, что указывает на близость подрода *Salvia* к исходному родовому типу. Венчик с короткой прямой верхней губой и широкой трубкой, с кольцом волосков (в этой группе кольцо волосков, очевидно, было свойственно еще исходным формам). Тычиночная нить примерно равна по длине связнику, связник дугообразно изогнут, его плечи почти равны по длине и направлены вперед, обе теки фертильны. Соединение нижних пыльцевых гнезд соседних тычинок у многих видов секции *Salvia*, очевидно, вторично. План строения тычиночного аппарата в подроде *Salvia* тот же, что и в подроде *Leonia*, что, очевидно, объясняется общностью их исходных типов. Начальные этапы становления подрода *Salvia* проходили в древнем центре формообразования шалфеев в Юго-Западном Китае, в составе умеренно-субтропической горной флоры. В горах Восточной Азии (Сычуаньские Альпы, Юньнаньское нагорье, предгорья Восточных Гималаев, межгорные долины Тибета, восточные отроги Куньлуня, Наньшаня и Циньлина) представлена секция *Eurysphace*. Строение цветка в ней единообразное, близкое к примитивному типу. Большинство видов этой секции (более 30) – многолетние травы (гемикриптофиты) с полурозеточными побегами и цельными листьями, три вида – однолетники или двулетники.

Предковые формы подрода *Salvia* проникли на запад, в Европу, вдоль северного побережья Тетиса, очевидно, еще в палеогене. Но становление большинства современных видов приурочено к неогену, когда в результате альпийского орогенеза освободилась от воды суша Древнего Средиземья. Их генезис тесно связан с субтропическим палеофлороценоотипом “прашибляка” и более поздними ксерофилизированными группировками. Основной центр видообразования секции *Salvia* находится на территории Малой Азии и Иранского нагорья. В Западном Средиземье распространение видов секции приурочено, главным образом, к горным системам (Пиренеи, Атлас, Балканы, Крым). Большинство видов имеют узкие ареалы. В цветках шалфеев из секции *Salvia* преобладают примитивные признаки. Специализация, обусловленная адаптацией к опылителям, проявляется лишь в срастании нижних гнезд соседних тычинок. Примитивные признаки организации вегетативной сферы – удлиненные междоузлия цимоидов у некоторых видов (*S. brachyodon* Vandas, *S. candelabrum* Boiss., *S. interrupta* Schousb., *S. aucheri* Benth., *S. divaricata* Montbr. et Auch.), а также безрозеточные побеги. У многих видов секции перисторассеченные или перистораздельные листья, что свидетельствует об их отдаленных связях с восточноазиатскими группами. Шалфеи секции *Salvia* – преимущественно ксерофильные полукустарнички или полукустарники, однако среди них есть несколько травянистых видов (*S. pinnata* L. и близкие к нему виды) и один кустарник – *S. cabulica* Benth. Его ареал лежит значительно восточнее области распространения остальных видов секции, в Афганистане и Западном Пакистане, что, в сочетании с его морфологическим своеобразием, свидетельствует о близости к древним палеогеновым типам.

На территории Передней Азии сформировалась секция *Hymenosphace* Benth. p.p., виды которой по строению венчика и тычиночного аппарата близки к секции *Salvia*. Однако, для них характерны пленчатые чашечки, разрастающиеся при плодоношении. На основании этого признака группа рассматривалась некоторыми авторами в составе отдельного подрода *Shraderia* (Briquet, 1897) или как самостоятельный род *Shraderia* Medik. (Невский, 1937; Победимова, 1954). По мнению А.М. Махмедова (1984), в различной степени разрастающаяся при плодах чашечка характерна и для других групп шалфеев, поэтому не может быть критерием для выделения рода. К роду *Salvia* относил эту группу и И. Хедж (Hedge, 1974). По нашему мнению, секция *Hymenosphace* имеет близкое родство с секцией *Salvia*, а разрастающаяся при плодах чашечка является эволюционно продвинутым признаком, результатом адаптации к распространению плодов. В целом секция *Hymenosphace* представляется нам более специализи-

рованной, чем секция *Salvia*, и производной от ее исходных форм. Все виды секции *Hymenosphace* – полукустарники и полукустарнички, за исключением кустарникового *S. pomifera* L., многие – с перисторассеченными листьями.

В горной Средней Азии распространены два эндемичных вида из секции *Hymenosphace* – *S. bucharica* M. Pop. и *S. korolrkowii* Regel et Schmalh., для которых Махмедов (1984) предполагает палеогеновый возраст. Горная Средняя Азия (главным образом, горы Памиро-Алая) – один из основных вторичных центров видообразования шалфеев. Там сформировались эндемичная секция *Sogdosphace* R. Kam. et Machmedov подрода *Salvia*, эндемичный подрод *Macrosphace* Pobed., близкий к подроду *Salvia*. По мнению Махмедова (1984), эти группы автохтонно развивались на территории Средней Азии уже с неогена, на базе комплекса прашибляка, составляющего древнее ядро среднеазиатской флоры. Обе группы характеризуются примитивным строением тычиночного аппарата (длинная тычиночная нить, обе теки фертильны) и необычной для шалфеев тенденцией к формированию мутовок из трех ветвей. Эти признаки имеются также у шалфеев из нескольких морфологически обособленных олиготипных групп: иранского *S. aristata* Auch. из монотипной секции *Physosphace* Bunge подрода *Salvia* и афганского *S. tetradonta* Hedge. Оба вида по одним признакам близки к секции *Sogdosphace*, по другим – к подроду *Macrosphace*, несомненно их связи с обеими этими группами. И. Хедж (Hedge, 1965) отнес *S. tetradonta* к подроду *Macrosphace*, однако позже Махмедов (1974) предложил выделить этот вид в отдельную секцию, как и другой морфологически своеобразный шалфей из Афганистана – *S. pterocalyx* Hedge. Оба вида имеют локальные места обитания в горах Гиндукуша, очевидно, реликтового характера, изолированы географически и морфологически от остальных видов рода, и имеют отдаленные связи с переднеазиатскими и горно-среднеазиатскими, а возможно, и примитивными восточноазиатскими типами подрода *Salvia*.

Эндемичный среднеазиатский подрод *Macrosphace* очень близок к подроду *Salvia* и имеет тот же план строения цветка и тычиночного аппарата. Е.Г. Победимова (1954), установившая подрод *Macrosphace*, среди отличающих его признаков отметила необычный габитус (сильно ветвистые стебли) и наличие тонко шиловидно заостренных зубцов чашечки. По нашему мнению, особенности строения вегетативной сферы не могут быть достаточным основанием для выделения подрода, так как все подроды в роде *Salvia* традиционно выделялись по совокупности признаков цветка. Сильно ветвящаяся побеговая система, а также тенденция к образованию мутовок из трех ветвей характерны и для других восточносредиземноморских шалфеев, в том числе иранского *S. aristata* из секции *Physosphace*. У этого вида, так же как и у шалфеев подрода *Macrosphace*, зубцы чашечки тонко шиловидно заострены. Таким образом, по всем важнейшим диагностическим признакам подрод *Macrosphace* вполне укладывается в рамки подрода *Salvia*. По нашему мнению, его следовало бы рассматривать в составе подрода *Salvia* в ранге секции.

Мелитофильная специализация цветка шалфеев происходила уже на ранних этапах дифференциации рода. В результате сформировался цветок с короткой тычиночной нитью, функцию которой по выносу фертильных гнезд пыльника приняло на себя удлиненное верхнее плечо связника. Короткое нижнее плечо, несущее гнезда с небольшим количеством пыльцы или, чаще, стерильные, приобрело роль противовеса в аппарате опыления. С таким строением тычиночного аппарата коррелирует форма венчика. Его верхняя губа длиннее нижней, часто серповидно изогнута. Мелитофильная специализация цветка проявилась в нескольких филлумах шалфеев, в том числе и не связанных близким родством (секция *Blakea* Epl. из американского подрода *Calosphace*, южноафриканская секция *Nactosphace*, древнесредиземноморский подрод *Sclarea* и преимущественно восточноазиатская секция *Drymosphace*). Первые три группы относительно молодые, секция *Drymosphace* наиболее близка к исходным родовым типам и, очевидно, является источником предковых форм для подрода *Sclarea*. Происхождение секции *Drymosphace* связано с первичным восточноазиатским центром дифференциации рода шалфей. Очевидно, у нее общие исходные формы с секцией *Eurysphace*. Это древняя группа, примитивная

в организации вегетативной сферы и полиморфная по генеративным признакам. Это крупные многолетние травы с безрозеточными побегами, у большинства видов перисторассеченные листья – признак, характерный также для шалфеев восточноазиатского подрода *Allagospadonopsis*. Цветки в секции *Drymosphace* полиморфны по признакам венчика, степени редукции кольца волосков в трубке венчика (оно обыкновенно неполное). Нижние гнезда пыльников стерильны, но связники еще не отогнуты назад. Таким образом, по признакам цветка виды секции *Drymosphace* занимают промежуточное положение между секциями *Eurysphace* подрода *Salvia* и *Aethiopis* Benth. подрода *Sclarea*, что дало основание Е. Стибал (Stibal, 1934) перенести секцию *Drymosphace* из подрода *Salvia* в подрод *Sclarea*. Однако, по ряду важнейших формальных критериев (наличие кольца волосков в венчике, направленные вперед нижние плечи связников) секция *Drymosphace* вполне соответствует признакам подрода *Salvia*, в который ее относит большинство монографов (Benth, 1876; Briquet, 1897; Махмедов, 1984). Большинство современных видов секции *Drymosphace* имеют узкие ареалы в предгорьях и горах Восточной Азии (Восточные Гималаи, Сычуаньские Альпы, Юньнань-Гуйчжоуское нагорье и Циньлин-Дабашаньские горы). Однако пара викарирующих видов – *S. nubicola* Wall. ex Sweet. и *S. glutinosa* L. – имеет распространение, чрезвычайно протяженное в широтном направлении. Ареал *S. nubicola* простирается по предгорьям Гималаев и Гиндукуша. *S. glutinosa* распространен в тенистых лесах от Кавказа и Закавказья до западной Европы (предгорья Альп, Карпат, Приднепровская и Приволжская возвышенности). Предки этого мезофильного вида проникли в Европу, очевидно, еще в палеогене и развивались в составе неморальной субтропической, а впоследствии – умеренной флоры. *S. forskahlei* L., также относимый к секции *Drymosphace*, занимает в ней обособленное положение не только вследствие хорологических особенностей (эндем эксинской провинции), но и по некоторым морфологическим признакам. Для него характерны полурозеточные побеги, глубоко двунадрезная верхняя губа венчика, полное отсутствие срастания рудиментов нижних гнезд соседних тычинок. По строению чашечки (с тремя расставленными зубцами) этот вид сближается с типами подрода *Leonia*. Очевидно, это неогеновый вид древнесредиземноморского генезиса.

Подрод *Sclarea* более молодой, формировался в Древнем Средиземье с миоцена. Для него характерна мелитофильная специализация цветка, основные признаки которой рассмотрены выше. В состав этого подрода Бентам (Benth, 1876) включил три секции – *Horminum* (Moench) Benth., *Aethiopis* и *Plethiosphace*. А. Бунге (Bunge, 1873), монографически обработавший шалфеи Передней Азии, выделил из секции *Aethiopis* самостоятельные секции *Homalosphace* Bunge и *Clonosphace* Bunge. А.М. Махмедов (1984) признает *Homalosphace* в ранге секции, а *Clonosphace* – в ранге подсекции в секции *Aethiopis*. Виды секции *Homalosphace* менее специализированы в строении цветка: у них хорошо развиты стаминодии (рудименты задних тычинок), трубка венчика постепенно расширена к зеву, а верхняя губа венчика почти прямая. Секция *Aethiopis* s. str. отличается признаками специализации цветка: стаминодии редуцированы, трубка венчика внезапно расширена к зеву, а верхняя губа венчика серповидно изогнута. Преобладающая желтая или белая окраска цветков сближает секцию *Aethiopis* s.l. с секцией *Drymosphace*, примитивные формы которой, очевидно, были ее предковыми типами. Основной центр разнообразия секции *Aethiopis* приурочен к Передней Азии. В горной Средней Азии сформировалась олиготипная эндемичная секция *Macrocalyx* Robed., близкая к секции *Aethiopis*. Основной ее отличительный признак – сильно разрастающаяся при плодоношении чашечка – свидетельствует о специализации, очевидно, связанной с приспособлением к распространению плодов. Однако, короткая, слабо согнутая верхняя губа венчика является примитивным признаком и характеризует эту группу как рано обособившуюся от исходных форм секции *Aethiopis* s.l.

Соматическая эволюция секции *Aethiopis* s.l. связана с обособлением цветоносной части побеговой системы и формированием крупных, многократно ветвящихся соцветий. Аналогичные структурные преобразования характерны для шалфеев среднеазиатского подрода *Macrosphace* и некоторых групп подрода *Salvia* (переднеазиатская секция *Physosphace* и морфологически

обособленный афганский вид *S. tetradonta*). Однако, только в секции *Aethiopis* s. str. дифференциация побеговой системы сопряжена с сокращением жизненного цикла и выработкой монокарпической двулетней жизненной формы.

Распространение секции *Plethiosphace* приурочено преимущественно к суббореальной зоне Европы, большинство ее видов сформировались в плейстоцене в результате криофилизации исходных древнесредиземноморских типов, общих с предковыми формами секции *Aethiopis*. План строения тычиночного аппарата и венчика в этих группах практически одинаков. Однако, в секции *Plethiosphace* цветки часто более мелкие, и тогда они имеют почти прямую верхнюю губу венчика. В отличие от остальных групп подрода *Sclarea*, большинства видов секции *Plethiosphace* имеют синюю окраску венчика. Такая окраска характерна для некоторых эволюционно молодых групп шалфеев с наиболее специализированными мелитофильными цветками (в том числе, секции *Blakea* подрода *Calosphace* и секции *Hemisphace* подрода *Leonia* s. l.).

Олиготипная секция *Horminum* имеет средиземноморский ареал. О ее морфологическом своеобразии свидетельствуют особенности строения тычиночного аппарата (Байкова, 1998). Нижние плечи связника, отогнутые назад, в трубку, соединены друг с другом продольно (аналогично шалфеям американского подрода *Calosphace*), а стерильные пленчатые нижние гнезда пыльников не срастаются друг с другом и расположены параллельно трубке венчика. У остальных шалфеев подрода *Sclarea* нижние плечи связника свободны, а стерильные гнезда пыльников обеих тычинок соединены точечно и образуют в месте соединения мозолистые утолщения. Две сросшиеся стерильные теки располагаются перпендикулярно трубке венчика, закрывая доступ насекомым к нектару. Своеобразие тычиночного аппарата в секции *Horminum*, а также необычная форма чашечки (трубчатая, с усеченной верхней губой) и жизненная форма однолетника свидетельствуют об ее обособленности от остальных групп подрода *Sclarea*, что является аргументом в пользу придания ей более высокого ранга отдельного подрода.

Становление подрода *Sclarea* связано с формированием древнесредиземноморской флоры в конце миоцена-начале плиоцена после исчезновения моря Тетис (Попов, 1927, 1963). Эволюция этой флоры шла в направлении ксерофитизации, геофилизации и эфемеризации (Попов, 1927; Лавренко, 1938; Пояркова, 1939). Первые два модуса сыграли решающую роль в соматической эволюции подрода. Эфемеризация оказала весьма ограниченное влияние на становление шалфеев подрода *Sclarea*. Монокарпические жизненные формы характерны лишь для некоторых видов секции *Aethiopis* s. str. (двулетники) и для шалфеев секции *Horminum* (озимые или яровые однолетники). Все однолетники секции *Horminum* длительно вегетирующие. Еще М.Г. Попов (1963) рассматривал такой тип развития как примитивный, свидетельствующий о связи с предковыми формами, достаточно древними и имеющими тропическое происхождение. Становление секции *Plethiosphace* связано с последующей криофилизацией исходных теплоумеренных типов.

Секция *Nactosphace* – еще одна группа шалфеев Старого Света со специализированным тычиночным аппаратом. Тычиночная нить у них значительно короче связника, верхнее плечо связника длиннее нижнего, нижние теки пленчатые, разросшиеся, с небольшим фертильным участком, соединенные друг с другом. Один из основных диагностических признаков секции – разрастающиеся при плодоношении чашечки с отогнутыми пленчатыми краями. По этому признаку Бентам (Bentham, 1833) отнес эти шалфеи к секции *Hymenosphace* вместе с переднеазиатскими видами, однако впоследствии Брике (Briquet, 1897) выделил их в отдельную секцию *Nactosphace*. Мы разделяем мнение Махмедова (1984) о том, что признак разрастания чашечки при плодоношении проявляется в нескольких независимых группах рода Шалфей и выражен в различной степени. На наш взгляд, формирование такой чашечки происходило в секциях *Hymenosphace* s. str. и *Nactosphace* параллельно. Однако, помещение секции *Nactosphace* в подрод *Sclarea* (Махмедов, 1984) представляется нам дискуссионным, хотя признаки тычиночного аппарата выделяют эту группу из подрода *Salvia* и сближают ее с подродом *Sclarea*.

Формирование специализированного мелитофильного цветка свидетельствует об определенном уровне организации, но не является доказательством родства. Такая морфологическая перестройка, как было показано выше, происходила параллельно в различных группах рода. Вопрос о родстве должен рассматриваться на основе комплекса признаков с учетом исторических связей между группами. Нам представляется, что виды секции *Nactosphace* развивались автохтонно в Южной Африке, очевидно, еще с палеогена. Их предковые типы мигрировали из Восточной Азии в Африку еще в первый период контакта этих материков – в первой половине палеоцена (Raven, Axelrod, 1974). Эти предковые типы были близки к общим исходным формам подродов *Salvia* и *Sclarea* (последний дифференцировался значительно позднее). Таким образом, признак разросшихся при плодоношении чашечек с пленчатыми краями выработался параллельно и у переднеазиатских (секция *Hymenosphace*), и у южноафриканских (секция *Nactosphace*) шалфеев, но на основе единого отдаленного общего предкового типа. Это же относится и к совокупности признаков специализированного мелитофильного тычиночного аппарата. Его становление происходило параллельно и в евразийской ветви подрода *Salvia* (секция *Drymosphace* и производный от нее подрод *Sclarea*), и в родственной южноафриканской ветви (секция *Nactosphace*). Исходя из этого, секцию *Nactosphace* следует рассматривать в составе подрода *Salvia*, понимая его в широком смысле, либо выделять в отдельный самостоятельный подрод.

В секцию *Nactosphace*, кроме южноафриканских шалфеев, относят эндемичный вид с Канарских островов – *S. canariensis* L. Однако его цветок отличается от южноафриканских представителей секции (И. Хедж (Hedge, 1974) отнес их в разные группы) и еще более специализирован. Верхняя губа венчика крупная, серповидно изогнутая; нижняя тека всегда стерильна; кольцо волосков в трубке венчика отсутствует. Допуская близкое родство *S. canariensis* с южноафриканскими представителями секции *Nactosphace* (Hedge, 1974), и исходя из высокой степени специализации цветка, следовало бы признать канарский вид производным и более молодым. Однако, на наш взгляд, учитывая узкий ареал *S. canariensis*, оторванный на тысячи километров от области распространения остальных видов секции *Nactosphace*, наиболее вероятно их происхождение от общих исходных форм и независимое становление эндемичного канарского вида.

Предлагаемую нами гипотезу генезиса рода *Salvia* можно сформулировать в виде нескольких основных положений.

1. Начальные этапы дифференциации рода шалфей были, очевидно, приурочены к верхнему палеогену. Анцестральные его типы входили в состав палеотропической флоры, однако последующая дифференциация и становление современного разнообразия шалфеев связано с субтропическими и теплоумеренными флорами.

2. Центром происхождения исходных форм шалфеев мы считаем горные районы Восточной Азии (Юго-Западный Китай). Там сформировались первичные типы двух наиболее древних подродов шалфеев – *Salvia* и *Leonia*. Их миграции в палеогене проходили тремя основными путями: 1) по побережью и островам вдоль восточного и южного берегов Тетиса, далее по возвышенностям Восточной Африки до Южной Африки (примитивные типы подродов *Salvia* и *Leonia*), 2) вдоль северного побережья Тетиса до Европы (типы подрода *Salvia*) и 3) через Берингию в Северную Америку (типы подрода *Leonia*).

3. Генезис шалфеев “северной” и “американской” ветвей первоначально был связан с субтропическими и субтропическо-умеренными лесными ценозами Голарктики (аркто-третичная флора, или “флора Гинкго” М.Г. Попова). Шалфеи “южной” ветви формировались в составе “туркменской” (Камелин, 1967) палеогеновой флоры островов и южного побережья Тетиса, а также восточноафриканской, южноафриканской и капской флор (что, очевидно, соответствует по сути “флоре Вельвичии” М.Г. Попова).

4. Вторичная дифференциация рода, обусловившая активное формообразование и становление большинства современных секций, приурочена к неогену. Она связана с альпийским орогенезом в Евразии и с поднятием горных систем Анд и Мексиканского нагорья

в Америке. Генезис шалфеев на этом этапе связан преимущественно с ксерофилизированными флорами – древнесредиземноморской в Старом Свете и мадреанской в Новом Свете.

5. В составе древнесредиземноморской флоры сформировались секции *Salvia*, *Hymenosphace*, *Physosphace* и *Sogdosphace* подрода *Salvia*, подрод *Macrosphace* и основная часть подрода *Sclarea*, а также секции *Hemisphace*, *Eremosphace* и *Sanglakia* подрода *Leonia*. Элементами мадреанской флоры являются несколько групп подрода *Leonia* (секции *Pycnosphace* и *Echinosphace*), имеющая непосредственные связи с ними секция *Audibertia*, а также значительная часть шалфеев подрода *Calosphace*.

6. Основная волна миграции шалфеев подрода *Calosphace* в Южную Америку, очевидно, проходила по северо-восточному краю Карибской плиты, вдоль дуги Антильских островов в нижнем олигоцене. Более поздние (после плиоцена) миграции шалфеев в Южную Америку по западному краю Карибской плиты, через Панамский мост суши, очевидно, были незначительны. Область распространения рода шалфей в Южной Америке приурочена преимущественно к горной системе Анд и юго-западной окраине Бразильского плоскогорья, но не включает Амазонию и Гвианское нагорье, что выделяет его из зональной неотропической флоры и сближает с субтропическо-умеренными типами.

7. Кριοфилизация затронула род шалфей в значительно меньшей степени, чем ксерофилизация. Кριοфильная эволюция оказала наиболее существенное влияние на формирование евроазиатских суббореальных шалфеев из секции *Plethiosphace* и восточноазиатских горных типов из секции *Euryosphace*. Ограниченная амплитуда пластичности шалфеев по отношению к низким температурам, очевидно, унаследована ими от тропических и субтропических предков.

8. Основной тенденцией морфологической эволюции, определившей становление современной внутривидовой структуры шалфеев, стала адаптивная специализация комплекса признаков цветка, и в первую очередь – тычиночного аппарата. Признаки вегетативных органов (степень расчленения листовой пластинки, длина междоузлий в базальной зоне побегов, степень одревеснения побегов) зачастую формировались параллельно в различных ветвях рода и образуют гомологические ряды, а в пределах некоторых филлумов – псевдоциклы.

ЛИТЕРАТУРА

- Байкова Е.В. Биоморфология шалфеев при интродукции в Западной Сибири. – Новосибирск, 1996. – 118 с.
- Байкова Е.В. Интродукция некоторых видов шалфея в Центральном сибирском ботаническом саду // Бюл. Главн. бот. сада, 1997. – Вып. 174. – С. 14–24.
- Байкова Е.В. Морфология цветка некоторых шалфеев как отражение его адаптации к опылителям и основа системы рода // Бюл. Моск. об-ва испытат. прир. Отд. биол., 1998. – Т. 103. – Вып. 4. – С. 52–58.
- Вульф Е.В. Историческая география растений: История флор земного шара. – М.-Л., 1944. – 548 с.
- Гатцук Л.Е. Содержание понятия “травы” и проблема их эволюционного положения // Труды Моск. об-ва испытат. прир. Отд. биол., 1976. – Т. 42. – С. 55–130.
- Каламбет Е.С. О периодичности роста побегов у некоторых видов рода *Salvia* L. семейства *Labiatae* // Бюл. Моск. об-ва испытат. прир. Отд. биол., 1981. – Т. 86. – Вып. 1. – С. 74–87.
- Каламбет Е.С. Морфогенез и жизненный цикл шалфея зеленого (*Salvia viridis* L.) // Бюл. Моск. об-ва испытат. прир. Отд. биол., 1983. – Т. 88. – Вып. 3. – С. 76–88.
- Каламбет Е.С. Морфогенез и жизненный цикл шалфея эфиопского // Бюл. Моск. об-ва испытат. прир. Отд. биол., 1985. – Т. 90. – Вып. 5. – С. 90–102.
- Каламбет Е.С. Сравнительный морфогенез видов рода шалфей: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 1987. – 16 с.
- Камелин Р.В. О родовом эндемизме флоры Средней Азии // Бот. журн., 1965. – Т. 50. – № 12. – С. 1702–1710.
- Камелин Р.В. О некоторых замечательных аномалиях во флоре Горной Среднеазиатской провинции //

Бот. журн., 1967. – Т. 52. – № 4. – С. 447–460.

Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. – Л., 1973. – 356 с.

Камелин Р.В., Махмедов А.М. О систематическом положении среднеазиатских видов рода *Salvia* L. (Lamiaceae) из секции *Physosphace* Bunge // Бот. журн., 1980. – Т. 65. – № 4. – С. 580–582.

Лавренко Е.М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР. – М.-Л., 1938. – Т. 1. – С. 235–296.

Махмедов А.М. Шалфеи Средней Азии и Казахстана (Систематика, география и рациональное использование). – Ташкент, 1984. – 112 с.

Невский С.А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий // Тр. БИН АН СССР. – М.-Л., 1937. – Сер. 1. – Вып. 4. – С. 199–346.

Победимова Е.Г. *Salvia* L. // Флора СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 21. – С. 244–363.

Победимова Е.Г. Новые таксоны флоры СССР. 2 // Новости сист. высш. раст., 1972. – Т. 9. – С. 243–248.

Попов М.Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеаз. гос. ун-та. – Ташкент, 1927. – Вып. 15. – С. 239–292.

Попов М.Г. Основы флорогенетики. – М., 1963. – 136 с.

Пояркова А.И. Критический обзор среднеазиатских и переднеазиатских видов вишни, близких *Cerasus prostrata* (Labill.) Ser. // Бот. журн., 1939. – Т. 24. – № 3. – С. 225–246.

Тахтаджян А.Л. К истории развития растительности Армении // Тр. Бот. ин-та АН Арм ССР. – Ереван, 1946. – Т. 4. – С. 51–107.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. – Л., 1978. – 248 с.

Цвелев Н.Н. О первичной жизненной форме покрытосеменных растений // Бюл. Моск. об-ва испытат. прир. Отд. биол., 1977. – Т. 82. – Вып. 1. – С. 79–88.

Airy Shaw H.K. A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns, by I.C. Willis, 8 ed. – Cambridge, 1980. – 1245 p.

Axelrod D.I. Geological history. Recent geological history and the vegetation // Munz Ph. A., Keck D. D. A California Flora. Berkley-Los Angeles-London, 1973. – P. 5–10.

Bentham G. *Salvia* L. // Labiatarum genera et species. Fasc. 3. – London, 1833. – P. 190–312.

Bentham G. *Salvia* L. // A. De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. – Paris, 1848. – Vol. 12. – P. 262–358.

Bentham G. *Salvia* L. // Bentham G., Hooker J.D. Genera plantarum. London, 1876. – Vol. 2, 2. – P. 1194–1196.

Bews J.W. Studies in the ecological evolution of the Angiosperms // New Phytol., 1927. – Vol. 26. – P. 1–21.

Briquet J. *Salvia* L. // Engler A., Prantl K. Die naturlichen Pflanzenfamilien. – Leipzig, 1897. – Т. 4. – 3b. – S. 270–286.

Bunge A. Labiatae persicae // Mem. Acad. Sci. Petersb., 1873. – Ser. 7. – Vol. 21, 1. – P. 40–53.

Burnham R. J., Graham A. The history of Neotropical vegetation: new developments and status // Ann. Missouri Bot. Gard., 1999. – Vol. 86. – № 2. – P. 546–589.

Coetzee J.A. African flora since the terminal Jurassic // Biological Relationships between Africa and South America. – New Haven-London, 1993. – P. 37–61.

Colinvaux P. Pleistocene biogeography and diversity in tropical forests of South America // Biological relationships between Africa and South America. – New Haven-London, 1993. – P. 473–499.

Crabtree D.R. Angiosperms of the northern Rocky Mountains: Albion to Campanian (Cretaceous) megafossil floras // Ann. Missouri Bot. Gard., 1987. – Vol. 74. – P. 707–747.

Epling C. The californian *Salvias*. A review of *Salvia*, section *Audibertia* // Ann. Missouri Bot. Gard., 1938. – Vol. 25. – P. 95–152.

Epling C.A. Revision of *Salvia*, subgenus *Calosphace* // Fedde Rep. Beich., 1939. – Vol. 110. – P. 1–383.

Hedge I.C. Studies in the flora of Afghanistan III. An account of *Salvia* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 1965. – Vol. 26. – № 4. – P. 407–426.

Hedge I.C. *Salvia* in Madagascar // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 1972. – Vol. 32. – № 1. – P. 1–11.

- Hedge I.C.* A revision of *Salvia* in Africa including Madagascar and the Canary Islands // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 1974. – Vol. 33. – № 1. – P. 1–121.
- Hedge I.C.* *Salvia* L. // Flora Iranica. – Graz, 1981. – S. 403–476.
- Hedge I.C.* *Salvia* L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. – Edinburgh, 1982. – Vol. 7. – P. 400–461.
- Herngreen G.F.W., Chlonova A.F.* Cretaceous microfloral provinces // Pollen & Spores, 1981. – Vol. 23. – P. 441–555.
- Janis C.M.* Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events // Annual Rev. Ecol. Syst., 1993. – Vol. 24. – P. 467–500.
- Kudo Y.* Labiatarum sino-japonicarum prodromus // Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Univ., 1929. – Vol. 2. – P. 37–332.
- Li Xi-wen, Hedge I.C.* *Salvia* L. // Flora of China. – Beijing-St. Louis, 1994. – V. 17. – P. 195–222.
- Lidgard S., Crane P.R.* Angiosperm diversification and Cretaceous floristic trends: A comparison of palynofloras and leaf macrofloras // Paleobiology, 1990. – Vol. 16. – P. 77–93.
- Livingstone D.A.* Evolution of african climate // Biological relationships between Africa and South America. – New Haven-London, 1993. – P. 455–472.
- Manchester S.R.* Biogeographical relationships of North American Tertiary floras // Ann. Missouri Bot. Gard., 1999. – Vol. 86. – № 2. – P. 472–522.
- Marshall L. G., Sempere Th.* Evolution of the Neotropical Cenozoic land mammal fauna in its geochronologic, stratigraphic and tectonic context // Biological relationships between Africa and South America. – New Haven-London, 1993. – P. 329–392.
- Maximowicz C.I.* Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. IV // Melanges biologiques, 1881. – Vol. 11. – P. 155–350.
- Muller J.* Fossil pollen records of extant angiosperms // Bot. Rev., 1981. – Vol. 47. – P. 1–142.
- Murata G.* Studies on *Salvia nipponica* and its allies // Acta phytotaxonomica et geobotanica. – Kyoto, 1952. – Vol. 14. – № 5. – P. 160–164.
- Novacek M.J.* 100 Million years of land vertebrate evolution: the Cretaceous-Late Tertiary transition // Ann. Missouri Bot. Gard., 1999. – Vol. 86. – № 2. – P. 230–258.
- Peter-Stibitz E.* Revision der indischen und tibetanischen Arten der Gattung *Salvia* L. // Fedde Rep. Sp. Nov., 1936. – Bd. 39. – S. 173–186.
- Pitman W.C., Cande S., LaBrecque J., Pindell J.* Fragmentation of Gondwana: the separation of Africa from South America // Biological relationships between Africa and South America. – New Haven-London, 1993. – P. 15–36.
- Raunkiaer C.* Planterigets livsformer og deres Betydning for Geografien. Kjobenhavn, 1907. – 132 p.
- Raunkiaer C.* The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. – Oxford, 1934. – 632 p.
- Raven P.H., Axelrod D.I.* Angiosperm biogeography and past continental movements // Ann. Missouri Bot. Gard., 1974. – Vol. 61. – № 3. – P. 539–673.
- Romero E.J.* South American paleofloras // Biological relationships between Africa and South America. – New Haven-London, 1993. – P. 62–85.
- Stibitz E.* Plantae Sinenses a dr. H. Smith annis 1921–1922 et 1924 lectae. XXX Labiatae – *Salvia* L. (Nebst Revision der chineschen und ostbirmanischen Arten der Gattung) // Acta Horti Gotoburgensis, 1934. – Bd. 9. – S. 101–145.
- Tiffney B.H.* Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America // J. Arnold Arbor., 1985a. – Vol. 66. – P. 73–94.
- Tiffney B.H.* The Eocene North Atlantic land bridge: Its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere // J. Arnold Arbor., 1985b. – Vol. 66. – P. 243–273.
- Urbaniak E.S.* Mammal evolution in the African Neogene and a new look at the Great American Interchange // Biological relationships between Africa and South America. – New Haven-London, 1993. – P. 393–432.
- Wu Zhengyi, Raven P.H.* (editors). *Salvia* L. // Flora of China. Illustrations. Beijing – St. Louis, 1998. – Vol. 17. – P. 252–285.
- Zoku A.* *Salvia* L. // Ohwi J. Flora of Japan. – Washington, 1965. – P. 777–778.

SUMMARY

The hypothesis on evolution of the genus *Salvia* is proposed. Origin of ancestral forms of *Salvia* apparently was bound up with the Paleogene tropical or subtropical flora of mountainous eastern Asia. Migrations of their derivatives during the Paleogene occurred by three routes: 1) along the eastern and southern coast of the Tethys sea and then via highlands of eastern Africa as far as southern Africa; 2) along the northern coast of the Tethys sea up to Europe; 3) via Beringia to North America. Evolutionary radiation in the genus during the Neogene were closely associated with orogeny and developed mainly within xerophilous floras: the ancient Mediterranean flora in the Old World and the Madro-Tertiary flora in the New World.